

## 7 - LA CAPACITE BIOTIQUE DES BASSINS OSTREICOLES

**Maurice Héral, Cédric Bacher  
et Jean-Marc Deslous-Paoli**

*"Il est facile de se rendre compte que, si des mesures énergiques ne sont pas prises rapidement pour essayer d'enrayer la déficience de pousse et de qualité qui s'aggrave d'année en année et dont l'une des causes principales, sinon la plus importante, provient de la densité exagérée des produits entreposés dans le bassin, les ostréiculteurs de Marennes-Oléron se trouveront bientôt dans la situation suivante : ils auront dans leurs parcs des milliards de petites huîtres d'âges divers, mais de qualité inférieure, et ils ne disposeront pas des quelques centaines de millions de produits susceptibles de satisfaire aux demandes de leur clientèle."*

*Charles Hervé, Président des Syndicats ostréicoles. Rivage et Cultures Marines, avril 1960.*

---

Depuis 1976, Maurice Héral étudie, à la Station IFREMER de La Tremblade (France), les réseaux trophiques des écosystèmes conchylicoles et, notamment, la variabilité de la nourriture disponible, les bilans d'énergie, l'écophysiole de l'huître japonaise ; il a élaboré un modèle global de production conchylicole. Il dirige, depuis 1980, le laboratoire "Ecosystèmes conchylicoles" (LEC).

Spécialiste des modèles numériques, Cédric Bacher travaille au LEC depuis 1985. Il a mis au point une stratégie d'échantillonnage des biomasses de mollusques cultivés et un premier modèle trophique analytique couplant systèmes physique et biologique.

Jean-Marc Deslous-Paoli fait partie du même laboratoire depuis 1979, où ses travaux portent sur le suivi des croissances, l'estimation des stocks par télédétection, les bilans d'énergie et l'écophysiole des mollusques filtreurs intertidaux.

## 1. Points forts et points faibles de l'ostréiculture française

Les atouts et les contraintes de la conchyliculture s'identifient facilement en examinant l'évolution de la production ostréicole française. Celle-ci s'est développée sur trois espèces, dont deux non indigènes. Selon les statistiques officielles, la production commercialisée d'huître creuse a atteint, en 1987, 130 000 tonnes, ce qui correspond à un chiffre d'affaires de plus d'un milliard de francs. Cette valeur représente entre le cinquième et le quart de celle de l'ensemble des produits de la mer. En poids comme en valeur, l'huître vient en tête des espèces pêchées ou cultivées. Exprimée en tonnage par kilomètre de littoral ou par habitant, la conchyliculture place la France parmi les tout premiers pays dans la production aquacole d'origine marine. L'ostréiculture s'appuie sur environ 10 000 emplois permanents et 5 000 entreprises. Ce nombre d'actifs permanents représente le tiers de l'emploi dans le secteur des pêches et des cultures marines. De plus, la conchyliculture est concentrée dans quelques grands bassins : elle joue dans les régions littorales correspondantes un rôle économique et social de première importance.

L'ostréiculture s'est développée rapidement en France, passant en un siècle du stade de la cueillette à celui de la culture. Les raisons de ce succès sont multiples :

- possibilité de captage de naissain naturel n'exigeant pas initialement le contrôle de la reproduction ;
- utilisation d'une nourriture naturelle phytoplanctonique latente ;
- alimentation des mollusques par filtration, qui permet l'utilisation des niveaux trophiques inférieurs plus productifs de la chaîne alimentaire et, de ce fait, de fortes densités d'élevage ;
- plus grande souplesse des espèces sédentaires vis à vis des variations des conditions du milieu ;
- sédentarité, qui simplifie les techniques d'élevage et de rétention des individus, tout en facilitant l'allocation de la ressource par l'attribution des sites d'élevage.

Ainsi, une filière rustique ne nécessitant pas initialement la maîtrise du cycle biologique complet, s'est révélée économiquement performante et particulièrement adaptée à la mise en valeur des écosystèmes littoraux. Le développement initial de ce mode de production a également bénéficié de la mise en place d'un système d'allocation sur le domaine public maritime de concessions individuelles aux conchyliculteurs, de conservation de l'environnement au sein de secteurs conchylicoles classés, et de contrôle de la qualité sanitaire des produits (chapitre 12).

Les élevages ont pris naissance dans des sites privilégiés. C'est dans des bassins relativement fermés, protégés des tempêtes, que s'est principalement développée l'ostréiculture. Ces sites sont caractérisés par des taux modérés de renouvellement de l'eau, avec des temps de résidence élevés qui en réduisent les potentialités nutritionnelles. La colonisation des milieux ouverts (parcs en eau profonde, élevage en filière) est plus récente, et reste marginale pour l'huître creuse (*Crassostrea angulata* et *C. gigas*).

Toutefois, cette activité n'est pas exempte de contraintes. Après une période très florissante de 1930 à 1950, les performances économiques des entreprises se sont dégradées dans plusieurs bassins et des crises brutales se sont manifestées. Les épizooties n'étaient pas nouvelles, mais celles qui décimèrent les cheptels d'huître portugaise (*C. angulata*) à la fin des années 60, et d'huître plate (*Ostrea edulis*) à la fin des années 70, eurent des conséquences économiques catastrophiques (chapitre 11).

Par ailleurs, la crise de l'ostréiculture qui a frappé le bassin d'Arcachon (1977-1981) a entraîné la disparition de la moitié des exploitations. Les recherches ont démontré que la crise avait pour cause l'emploi de peintures anti-salissures pour la protection des carènes de bateaux (chapitre 12). Les sels organostanniques qu'elles contiennent provoquèrent des mortalités massives des larves et/ou de leur nourriture planctonique, entraînant l'effondrement du captage, et de fortes perturbations dans la croissance des coquillages adultes (fig. 12.1, Alzieu et Héral 1984, His et Robert 1986).

A côté de ces phénomènes, l'hypothèse d'une surcharge des bassins par rapport à leur capacité trophique, susceptible d'entraîner une baisse des performances économiques dans les entreprises et les bassins, était avancée depuis plusieurs années déjà. Parallèlement, on ne pouvait exclure que le climat n'affecte pas également la production, par un effet sur la réussite du captage.

Ainsi, ce qui était au départ un atout porte en soi ses propres limitations. L'évolution de la production ostréicole nationale au cours du siècle écoulé (fig. 7.1) illustre bien le jeu de ces différents facteurs : elle se caractérise par une succession de cycles d'expansion rapide, de stagnation, puis de déclin, voire d'effondrement des cheptels. Ces chutes de production sont dues à des mortalités massives causées par des épizooties. Le fait que celles-ci apparaissent après les pics de production pourrait signifier, c'est une hypothèse, qu'existe une relation entre certaines épizooties et la biomasse des cheptels en élevage : elles se propageraient plus facilement sur des cheptels affaiblis par une surcharge des bassins conchylicoles.

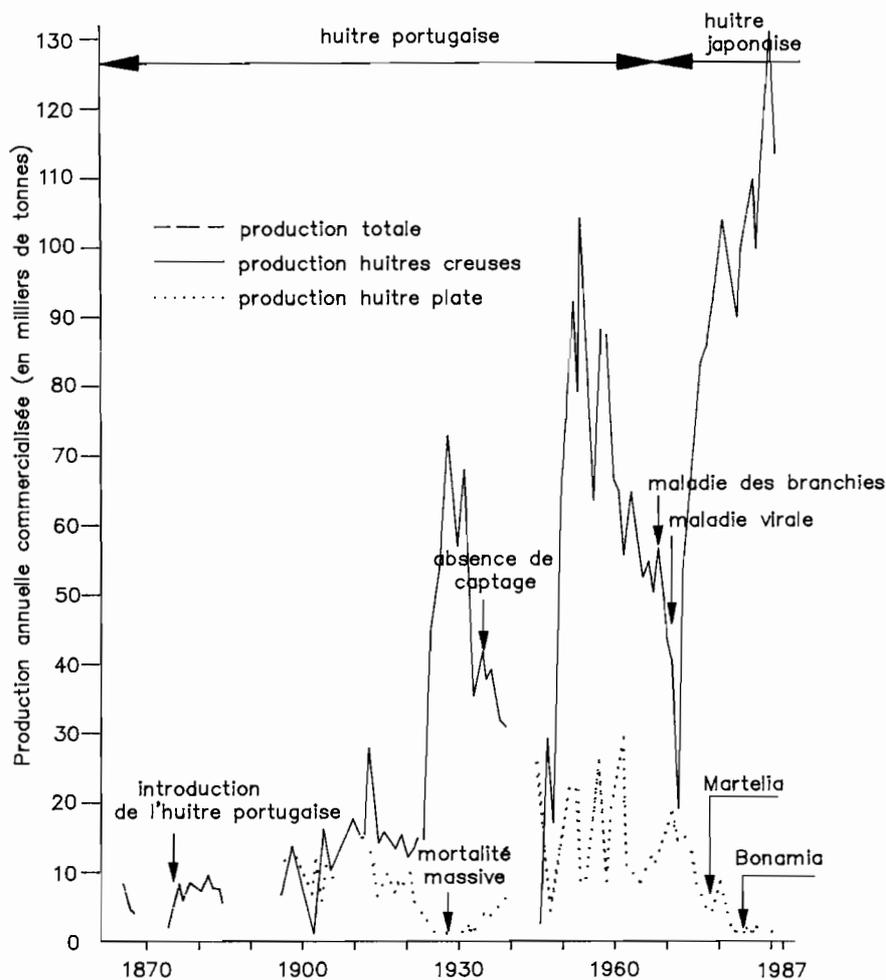


Figure 7.1 - Evolution de la production d'huîtres en France, de 1865 à 1987.

L'épizootie de l'huître portugaise conduisit à la fin des années 60 à son remplacement par l'huître japonaise (d'après Héral 1986).

Cette série d'observations est révélatrice de phénomènes majeurs dans le développement de la conchyliculture :

- l'accroissement important de la production, initialement permis par la maîtrise du captage et la protection des juvéniles contre les prédateurs, se heurte à de nouvelles

contraintes, illustrant un processus de développement par paliers, chacun résultant de l'apparition de contraintes différentes (chapitre 1) ;

- la multiplicité des facteurs susceptibles d'intervenir dans la dégradation de la production, avec des facteurs anthropiques - certains endogènes (surcharge), d'autres exogènes (pollutions) - interférant avec des facteurs naturels (climat, capacité trophique des bassins) ;

- la nécessité, pour l'aménagement, d'évaluer séparément les effets de ces différents facteurs, certaines évolutions (captage, épizooties, capacité biotique des bassins) pouvant résulter de l'effet combiné de facteurs naturels et anthropogéniques ; ainsi l'aménagement demande que soient quantifiés, non seulement l'effet des variables de choix (charge des élevages, par exemple), mais aussi celui des variables d'état (climat, niveau trophique, ...) (chapitres 4 et 19).

Les mortalités d'origine pathogène et non pathogène (pollutions) sont examinées dans les chapitres 11 et 12. Le présent chapitre aborde les relations entre la biomasse du cheptel, la capacité biotique et la production d'un bassin. La figure 7.1 relative à la production nationale reflète, parallèlement à l'intensification de la production dans chaque bassin, l'extension progressive de la conchyliculture le long du littoral français. C'est à l'échelle du bassin qu'il faut analyser la compétition pour l'utilisation de la capacité trophique limitée d'un écosystème défini comme une entité physique et biologique ; c'est à cette échelle que les modèles doivent être mis au point. Mais avant d'aborder cette question, il est opportun de s'assurer que des fluctuations d'origine climatique du captage n'ont pas également joué dans le déclin de la production. Cette évaluation est également intéressante pour juger de l'intérêt de recourir à la reproduction artificielle (écloseries) pour s'affranchir éventuellement des conséquences de la variabilité naturelle.

## 2. Captage du naissain et climat

La variabilité de l'hydroclimat influence plus ou moins fortement le succès du recrutement des populations marines. Ces fluctuations se répercutent elles-mêmes directement sur l'abondance des stocks halieutiques, les rendements et la production totale (chapitres 4, 5 et 6 ; Csirke and Sharp 1985). Certains stocks sauvages, comme les espèces pélagiques côtières et les bivalves (chapitre 9), sont particulièrement instables. Cette variabilité peut avoir des répercussions économiques, sociales et politiques considérables sur les pêcheries correspondantes (chapitre 19, Glantz and Thompson 1981, Csirke and Sharp 1985).

Divers auteurs ont étudié l'influence de la variabilité climatique sur les populations de poissons, mais rares sont les travaux consacrés aux mollusques. Dow (1972) a mis en évidence une relation négative entre la production de mye (*Mya arenaria*) dans l'état du Maine (E.U.), et la moyenne annuelle de la température de l'eau au moment du recrutement, cinq ans auparavant. Le même auteur (1981) a montré que les captures de coquilles (*Placopecten magellanicus*) dans la pêcherie du Maine dépendaient directement des températures annuelles les plus basses. En 1983, Dow a constaté que la production des stocks naturels d'huître de Virginie (*Crassostrea virginica*) est fortement corrélée, positivement, avec les températures au moment du recrutement, alors que les récoltes de moule (*Mytilus edulis*) sont liées aux périodes froides. Parallèlement, Ulanowicz *et al.* (1982) ont construit un modèle de variation d'abondance du stock de mye dans le Maryland, basé sur une régression multiple intégrant les écarts cumulés de la température de l'eau l'année n-1 et les écarts cumulés de la salinité l'année n-2. Le chapitre 9 présente une analyse fine des effets de l'environnement sur le recrutement des stocks bretons de coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*). Tous ces travaux portent sur des stocks sauvages de bivalves, dont la production dépend du recrutement et du régime d'exploitation. Il n'est pas évident que le captage du naissain des stocks cultivés reste aussi sensible aux facteurs climatiques.

Dans le bassin de Marennes-Oléron, les pêches hebdomadaires de larves d'huîtres planctoniques, effectuées depuis 60 ans, ainsi que les estimations de l'abondance du captage d'huître portugaise, puis japonaise, ont permis de reconstituer une série historique, commençant en 1925, date des premières opérations de captage sur collecteurs (Héral *et al.* 1986b). Contrairement au bassin d'Arcachon, le bassin de Marennes-Oléron est resté peu perturbé par le développement d'activités humaines autres que l'ostréiculture. Ceci simplifie l'analyse des relations climat-captage. Pendant les 45 années d'élevage de l'huître portugaise, seules deux années sans recrutement ont été observées. Par contre, pour l'huître japonaise, sur treize années de reproduction, trois (1972, 1981, 1988) ont été caractérisées par un captage très faible, voire nul. Il faut préciser que, si l'huître portugaise pondait chaque année à deux ou trois périodes successives, l'huître japonaise n'a qu'une seule ponte dans le bassin de Marennes-Oléron. Ceci pourrait être à l'origine d'une probabilité inférieure de captage satisfaisant pour cette dernière espèce. Par ailleurs, les besoins thermiques de la gamétogenèse sont, chez l'huître portugaise, moindres que chez l'huître japonaise. Dans le bassin de Marennes-Oléron, cette dernière est à la limite nord de son aire de reproduction. Le captage au nord de la Charente-Maritime n'est possible que lors d'étés particulièrement chauds. L'analyse des années de non recrutement révèle, pour les deux espèces, un déficit thermique notable par rapport à la moyenne sur la période considérée, soit en début de gamétogenèse (1972, 1981), soit en fin de maturation sexuelle (1934, 1935). Enfin, les températures estivales particulièrement basses au cours des années 1934, 1935 et 1981, 1988 ont pu nuire directement ou indirectement à la survie des larves.

La comparaison des conditions climatiques et de l'évolution de la production et de la biomasse d'huîtres pour la série historique d'observation met en évidence un effet de la salinité et de la température (Héral *et al.* 1986b). Ainsi, de 1885 à 1924, période pendant laquelle l'exploitation de l'huître portugaise est passée progressivement de la pêche sur des gisements naturels à la culture extensive, le succès du recrutement a varié avec la pluviométrie. Cette observation est en accord avec les résultats antérieurs de Le Dantec (1968) : ce dernier avait mis en évidence que la durée de la gamétogenèse, si elle est fonction de la température, est aussi influencée par la salinité ; une salinité de 28 ‰ paraît optimale pour la survie des larves d'huître portugaise. Après 1925, date du début du captage sur collecteurs et desensemencements annuels, la relation entre la pluviométrie et le succès du captage disparaît progressivement, aussi bien pour l'huître portugaise que, plus tard, pour l'huître japonaise.

Sur les cheptels en grossissement, la température, en particulier celle du printemps, semble favorable à la production annuelle. Cette observation rejoint celles de nombreux auteurs sur la simultanéité entre la phase de croissance des mollusques et l'augmentation de la température : la croissance de la chair serait principalement due aux conditions nutritives, alors que la température agit directement sur la croissance de la coquille, comme Héral *et al.* (1984) l'ont mis en évidence pour le bassin de Marennes-Oléron.

Ainsi, l'abondance des stocks sauvages de mollusques paraît dépendre assez étroitement des facteurs climatiques (Dow 1983), la variabilité du recrutement étant due principalement à la température (chapitre 9), et ceci plus particulièrement pour les stocks à la limite de l'aire de répartition de l'espèce. Par contre, pour le cheptel d'huître cultivé dans le bassin de Marennes-Oléron, le captage ne paraît pas affecté de façon significative par la variabilité climatique interannuelle. Ceci était encore plus vrai pour l'huître portugaise. Le changement observé dans le succès du captage résulterait de l'effet d'un ou de plusieurs des facteurs suivants :

- comme le suggère l'accroissement de la production de naissain observée depuis le démarrage du captage en 1925, l'augmentation du stock de reproducteurs, celui du nombre de collecteurs et l'amélioration des techniques de captage (substrat, détermination de la période de pose des collecteurs) réduiraient la fréquence des chutes occasionnelles et la variabilité du recrutement ;

- les possibilités de captage dépassent finalement les besoins de l'élevage ; cette activité est alors contrôlée par des critères économiques, et non plus par des phénomènes climatiques et des processus biologiques, comme chez les populations sauvages.

En outre, la production ostréicole est maintenant peu affectée par un déficit occasionnel du recrutement car :

- il est possible de faire appel, les mauvaises années, à des importations d'autres bassins ou de l'étranger, ou à la production d'écloseries ;
- le cycle de grossissement étant pluriannuel (de 2 à 5 ans selon les densités d'élevage), il est possible de compenser les années de captage insuffisant, en jouant sur les ensemencements annuels et les cycles d'élevage.

Ainsi, la maîtrise du captage permet, non seulement d'accroître la production, mais aussi de libérer la production des conséquences de la variabilité naturelle du recrutement. Même si le climat interfère vraisemblablement beaucoup moins dans la dynamique des systèmes ostréicoles. L'étude du recrutement reste néanmoins utile chez les mollusques cultivés dans les cas suivants :

- à la limite des aires de répartition des espèces, où les conditions climatiques peuvent être plus critiques pour le succès du recrutement,
- en cas de dégradation du milieu côtier, car la phase larvaire de l'huître est souvent plus vulnérable aux effets de polluants (chapitre 12) ;
- pour des espèces dont la fécondité serait éventuellement moins élevée, ou pour lesquelles les techniques de captage sont encore insuffisamment efficaces (chapitre 9).

Lorsque le captage est techniquement maîtrisé, les ensemencements, les cheptels et les productions peuvent se développer jusqu'à l'apparition de limitations d'une autre nature, liées à la capacité biotique des bassins conchylicoles.

### **3. Relations entre biomasse, capacité trophique et production**

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

Plusieurs méthodes sont utilisées pour répondre à ce besoin. Une première démarche empirique est appliquée par les éleveurs de certains pays. Au Japon, les ostréiculteurs suivent le rendement des élevages. Lorsque celui-ci descend en dessous d'un seuil déterminé sur la base de critères de rentabilité économique, les coopératives peuvent décider de réduire les charges en élevage. Toutefois ce mode d'ajustement ne permet pas de déterminer si les baisses de rendement sont dues à des modifications environnementales (pollution, baisse des apports trophiques, ...), à des surcharges, ou encore aux fluctuations des compétitions sauvages (moule, coque, crépidule, ...) consécutives aux variations naturelles du recrutement de leurs populations. En outre, l'absence de modèle biologique quantitatif ne permet pas de déterminer les charges susceptibles d'optimiser les bénéfices économiques et sociaux nets au niveau d'un bassin conchylicole et, donc, de définir objectivement des critères d'aménagement.

A l'image des méthodes utilisées en halieutique, on peut recourir à un modèle global de production (chapitres 2 et 13), représentant l'évolution de la production totale et du rendement (production/biomasse) en fonction de la biomasse présente dans un bassin donné. Un tel modèle sera construit à partir d'une série historique de données sur les productions annuelles et les biomasses correspondantes. Il s'agit là d'un traitement mathématique d'observations empiriques. Cette approche permettra de vérifier l'existence de phénomènes de densité-dépendance et de définir analytiquement les termes de la régulation du cheptel : biomasse, durée du cycle d'élevage et taux de survie. Cette méthode admet que la capacité trophique est restée stable sur la période considérée, même si elle a pu manifester une certaine variabilité interannuelle.

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

Les flux et les principales relations entre les différents maillons d'un écosystème peuvent être modélisés en intégrant les flux de sels nutritifs (apport, recyclage, minéralisation, ...), la production primaire et bactérienne, et la consommation des différents taxons participant à la compétition trophique ou à la prédation. Dame *et al.* (1977), et Dame et Patten (1981) présentent des relations linéaires énergétiques entre 23 compartiments d'un banc d'huîtres en état d'équilibre. Par une démarche analogue, Wiegert et Penas-Lado (1982) établissent un bilan des flux d'azote entre 15 compartiments de l'écosystème de la Ria de Arosa (Espagne). En simulant les effets d'une augmentation du nombre de radeaux d'élevage de moule, ils peuvent prévoir une augmentation de l'accumulation d'azote dans les sédiments et une baisse de la croissance des moules et des huîtres. Malheureusement, pour bien comprendre le fonctionnement des différents compartiments, cette approche implique des études pluridisciplinaires longues et complexes (chapitre 13).

Lorsqu'un bassin conchylicole n'est utilisé qu'à l'élevage d'une seule espèce, les modèles biologiques peuvent être réduits à la représentation de la relation entre l'espèce en question et la nourriture disponible. Le modèle décrit par Incze *et al.* (1981) est basé sur le flux de particules et la consommation par filtration des mollusques (moule). Sur la base des résultats de Mason (1976) et de Fraga et Vives (1961), ce modèle admet que la nourriture ne doit pas être consommée à plus de 50 %. Ces auteurs prennent comme autre postulat que la croissance des mollusques est constante, si la déplétion de nourriture n'est pas supérieure à 50 %. Ces hypothèses de travail ont été reprises par Rosenberg et Loo (1983), et Carver et Mallet (sous presse), pour déterminer la capacité trophique de milieux consacrés à l'élevage de la moule en Suède et au Canada.

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

L'estimation du potentiel de nourriture disponible doit également tenir compte des effets de la circulation physique des masses d'eau, sous l'effet notamment du cycle de marée. Dans un premier temps, on assimilera le bassin à une seule grande boîte, dans laquelle le flux énergétique disponible correspond au volume d'eau entrant dans le bassin (Héral *et al.* 1988, Bacher *et al.* sous presse, Carver et Mallet sous presse, Fréchette com. pers). Cette hypothèse revient à admettre un parfait mélange des masses d'eau dans l'ensemble du bassin. Si cette condition n'est pas satisfaite, on pourra construire un modèle multi-boîtes : la nourriture est alors injectée aux limites et va être transportée dans les différentes boîtes selon un modèle numérique d'avection-

dispersion. L'avantage du modèle multi-boîtes, outre qu'il rend compte de l'hétérogénéité physique des masses d'eau, est qu'il permet d'envisager un aménagement spatial des cultures dans un bassin conchylicole (Bacher 1989).

Les mollusques doivent être introduits dans ces modèles comme des consommateurs de nourriture, mais aussi comme des assimilateurs. En effet, la nourriture qui disparaît du milieu correspond à l'assimilation. Or la différence est grande entre consommation et assimilation, car les biodépôts (féces + pseudoféces) peuvent représenter, pour l'huître japonaise, jusqu'à 70 % de l'énergie consommée (Héral *et al.* 1983, Deslous-Paoli et Héral 1984). Dans les écosystèmes à marée caractérisés par leur fort hydrodynamisme, ces biodépôts sont remis en suspension et peuvent ainsi être réutilisés par les mollusques. Les sections suivantes présentent l'état d'avancement de ces travaux en France où l'intérêt pour ces recherches s'explique à la fois par l'importance économique et par les difficultés rencontrées par l'industrie ostréicole.

#### 4. Modèle global

Les biomasses d'huître creuse présentes dans les bassins conchylicoles de la côte atlantique française sont évaluées annuellement depuis 1984. Ces estimations, qui allient des mesures par échantillonnage sur le terrain, par photographie aérienne (Bacher *et al.* 1986) et par télédétection (Deslous-Paoli *et al.* 1985), donnent des résultats fiables et précis (6 à 10 %). Ce n'est cependant qu'à moyen terme, lorsque des données couvriront plusieurs années et un spectre suffisamment large de variation des biomasses cultivées qu'un modèle dynamique pourra être construit. Dans l'immédiat, comme un certain nombre de bassins (Marennes-Oléron, baie de Bourgneuf, ...) présentent des signes évidents de déclin des rendements, un modèle global a été appliqué à une série historique de données reconstruites de production et de biomasse. Ce modèle présente l'avantage de mettre en évidence immédiatement les grandes lois qui régissent l'exploitation d'un écosystème par la conchyliculture, de valider les hypothèses présentées en introduction, et de fournir déjà des bases objectives d'appréciation, pour le bassin considéré, des biomasses à ne pas dépasser, même si la détermination de ce seuil reste en partie subjective en l'absence d'analyses économiques sur le profit et les emplois créés pour les différents niveaux de biomasse.

Ce modèle admet que les facteurs d'environnement (climatologie, courantologie, sédimentologie, production primaire) sont restés stables (chapitre 4) pendant la période considérée, même s'ils ont pu présenter une certaine variabilité interannuelle. La production d'huître creuse a été estimée pour le siècle écoulé (1885 à 1984), à partir de

trois sources de données différentes : statistiques officielles, ventes annuelles d'étiquettes sanitaires, registres d'expédition par rail et par la route (Héral et Deslous-Paoli 1985). L'analyse et la validation des données brutes conduisent à retenir finalement la série représentée sur la figure 7.2. Cette analyse des données a également montré que les statistiques officielles étaient de mauvaise qualité. Le système de collecte et de traitement utilisé jusqu'à présent demande à être sérieusement révisé.

Parallèlement, la compilation d'observations passées permet de constater, aussi bien pour l'huître portugaise que pour l'huître japonaise, un déclin marqué du taux de croissance (fig. 7.3) et une augmentation simultanée du taux de mortalité chronique (hors mortalités par des agents pathogènes).

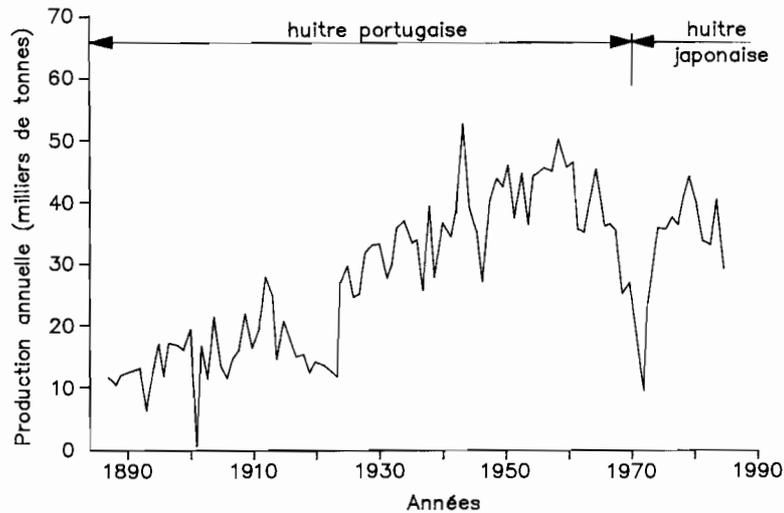


Figure 7.2 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : évolution de la production annuelle d'huître creuse adulte au cours du siècle écoulé (d'après Héral *et al.* 1986a).

L'effectif de la production de chaque classe d'âge est calculé à partir des productions annuelles estimées et des courbes de croissance aux mêmes périodes. A ce nombre on ajoute la mortalité de la classe d'âge. Le poids des huîtres l'année précédente est déterminé à l'aide des courbes de croissance, ce qui permet d'estimer la production de la classe d'âge précédente. La biomasse annuelle est égale à la somme des productions de l'année des différentes classes d'âge. Un calcul interactif permet, par le même procédé, de recalculer les biomasses annuelles pendant toute la période considérée (fig. 7.4).

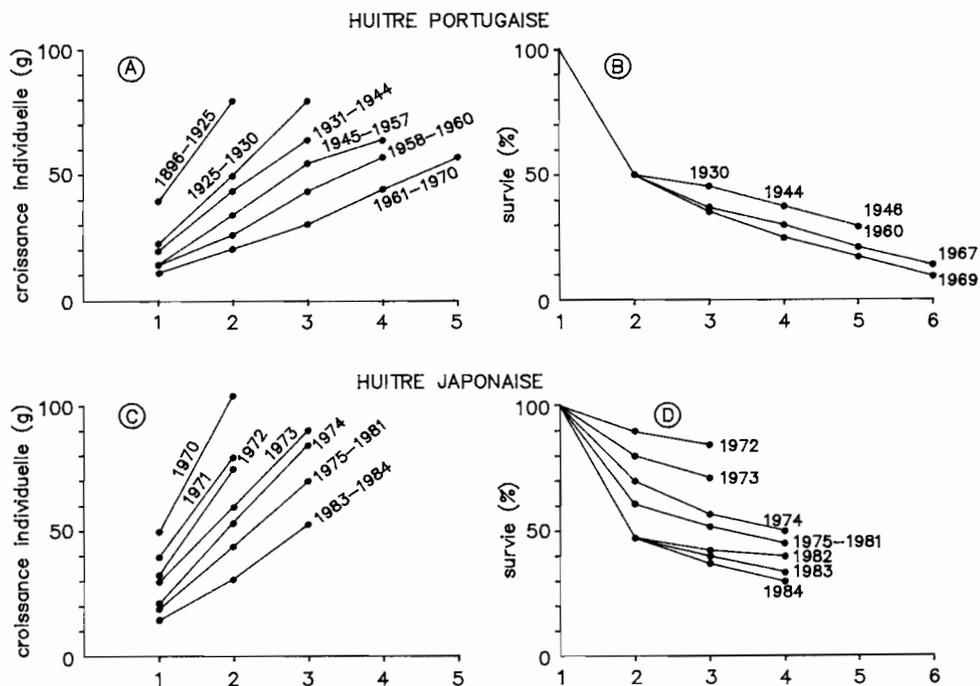


Figure 7.3 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : courbes de croissance pondérale (g) des huîtres portugaise (A) et japonaise (C), et pourcentages de survie des huîtres portugaise (B) et japonaise (D), à différentes périodes (d'après Héral *et al.* 1986a).

Pour valider les estimations des biomasses ainsi obtenues, celles-ci ont été comparées à la surface des concessions octroyées sur le domaine public maritime. Cette comparaison indique que, selon les années, le taux d'occupation des concessions varie entre 50 % et 60 % pour la culture de l'huître portugaise. De même, pour l'huître japonaise, les biomasses estimées selon la méthode de calcul précédente sont conformes à celles obtenues par échantillonnage depuis 1984.

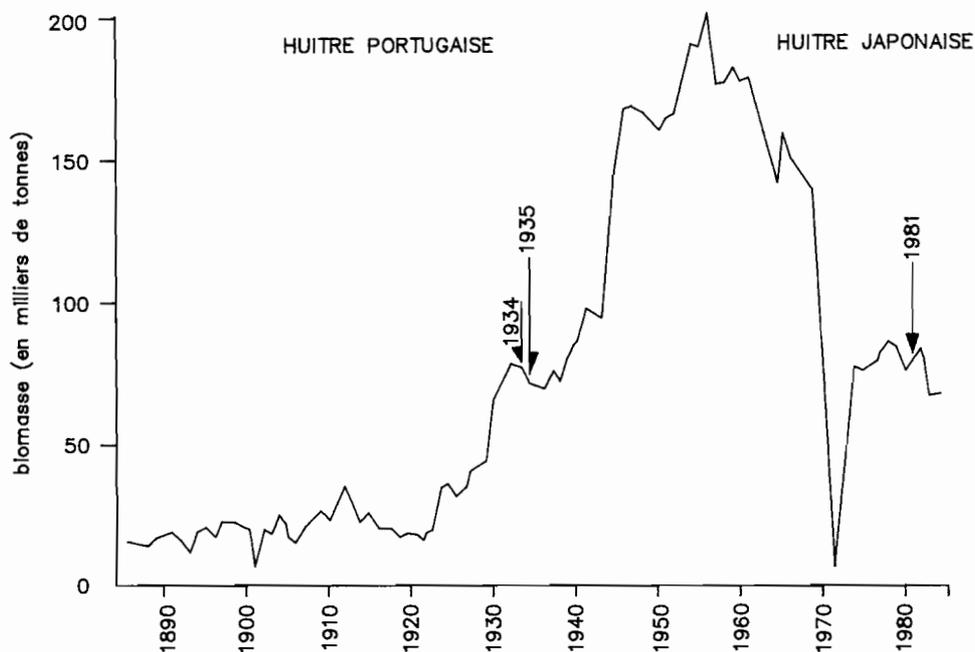


Figure 7.4 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : évolution de la biomasse totale calculée d'huîtres cultivées (d'après Héral *et al.* 1986a).  
L'épizootie de l'huître portugaise au début des années 1970 a conduit à la substitution de cette espèce par l'huître japonaise.

La relation entre la production et la biomasse montre qu'au delà d'une certaine biomasse, la production tend à plafonner vers 40 000 tonnes. Ce palier correspond à la capacité trophique du bassin pour la culture d'huître (fig. 7.5). La courbe de production du bassin peut être représentée par une fonction exponentielle de la forme.

$$P = P_{\max} (1 - e^{-KB})$$

dans laquelle  $P_{\max}$  est la production maximale du bassin et  $B$ , la biomasse moyenne annuelle en élevage.

Pour le bassin de Marennes-Oléron, les estimations suivantes ont été obtenues :

	Huître portugaise	Huître japonaise
$P_{\max}$	41 900 tonnes	42 500 tonnes
K	0,026	0,029

Parallèlement, le rapport production sur biomasse (P/B) suit, en fonction de la biomasse, une exponentielle négative, traduisant la baisse régulière du rendement.

La valeur des paramètres  $P_{\max}$  et K des bassins va différer selon les potentiels trophiques des bassins, tels qu'ils résultent des flux entrants, de la circulation résiduelle des courants, des apports en sels nutritifs et de la biomasse primaire autochtone et allochtone. Ainsi, les estimations de K et de  $P_{\max}$  sont respectivement de 0,043 et 17 800 tonnes pour le bassin d'Arcachon (Deltreil com. pers.). En outre, dans ce bassin, les relations production/biomasse font apparaître des périodes de rendement nettement inférieur ; ces chutes correspondent à des périodes de pollution du milieu : rejets d'une usine de cellulose : 1955-1960 ; peintures à base de sels organostanniques : 1977-1981.

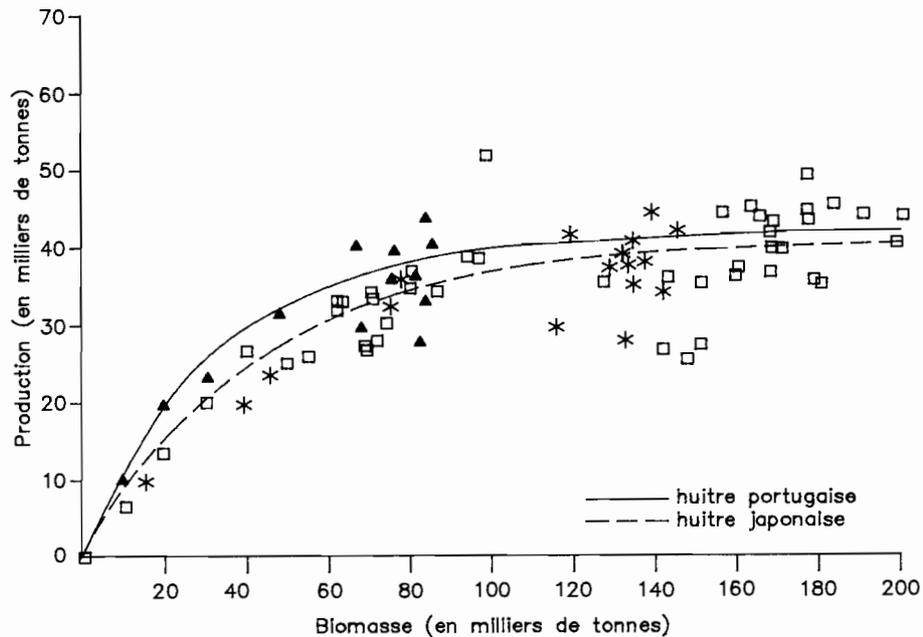


Figure 7.5 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : évolution de la production annuelle en fonction de la biomasse cultivée pour l'huître portugaise (□), l'huître japonaise (▲) et l'huître japonaise en équivalent d'assimilation de l'huître portugaise (\*). (d'après Héral *et al.* 1986a).

En fonction de leurs besoins énergétiques spécifiques, la production maximale pourra être atteinte pour des biomasses différentes selon les espèces cultivées. Ainsi, à biomasse égale, l'huître japonaise assimile 1,7 fois plus que l'huître portugaise (Héral *et al.* 1986a). Si l'on veut comparer l'effet de ces deux espèces sur le même écosystème, il faut alors tenir compte de cette différence.

Parallèlement, lorsque dans un écosystème exploité on souhaite diversifier la production, l'utilisation de la productivité du bassin par les différentes espèces de mollusques doit être étudiée ; cela implique la connaissance de leurs demandes énergétiques respectives. Ceci permet de raisonner non plus seulement en termes de performance zootechnique d'une filière, mais également d'optimisation de la consommation plurispécifique de la production trophique naturelle d'un bassin conchylicole.

## 5. Modèle analytique

La modélisation des relations cheptel/écosystème cultivé vise, à partir de lois déterministes simples, éventuellement semi-empiriques dans un premier temps, à décrire, puis à prédire l'évolution des caractéristiques majeures d'un bassin conchylicole. La construction de modèles trophiques de ce type requiert initialement un approfondissement des connaissances sur les transferts de matière organique, exprimés en flux d'énergie ou en flux de carbone, d'azote ou de phosphore à travers les différents compartiments du système. Dans un deuxième temps, l'évaluation statistique permet de hiérarchiser les principales variables et les compartiments qui contrôlent l'écosystème. Les fonctions qui lient ces variables devront être déterminées. Ces variables seront forçantes si l'on ne maîtrise pas les lois qui les déterminent, et d'état dès qu'une loi, si possible autre que statistique, permet d'en calculer l'évolution. La validité du modèle dépendra de la sensibilité et de qualité des lois représentées, ainsi que de la précision des observations des variables forçantes.

Pour pouvoir coupler les différentes équations représentant les compartiments physiques, pélagiques et benthiques, les échelles de temps utilisées devront être compatibles. La périodicité de l'échantillonnage des variables forçantes sera choisie en fonction des échelles retenues.

La mise au point d'un tel modèle reste encore du ressort de la recherche cognitive, car tous les concepts et les lois qui le sous-tendent ne sont pas encore maîtrisés.

### 5.1. Capacités trophiques des eaux et de l'interface eau-sédiment

Le bassin de Marennes-Oléron est un milieu estuarien macrotidal dans lequel la matière en suspension présente une grande variabilité. Pour cette raison, définir une stratégie d'échantillonnage qui permette de représenter l'évolution temporelle du système n'est pas chose facile. La stratégie retenue pour l'échantillonnage hydrobiologique a consisté en un prééchantillonnage spatio-temporel de 15 stations. L'analyse des variances a montré que, pour certains secteurs et certaines variables, la variabilité journalière est du même ordre que la variance saisonnière. Par une analyse en composantes principales, des secteurs d'homogénéité relative pour les variables considérées ont pu être définis. L'échantillonnage finalement retenu représente un compromis entre le coût et les objectifs de modélisation (Héral *et al.* 1983) :

- variation spatiale : suivi ponctuel aux limites océaniques et estuariennes, en morte eau et en vive eau (fig. 7.6) ;
- variation temporelle : suivi d'une station centrale représentative de l'hydrologie des secteurs conchylicoles, en morte-eau et en vive-eau, à raison d'un prélèvement toutes les heures pendant un demi-cycle de marée.

Le suivi spatial a porté sur 12 ans et le suivi temporel fin sur 4 ans.

Quatre sources de variation expliquent les cycles des traceurs particuliers : gradient vertical, cycle horaire de la marée (période de 12 h 30), coefficient de marée et tendance saisonnière (période d'un an) (Héral *et al.* 1987). Une analyse de variance sur les différents composants du seston et de l'énergie particulaire assimilable, réalisée en 1979 et 1980, a permis de hiérarchiser les effets des différentes perturbations en fonction des niveaux de signification de trois facteurs : date, type de marée (morte eau ou vive eau) et hauteur du prélèvement (Bacher *et al.* sous presse).

Quelles que soient l'année et la variable étudiées, on constate une interaction entre la date et le coefficient de marée, avec des différences relativement faibles entre surface et fond. Le cycle morte-eau - vive-eau explique une part importante de la variabilité observée. Les phénomènes météorologiques (influence du vent notamment), qui agissent sur le transport et la remise en suspension des particules, ou de type saisonnier, tel le bloom phytoplanctonique, expliquent une partie de l'interaction et de

la tendance saisonnière. La combinaison des effets saisonnier et tidal, et de leur interaction, explique environ 80 % de la variabilité totale mesurée pendant le cycle de marée.

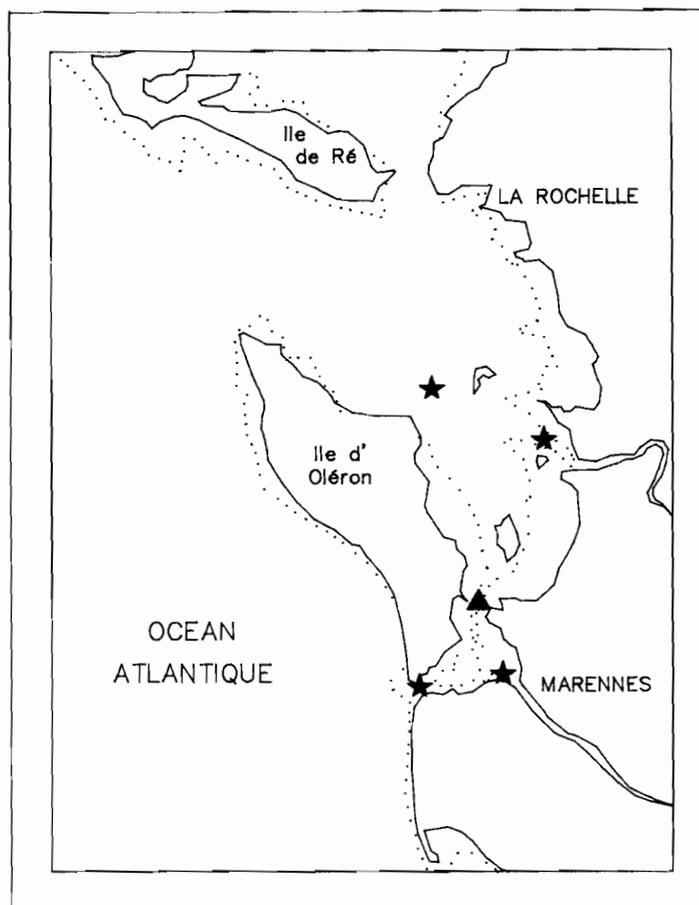


Figure 7.6 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : localisation des stations hydrobiologiques : variation spatiale et temporelle.

La mesure en continu de la charge sestonique par néphélogétrie, et de la biomasse phytoplanctonique par fluorimétrie, permet d'acquérir un signal correspondant à la population à échantillonner. Ainsi, un échantillonnage systématique sur une périodicité horaire permet d'obtenir une moyenne journalière, d'une précision supérieure à 10 % au seuil de 95 % (fig. 7.7). De même, un suivi pendant 35 jours consécutifs, avec des prélèvements discrets à basse et à pleine mer, en période du

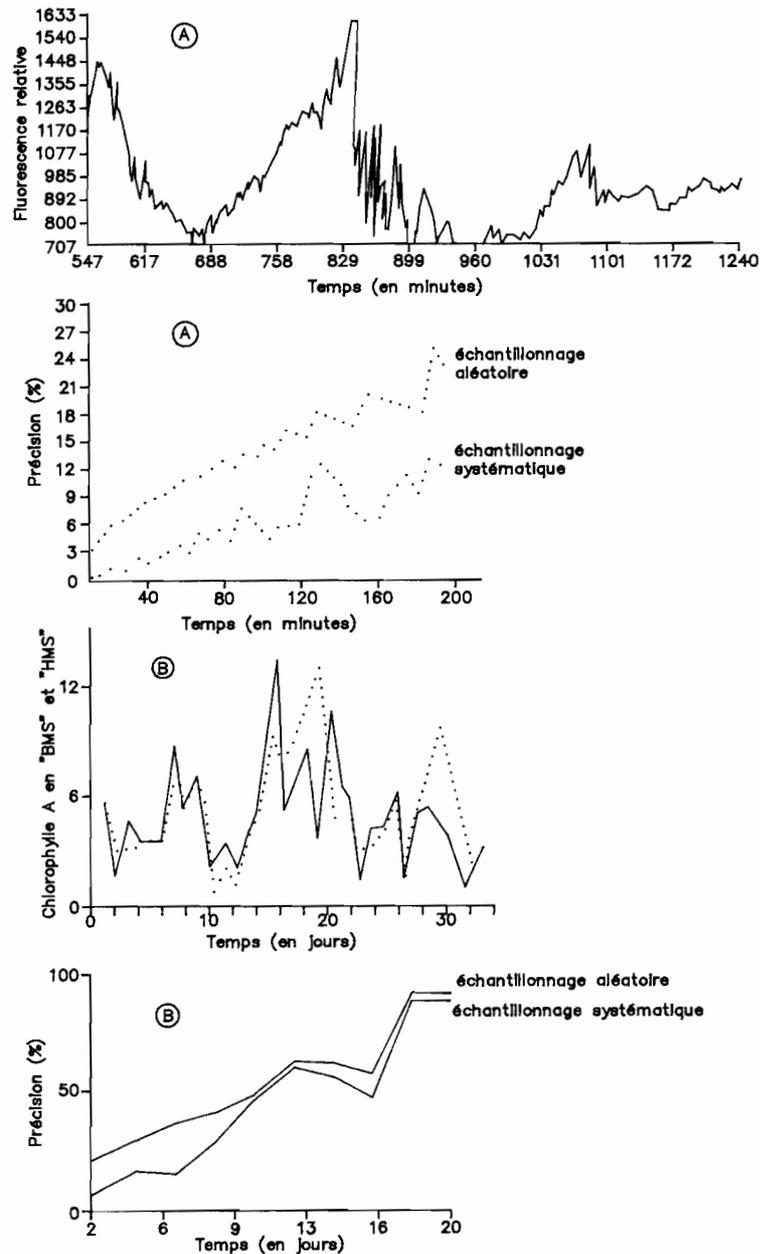


Figure 7.7 - Précision, au seuil de 95 %, de la moyenne intrajournalière du signal (A) en fonction du pas de temps et du type d'échantillonnage. Précision au seuil de 95 % de la moyenne interjours du signal (B) (mensuelle) en fonction du pas de temps et du type d'échantillonnage (d'après Héral *et al.* 1989).

bloom phytoplanctonique maximal, montre, par la même méthode, une variabilité interjournalière importante, en liaison avec les conditions météorologiques et la dynamique propre du bloom. Une précision de 30 % de la moyenne journalière ne peut être obtenue qu'avec un échantillonnage hebdomadaire (Héral *et al.* sous presse).

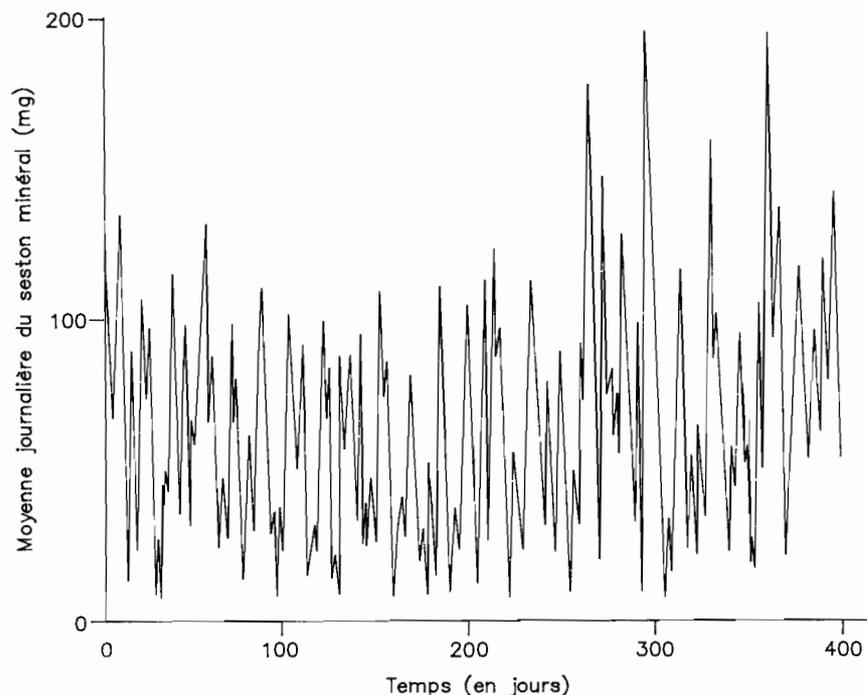


Figure 7.8 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : moyenne journalière du seston minéral (< 250 µm) sur le site de Nole, obtenue à l'aide d'un modèle auto-régressif, fonction de la vitesse du vent et de la hauteur d'eau (d'après Gouletquer et Héral sous presse).

Il ressort de cette analyse que, pour déterminer sans biais rédhibitoire la capacité trophique d'un écosystème conchylicole, un effort d'échantillonnage important est initialement nécessaire. Ce travail doit s'accompagner de la détermination des lois décrivant la variabilité, en particulier de la charge sestonique et de la nourriture potentielle particulière disponible. Pour cela, on a recours à deux méthodes :

- une méthode déterministe, par l'intégration de lois sur la remise en suspension (Raillard, com. pers.), et par la mise au point d'un modèle de production phytoplanctonique (Mcnesguen en préparation) ;

- en l'absence de lois disponibles, une méthode statistique, pour simuler un cycle des variables hydrologiques ; un modèle linéaire intégrant les effets de la vitesse du vent, du courant, de la houle et de la hauteur d'eau n'explique que 33 % de la variance de la charge sestonique (Héral *et al.* 1987) ; mais l'addition d'un terme auto-régressif permet de prévoir de 55 à 60 % de la variance de la charge sestonique (Bacher *et al.* sous presse, Goulletquer et Héral sous presse) (fig. 7.8).

Pour obtenir une série temporelle de la teneur énergétique du matériel particulaire, on utilise le rapport énergétique du seston ; celui-ci présente une variabilité saisonnière, différente selon la nature du matériel particulaire.

Ce travail montre que la quantité de nourriture disponible varie fortement sous l'effet de facteurs multiples. L'amélioration des connaissances sur les lois de remise en suspension, de sédimentation, de productions phytoplanctonique et phytobenthique devraient permettre, comme c'est le cas actuellement pour les modèles physiques numériques, de s'affranchir à l'avenir de l'élaboration de lois statistiques qui, pour être précises, nécessitent l'acquisition de nombreuses séries de données, à des échelles spatiales et temporelles différentes, pour représenter convenablement l'évolution d'un écosystème.

### 5.2. Modèle de croissance des huîtres

La mise au point d'un modèle de croissance constitue la deuxième étape de la modélisation couplée du transport de nourriture et de l'assimilation par la population d'huître. Un modèle énergétique de croissance individuelle du poids de chair sèche a été mis au point (Bacher *et al.* sous presse). Basé sur le principe des équations et des lois énergétiques, il donne le bilan entre la partie assimilée de la consommation et la respiration. Ses paramètres diffèrent en fonction du poids initial ( $W_0$ ), de la température (T), du seston total (S) et de l'énergie particulaire assimilable de la colonne d'eau (PLG). Les fonctions de représentation sont choisies à partir des résultats expérimentaux et calées, par calcul d'optimisation, sur les données acquises *in situ* pendant deux ans au centre du bassin. L'algorithme utilisé est le "simplex" (Nelder and Mead 1965, Schnute 1982), basé sur la minimisation de la somme des carrés des écarts entre observations et simulations.

En partant de l'expression du taux de croissance :

$$dw/dt = (A - R) \cdot P \cdot T_{im}$$

où  $W$  est le poids de chair en kJoules de l'individu,  
 $A$ , l'assimilation,  
 $R$ , la respiration,  
 $P$ , le taux d'énergie utilisé dans le chair et  
 $T_{im}$  la fraction journalière d'immersion,

on détermine la fonction d'assimilation suivante :

$$A = a_1 \cdot W^{a_2} \cdot \frac{1}{Ses + So} \cdot a_4 \cdot PLG \cdot \frac{T - T_o}{T_1 - T_o} \exp \frac{T_1 - T}{T_1 - T_o}$$

où  $a_1 \cdot W^{a_2}$  est le terme de filtration, avec une relation allométrique indépendante des conditions du milieu pour la gamme de variations étudiée (Deslous-Paoli *et al.* 1987) et

$\frac{1}{Ses + So}$ , un taux d'ingestion signifiant que, plus la charge sestonique est élevée, plus la quantité de pseudofèces est importante,

alors que l'assimilation est contrôlée par une courbe en cloche de la température avec un effet inhibiteur pour  $T > T_1$  et  $T < T_o$ , et est fonction de la qualité de la matière organique ingérée (PLG).

La respiration est une fonction du poids sec et de la température (Boukabous 1983) :

$$R = r_1 \cdot W^{r_2} \cdot \exp r_3 T$$

La ponte est injectée comme variable forçante. Elle entraîne une perte de poids qui varie avec les classes d'âge.

Le modèle reproduit bien la croissance de l'huître et est sensible aux paramètres de température et de ponte, qui expliquent respectivement la croissance printanière rapide et le fort amaigrissement estival.

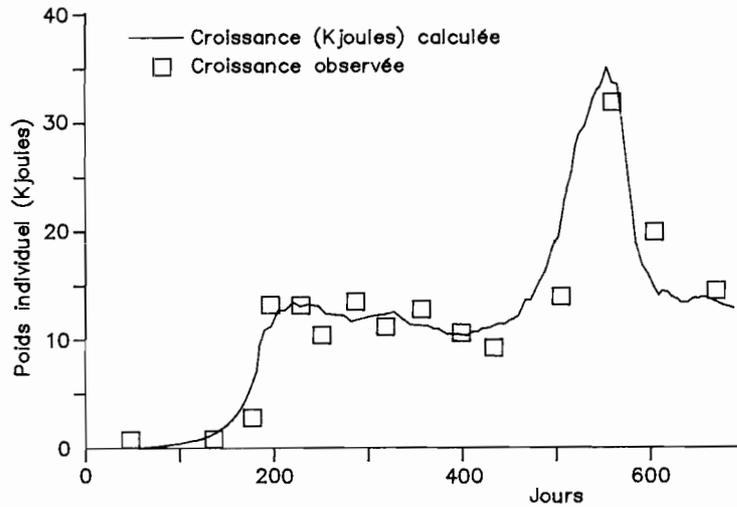


Figure 7.9 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : comparaison entre la croissance individuelle sur deux ans, déterminée par le modèle énergétique, et la croissance observée (d'après Bacher *et al.* sous presse).

### 5.3. Modèle physique

La capacité trophique d'un écosystème est fonction de la quantité de nourriture immédiatement disponible pour les bivalves. Aussi, pour définir le potentiel de nourriture disponible par cycle de marée, la concentration de nourriture doit être couplée à un modèle physique. Ceci peut être réalisé par la mise au point de modèles "mono-boîte" et "multi-boîtes".

#### 5.3.1. Modèle mono-boîte

Les modèles mono-boîte théoriques doivent tenir compte des temps de résidence des masses d'eau dans le bassin. Ainsi, Bacher *et al.* (sous presse) ont proposé l'équation :

$$V \cdot \frac{d_c}{d_t} = F \cdot (C_0 - C) - \sum A_i \cdot N_i$$

où V est le volume du bassin,  
 F, son débit résiduel,  
 C(t), la concentration de nourriture particulière exprimée en énergie dans la boîte,  
 C<sub>0</sub>(t), la concentration en amont,  
 A<sub>i</sub>, l'assimilation d'énergie par les N individus d'âge i constituant la biomasse.

Les simulations sont effectuées en faisant varier l'effectif total des individus, avec comme hypothèse que la concentration de la nourriture en amont est indépendante de la biomasse de mollusques. Cette méthode montre qu'une augmentation du stock se traduit par une diminution sensible des performances de croissance (fig. 7.10) ; un stock de 100 000 tonnes assimile, pour sa croissance tissulaire, 7 % de l'énergie disponible (fig. 7.11).

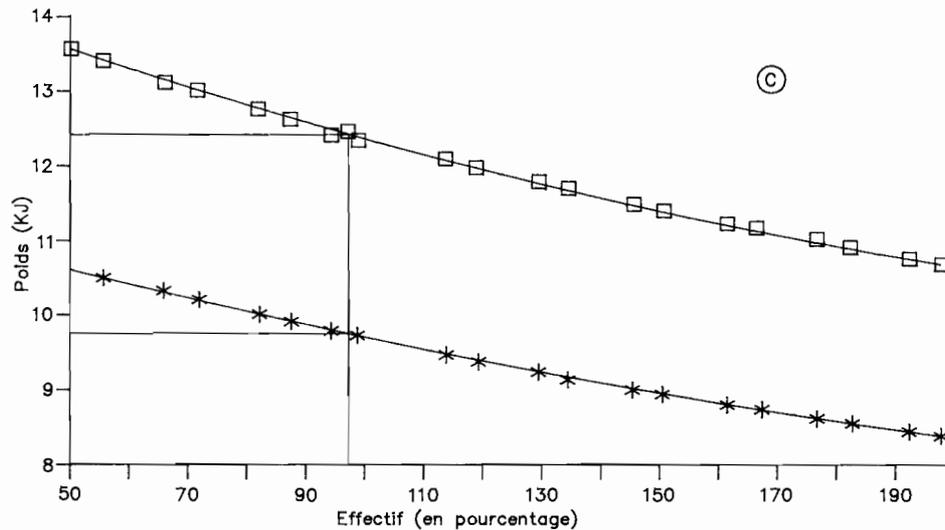


Figure 7.10 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : modèle mono-boîte : influence de l'effectif de la population d'huître japonaise sur la production individuelle après 1 an (\*) et 2 ans de croissance (□).

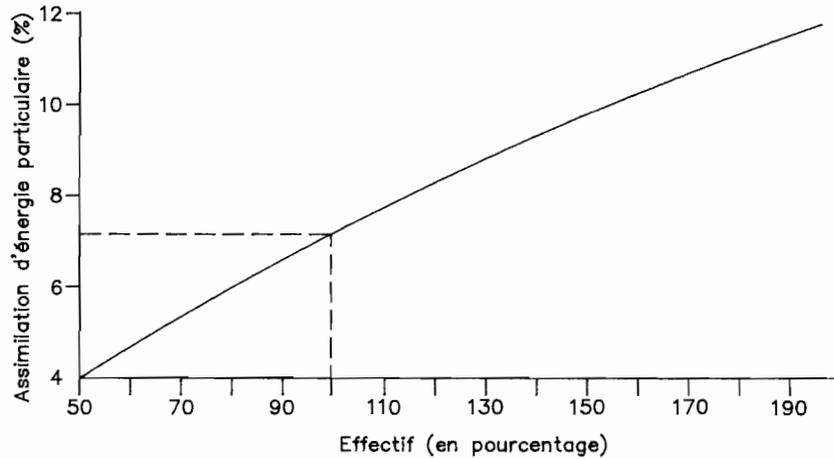


Figure 7.11 - Modèle mono-boîte : influence de l'effectif de la population d'huître japonaise sur l'assimilation de l'énergie particulaire pour la croissance tissulaire (d'après Bacher *et al.* sous presse).

Par contre, la comparaison des résultats obtenus avec le modèle global et d'observations expérimentales d'écophysiologie, compte tenu de la quantité d'énergie disponible dans le bassin en fonction de son volume et du temps de résidence de l'eau, montre qu'un stock de 90 000 tonnes filtre pendant le temps de résidence de la masse d'eau (5 jours) 150 % du volume d'eau du bassin et assimile 44 % de l'énergie disponible pour la production des tissus gonadique et somatique et la production de la coquille (Héral *et al.* 1988).

### 5.3.2. Modèle multi-boîtes

Le modèle multi-boîtes a déjà été utilisé pour décrire les relations trophiques en milieu côtier (Cloern 1981, Keizer *et al.* 1987). Il représente un compromis entre les exigences de validité du modèle et de simplicité de son élaboration. Sa structure doit rester cohérente avec l'échelle spatio-temporelle des phénomènes considérés (Bacher 1989). Le modèle de transport simule les apports de matière particulaire dans une structure en boîtes. L'échelle de temps retenue pour les mécanismes biologiques étant la journée, la trajectoire résiduelle lagrangienne d'une journée fixe la dimension des boîtes (fig. 7.12).

La dispersion est introduite à l'aide d'un terme de transport proportionnel à la différence de concentration entre les boîtes et à l'excursion de marée, estimée à partir des résiduelles eulériennes à la frontière.

L'équation de transport s'écrit :

$$V_i \cdot \frac{dC_i}{dt} = \sum Q_{ij} C_j + k_{ij} \frac{C_j - C_i}{D_{ij}} - A$$

dans laquelle  $C_i, C_j$  sont les concentrations dans les boîtes  $i$  et  $j$ ,  
 $V_i$ , le volume de la boîte  $i$ ,  
 $Q_{ij}$ , le débit résiduel entre les boîtes  $i$  et  $j$ ,  
 $K_{ij}$ , l'excursion de la marée,  
 $D_{ij}$ , la distance entre les centres des boîtes  $i$  et  $j$  et  
 $A$ , l'assimilation.

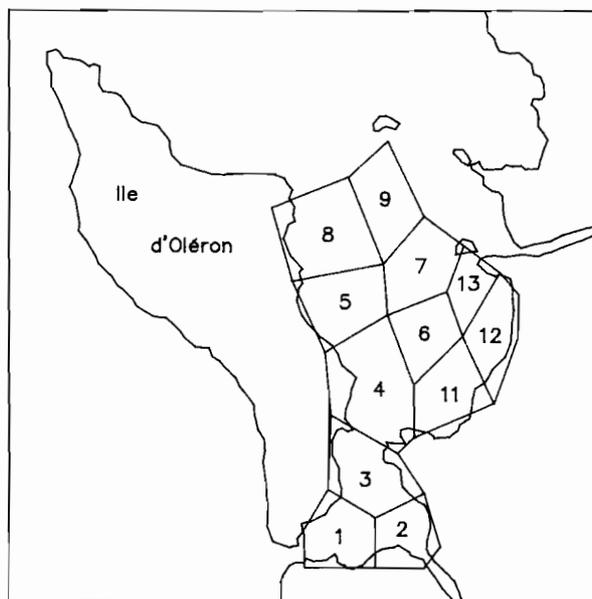


Figure 7.12 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : définition des boîtes et des limites du modèle multi-boîtes.

Le modèle de transport est calé à l'aide des séries chronologiques de salinité aux frontières et au centre du bassin.

Le couplage du modèle de transport et du modèle biologique se fait en introduisant dans chaque boîte la biomasse présente et sa composition en classes d'âge. Les compétiteurs les plus importants - moule, coque, palourde - sont introduits comme variables forçantes (Sauriau 1986). Leur effet sera fonction de leur biomasse et de leur taux spécifique d'assimilation unitaire ; les estimations de ces taux sont tirées de la littérature. Le modèle simule les croissances individuelles des huîtres dans les différents secteurs du bassin. Il aboutit à la conclusion que les compétiteurs jouent un rôle négligeable, ce qui n'est pas pour surprendre compte tenu de la faiblesse des biomasses des populations sauvages par rapport à celle du cheptel cultivé.

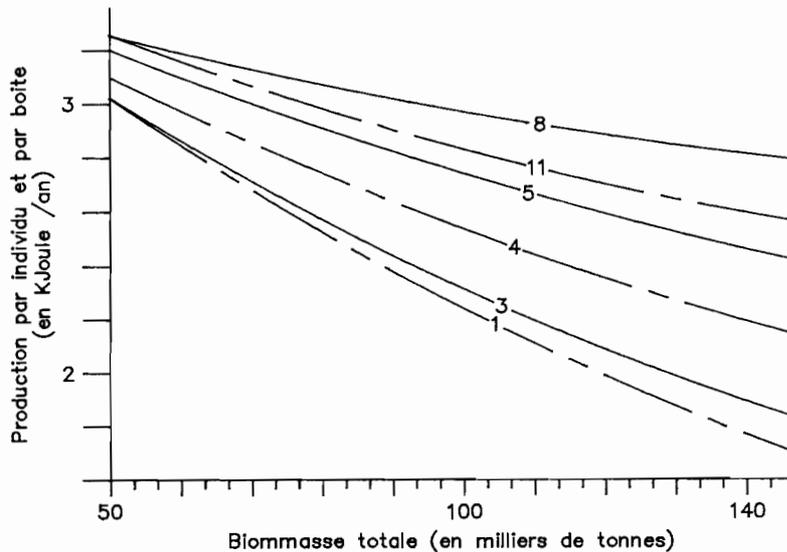


Figure 7.13 - Bassin Marennes-Oléron (France) : résultat du modèle analytique multi-boîtes : simulation de l'évolution de la production annuelle par individu et par boîte.

En considérant que le flux advectif est nettement dominant par rapport au flux dispersif et en supprimant les termes dispersifs aux limites du modèle, une série de simulations permet de voir comment réagit la croissance individuelle des huîtres dans les différentes boîtes en fonction d'une modification, de 50 000 à 140 000 tonnes, de la biomasse totale, sans modification de sa répartition spatiale relative. Le déclin des performances de croissance est inégal selon les secteurs ; un gradient Nord-Sud marqué, conforme à la direction des résiduelles lagrangiennes, apparaît. Ce gradient est du même ordre de grandeur que celui observé directement sur les populations :

l'augmentation de la biomasse a un impact plus marqué au fond (sud) du bassin, où les croissances sont les plus faibles, et les mortalités les plus fortes (Bodoy *et al.* 1988, fig. 7.13).

Ce modèle rend compte des mécanismes suivants :

- transport par advection-dispersion de la nourriture particulaire dont les concentrations sont introduites aux limites ;
- lois de consommation, d'assimilation et de respiration pour l'huître japonaise ;
- mortalités réparties sur l'année pour 2 classes d'âge ;
- biomasses des populations sauvages de mollusques compétiteurs.

Par contre, ce premier modèle analytique admet, par manque de connaissances, un certain nombre d'hypothèses simplificatrices :

- pas de régénération de la production primaire dans les boîtes ;
- pas de sédimentation et de remise en suspension de la nourriture particulaire ;
- les fèces et pseudofèces restent intégralement en suspension et sont régulièrement réassimilées ;
- les substances organiques dissoutes ne sont pas prises en compte dans les différents maillons du modèle.

Ces hypothèses indiquent les recherches à développer pour rendre le modèle analytique plus réaliste. Dès à présent, un modèle sédimentologique est à l'étude. Parallèlement, son couplage avec un modèle de production primaire est en cours de réalisation. Par ailleurs, le modèle de croissance de l'huître devrait être plus déterministe. La détermination des différents coefficients entrant dans le taux d'ingestion et le taux d'absorption doit faire l'objet de protocoles expérimentaux afin de déduire des lois prédictives.

La comparaison des résultats obtenus à l'aide de ces trois méthodes (modèle global, modèle analytique mono-boîte, modèle analytique multi-boîtes) aboutit à des conclusions convergentes quant à l'existence de phénomènes très marqués de densité-dépendance se traduisant par une forte interaction entre la biomasse totale des mollusques et leur croissance individuelle (fig. 7.14). Le modèle analytique multi-boîtes

permet en outre de localiser les secteurs où l'impact de l'augmentation générale du stock est le plus sensible.

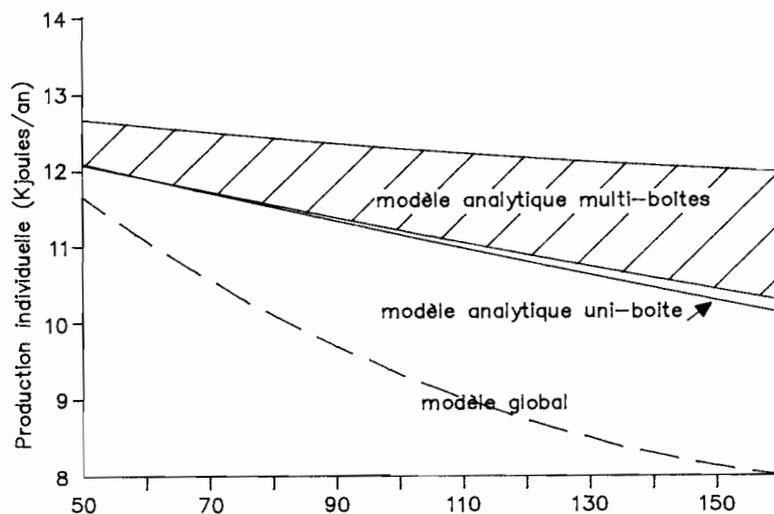


Figure 7.14 - Bassin de Marennes-Oléron (France) : comparaison des relations entre la production individuelle en fonction de la biomasse totale cultivée, obtenues avec les différents modèles.

Par rapport aux modèles analytiques, le modèle global indique une baisse plus rapide de la production individuelle en fonction de la biomasse cultivée. Pour analyser cette divergence, il faut se rappeler que les deux ensembles de modèles diffèrent non seulement par leur conception, mais aussi dans la prise en compte des effets des pratiques culturales. Les modèles analytiques admettent une densité uniforme optimale des élevages ( $200 \text{ huîtres/m}^2$ ) : les modèles ont été calés sur cette hypothèse. Par contre, parce qu'il est synthétique, le modèle global rend implicitement compte des pratiques culturales effectives (différences locales de densité, rotation des élevages, ...) qui se traduisent par des pertes de performance (croissances plus faibles, mortalités plus fortes). Ainsi, le secteur de Lamouroux (nord du bassin) n'est ouvert à l'élevage que de juillet à octobre. A cette période, des transferts de cheptels sont effectués entre les secteurs moins performants (sud) et certains bancs situés plus au nord. La durée d'élevage (4 ans) nécessaire à l'obtention de la taille commerciale ne peut donc pas être comparée directement à ce que prédit le modèle analytique, dont les résultats sont par ailleurs affectés par les hypothèses simplificatrices ci-dessus indiquées.

## 6. Conclusion

Les recherches en cours ont mis en évidence plusieurs phénomènes de première importance pour l'optimisation de l'exploitation d'un bassin conchylicole, à partir du moment où le captage d'une espèce est maîtrisée. La culture se développe jusqu'à ce qu'elle soit freinée par l'apparition de phénomènes de densité-dépendance. Comme dans la pêche (chapitre 2), et plus généralement dans l'utilisation des écosystèmes dont la production est naturellement limitée et où l'accès reste mal régulé (chapitre 19), la compétition pour la ressource - en l'occurrence, la capacité trophique du bassin - se traduit par des ensemencements excessifs de naissain par les ostréiculteurs. La biomasse en élevage résultante finit par dépasser le niveau optimal, tel qu'il peut être défini sur la base de critères économiques et sociaux appropriés (chapitres 13 et 18). Au niveau de la ressource, les effets de la surcharge se manifestent par :

- une stagnation de la production globale, malgré (ou plutôt à cause de) l'accroissement des biomasses ;
- une baisse de productivité (par unité de surface des concessions et par unité de biomasse) ;
- un allongement appréciable de la durée des cycles d'élevage ;
- une élévation des mortalités courantes, l'affaiblissement des huîtres les rendant moins aptes à surmonter les conditions hydroclimatiques extrêmes, estivales et hivernales ;
- la possibilité d'un risque accru d'apparition d'épizooties, éventualité qui n'est cependant pas encore établie (chapitre 11).

Pour déterminer les niveaux optimaux de biomasse et de production totale, il y a lieu de traduire les modèles biologiques en modèles bio-économiques (chapitre 13), de façon à disposer des critères appropriés d'optimisation (maximisation des richesses, de l'emploi, ...). Un tel travail est actuellement en cours.

Toutefois, à l'examen des résultats déjà acquis, il n'est pas besoin d'une telle analyse dans un premier temps pour reconnaître l'intérêt d'une réduction de la biomasse en élevage. Outre les avantages à en attendre au niveau des performances de production du stock et de sa conservation, on obtiendrait, sans réduction notable de la valeur totale de la production, une réduction substantielle des coûts de production, totaux et par entreprise et, donc, une augmentation importante des bénéfices nets, une plus grande stabilité de la production et une réduction des risques de mortalité.

La difficulté que pose la régulation de l'exploitation d'un bassin conchylicole se situe au niveau des mécanismes d'allocation des droits d'usage. L'insuffisance des institutions à cet égard se traduit par la divergence bien connue entre la motivation immédiate des entreprises individuelles et leur propre intérêt collectif ; en accroissant son propre cheptel chaque entreprise cherche à s'approprier une part accrue de la capacité biotique limitée du bassin et du surprofit (rente économique) qui s'y attache. Jusqu'ici la régulation de l'accès à l'utilisation de cette ressource naturelle s'est faite par l'allocation des concessions, mais celles-ci ne sont qu'une matérialisation très imparfaite de la ressource naturelle disponible : une biomasse très supérieure à celle que peut supporter la capacité biotique du bassin peut êtreensemencée sur la surface totale des concessions allouées, elle-même inférieure à l'aire du bassin. Le partage d'une biomasse maximale prédéterminée permettrait un bien meilleur ajustement à la capacité trophique. Ceci pose la question des mesures techniques de surveillance sur lesquelles l'expérience manque encore. Cela pose aussi le problème du choix des mécanismes d'allocation, de transfert et de retrait de droits individuels quantitatifs d'exploitation (chapitre 15). Jusqu'à récemment ceux-ci étaient attribués par décisions de commissions dites des cultures marines, présidées par l'administration et opérant au niveau de chaque bassin. Depuis 1986, le principe du recours à des mécanismes économiques (prix et marché) a été admis, entérinant ainsi des pratiques occultes antérieures.

Même si l'adoption de solutions adéquates à ces questions difficiles sur les plans écologique, économique et légal demandera nécessairement du temps, les recherches sur la capacité biotique des bassins ont déjà contribué à faire émerger au sein de la profession un accord sur la nécessité d'une régulation du cheptel. En effet, la surcharge actuelle a déjà des conséquences sérieuses sur la survie des entreprises. Cette charge induit dès à présent les temps de croissance les plus longs de France, voire du monde, pour l'huître japonaise (Héral et Deslous-Paoli 1985). Si la tendance à l'augmentation des stocks, favorisée par les forts captages de 1982 à 1985, se poursuit, les conditions seront réunies pour une nouvelle crise. Les coûts d'exploitation déjà élevés sont encore alourdis par le morcellement des exploitations, le faible développement de la mécanisation et la durée des temps d'accès aux parcs.

Comme dans la pêche, la régulation des cheptels nécessite un suivi régulier des biomasses, des cheptels et des productions. Le droit à l'exploitation d'une ressource collective devrait impliquer pour les ostréiculteurs la responsabilité de fournir des données (déclaration de production, des rendements) indispensables à la maîtrise des dimensions collectives de l'exploitation du bassin. La participation directe des ostréiculteurs à cet aménagement au sein d'une commission chargée, avec l'administration, de définir et d'appliquer des plans de gestion du bassin devrait faciliter leur participation au suivi des cheptels, aux analyses d'optimisation et à l'application des plans d'aménagement (chapitres 11 et 15).

Enfin, en milieu côtier soumis à des perturbations multiples de l'environnement, il est nécessaire de pouvoir quantifier les impacts des aménagements et des apports d'origine anthropique sur la capacité trophique d'une baie ou d'un estuaire, et d'en déduire les conséquences pour l'ostréiculture. Les responsables de l'aménagement côtier devraient disposer d'outils leur permettant de prévoir l'impact d'aménagements concurrentiels. Ces évaluations écologiques pourraient être traduites en termes socio-économiques, susceptibles d'éclairer leurs choix. Devant les risques et les dangers que font planer sur l'avenir de leur activité ces usages concurrentiels des écosystèmes ostréicoles, les conchyliculteurs pourront juger qu'il est de leur intérêt de concourir à l'évaluation du poids économique et social de leur activité professionnelle, des termes de l'optimisation de cette activité au niveau d'un bassin, et de participer activement aux prises des décisions qui conditionnent cette optimisation.

#### REFERENCES

- Alzieu, C. et M. Héral, 1984 - 'Ecotoxicological effects of organotin compounds on oyster culture'. In G/ Persoone, E. Jaspers and C. Clans (eds.) - 'Ecotoxicological testing for the marine environment'. State Univ. Ghent and Inst. Mar. Scient. Res., Bredene, Belgium, Vol. 2 : 187-196.
- Bacher, C., 1985 - 'Production of shellfish production models'. International Seminar on Shellfish Culture Development and Management, La Rochelle, 4-9 mars 1985. *IFREMER DRV* : 347-362.
- Bacher, C., J-P. Baud, A. Bodoy, J-M. Deslous-Paoli, J-P. Dréno, M. Héral, D. Maurer and J. Prou, 1986 - 'A methodology for the stocks assessment of cultivated oysters along the French Atlantic coasts'. *Cons. int. Explor. Mer.*, CM 1986 K : 36, 14 p.
- , -, - 'Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle physique et d'un modèle biologique'. (en prépar.).
- , -, M. Héral, J-M. Deslous-Paoli et D. Razet. - 'Modèle énergétique uni-boîte de la croissance des huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron'. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, sous presse.
- , -, 1989 - 'Etude de la capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : utilisation d'un modèle couplé de transport particulaire et de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*'. Thèse Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 146 p.
- Bodoy, A., J. Garnier, P. Geairon, D. Chagot, H. Grizel, M. Comps, D. Razet et S. Taillade, 1988 - 'Mortalités d'huîtres japonaises sur le banc de Ronce-les-Bains. *IFREMER*, Rapp. int. : 26 p.
- Boukabous, R., 1983 - 'Etude préliminaire des adaptations écophysologiques de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans la lagune de Oualidia'. Thèse 3ème cycle Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Maroc.

- Carver, C.E.A. and A.L. Mallet, 1989 - 'Assessing the carrying capacity of a coastal inlet in terms of mussel culture'. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, (sous presse).
- Cloern, J.E., 1982 - 'Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay ?' *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 191-202.
- Csirke, J. and G.D. Sharp (eds.), 1985 - 'Rapport de la Consultation d'experts chargés d'examiner les variations de l'abondance et de la composition spécifique des stocks néritiques'. San José, Costa Rica, 18-29 Avril 1983. *FAO Rap. tech. Pêch.*, 29, 1: 102 p.
- Dame, R.F., F. Vernberg, R. Bonnel and W. Kitchens, 1977 - 'The North-Inlet marsh estuarine ecosystem : a conceptual approach'. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 30: 343-356.
- , --, and B.C. Patten, 1981 - 'Analysis of flows in an intertidal oyster reef'. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 115-124.
- Deslous-Paoli, J.M. et M. Héral, 1984 - 'Transferts énergétiques entre la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître *Crassostrea gigas* âgée de 1 an'. *Haliotis.*, 14 : 79-90.
- , --, J. Populus, M. L'Herroux et M. Brussieu, 1985 - 'Estimation des stocks conchylicoles par télédétection : résultats et perspectives'. *Colloque franco-japonais Océanographie*, Marseille, 16-21 sept. 1985, 7: 39-54.
- , --, M. Héral, P. Gouletquer, W. Boromthanasat, D. Razet, J. Garnier, J. Prou et L. Barillet, 1987 - 'Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Indices biochimiques des milieux marins'. *Oceanis*, 13: 575-579.
- Dow, R.L., 1972 - 'Fluctuations in Gulf of Maine sea temperature and specific molluscan abundance'. *Cons. int. Explor. Mer*, 34, 3: 532-534.
- , --, 1981 - 'Influence of sea temperature cycles on the abundance and availability of marine and estuarine species of commerce'. *Oceans 81 Conf. Rec.*, Boston, vol. 2 : 775-779.
- , --, 1983 - 'Sea temperature and ocean fish abundance cycles'. *Mar. Techn. Soc. J.*, 17, 1: 42-44.
- Fraga, F. and F. Vives, 1961 - 'Retencion de particulas organicas par el mejillon en los viveros flotantes'. *Reunion sobre Productividad y Pesquerias*, Barcelona, 4: 71-73.
- Glantz, H.M., and J.D. Thompson (eds.), 1981 - 'Resource management and environmental uncertainty.' John Wiley and Sons, New-York, 491 p.
- Gouletquer, P. and M. Héral - 'Evaluation of the trophic capacity of the water and the interface water sediment for the Manilla clam "*Ruditapes philippinarum*" in the bay of Marennes-Oleron (France)'. *Estuar. Mar. Coast. Sci.*, (submitted).
- Héral, M., J.M. Deslous-Paoli et J.M. Sornin, 1983 - 'Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches'. *Oceanis* 9: 169-194.
- , --, D. Razet, J-M. Deslous-Paoli, J-P Berthomé et J. Garnier, 1983 - 'Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France)'. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 46: 97-119.

- , -, J.-M. Deslous-Paoli, D. Razet et J. Prou, 1984 - 'Essai de mise en évidence *in situ* de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas*.' *Oceanis*, 10: 465-475.
- , -, 1985 - 'Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems'. International Seminar on Shellfish Culture Development and Management, La Rochelle, France, 4-9 mars 1985. *IFREMER* : 297-318.
- , -, et J.M. Deslous-Paoli, 1985 - 'Analyse historique de la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron (France)'. *Colloque franco-japonais Océanographie*, Marseille, 16-21 sept. 1985, 7: 55-65.
- , -, 1986 - 'L'ostréiculture traditionnelle française'. In G. Barnabé (coord.) 'Aquaculture', Lavoisier, Paris : 345-390.
- , -, J.-M. Deslous-Paoli et J. Prou, 1986a - 'Dynamique des productions et des biomasses des huîtres creuses (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle'. *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1986 F, 41: 22 p.
- , -, J.-M. Deslous-Paoli et J. Prou, 1986b - 'Influence du climat sur le recrutement et sur la production d'huîtres (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron (France)'. *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1986 F, 40: 20 p.
- , -, J.-M. Deslous-Paoli, J. Prou et D. Razet, 1987 - 'Relation entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau'. *Haliotis*, 16: 149-198.
- , -, J.-M. Deslous-Paoli et J. Prou, 1988 - 'Approche de la capacité trophique d'un écosystème conchylicole'. *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1988/K, 22: 11 p.
- , -, P. Gouletquer, D. Razet, J. Prou, B. Ravail and S.Y. Maestrini, 1988 - 'Difficulties in sampling for estimating phytoplankton biomass in estuarine conditions : variabilities and precisions at different temporal scales, in the case of the bay of Marennes-Oléron'. *Marine Microbio. Foodweb, Poster 4,88, GAP 88 Workshop*, La Rochelle, France, (sous presse).
- His, E. et R. Robert, 1986 - 'Développement des vellicères de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. Etude sur les mortalités larvaires'. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 47, 1 et 2: 63-88.
- Incze, L.S., R.A. Lutz and E. True, 1981 - 'Modeling carrying capacities for bivalve molluscs in open, suspended-culture systems'. *J. World Maric. Soc.*, 12: 143-155.
- Keizer, P.D., D.C. Gordon, P. Schwinghamer, G.R. Daborn and W. Ebenhoeh, 1987 - 'Cumberland Basin ecosystem model : Structure, performance and evaluation'. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1547: 202 p.
- Le Dantec, J., 1968 - 'Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* Lamarck) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde'. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 32: 237-362.
- Mason, J., 1976 - 'Cultivation'. In B.L. Bayne (ed.) - 'Marine Mussels : their ecology and physiology'. Cambridge Univ. Press : 385-413.

- Menesguen, A. - 'Modélisation de la production primaire dans le bassin conchylicole de Marennes-Oléron (France)'. ICES Symposium on the ecology and management aspects of extensive mariculture, Nantes, 20-23 June 1989 (in prep.).
- Nelder, J.A. and R. Mead, 1965 - 'A simplex method for function minimization'. *Computer J.*, 7: 308-313.
- Rosenberg, R. and L.O. Loo, 1983 - 'Energy flow in a *Mytilus edulis* culture in Western Sweden'. *Aquaculture*, 35: 151-161.
- Schnute, J., 1982 - 'A manual for easy non linear parameter estimation in fishery research with interactive microcomputer programs'. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1140: 1-15.
- Sauriau, P.G., 1986 - 'Les mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron. Essai de quantification des stocks'. *Haliotis.*, 16: 527-541.
- Ulanowicz, R.E., M.L. Ali, A. Vivian, D.R. Heinle, W.A. Richkus and J.K. Summers, 1982 - 'Identifying climatic factors influencing commercial fish and shellfish landings in Maryland'. *Fish. Bull. (U.S.)*, 80, 3: 611-619.
- Widdows, J., P. Fieth and C.M. Worrall, 1979 - 'Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*'. *Mar. Biol.*, 50 : 195-207.
- Wiegert, R.G. and E. Penas-Lado, 1982 - 'Optimal exploitation, by mussel rafts, of the Ria de Arosa, Spain : predictions of a first-generation model'. Proc. workshop Marine Ecosystem Modelling. NOAA : 159-171.