

ICES mar. Sci. Symp., 192: 48–62. 1991

Approches de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles: synthèse bibliographique

Maurice Héral

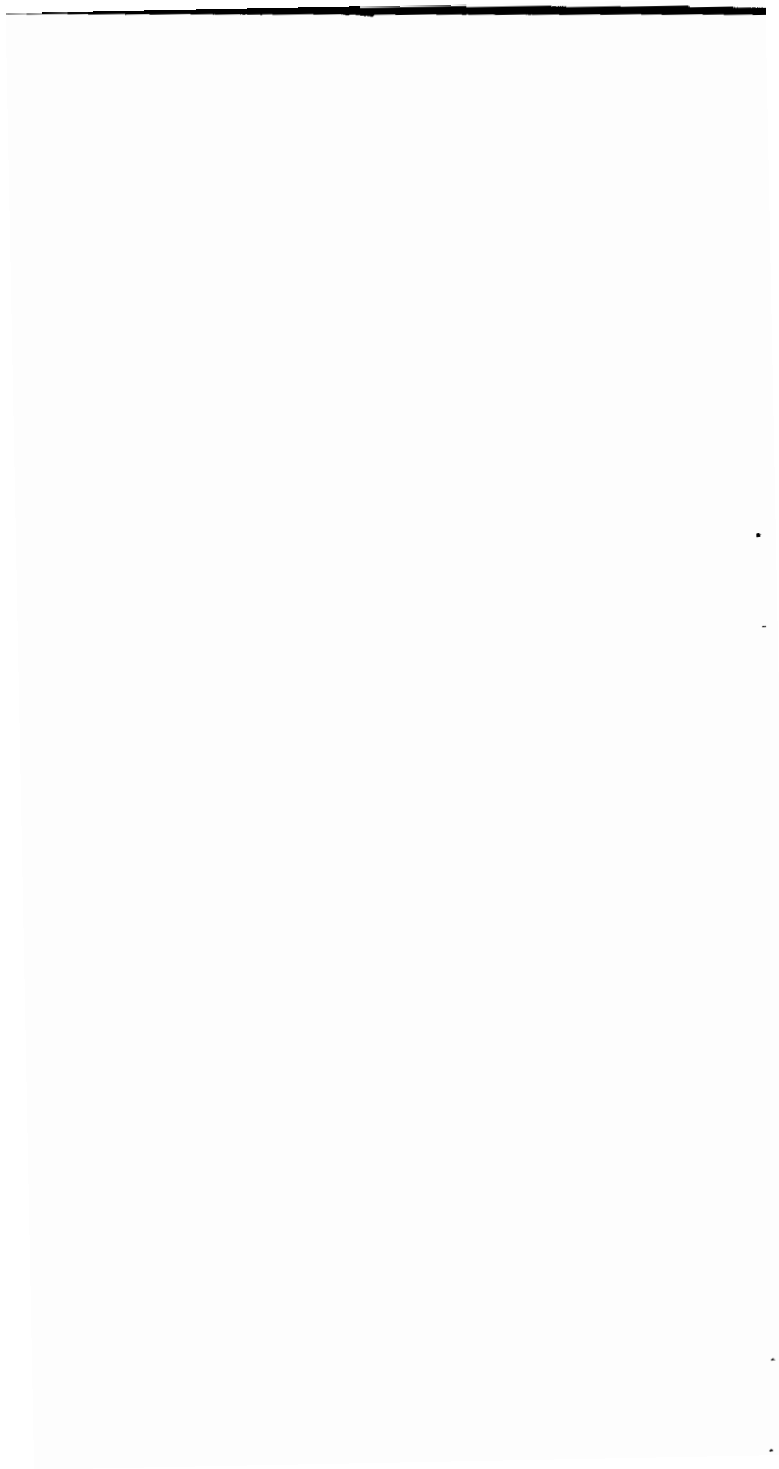
Héral, M. 1991. Approches de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles: synthèse bibliographique. – ICES mar. Sci. Symp., 192: 48–62.

Les différentes méthodes d'estimation de la capacité trophique des écosystèmes cultivés par l'ostréiculture et la mytiliculture sont présentées par ordre de complexité croissante. Ainsi les rendements des productions permettent de suivre si l'adéquation entre l'importance du stock cultivé et la disponibilité de nourriture est réalisée. Par ailleurs, l'étude des stocks cultivés et de la production annuelle a permis la réalisation de modèles dynamiques globaux démontrant le maximum de production annuelle que peut supporter un écosystème donné. Ces deux dernières approches prennent pour hypothèse que l'environnement est constant. L'étude des relations trophiques permettant de simuler les performances de croissance des mollusques peuvent se classer selon deux critères, (i) leur niveau de complexité du couplage de la biologie et de la physique, (ii) le nombre de compartiments biologiques étudiés et simulés. La physique est le plus souvent intégrée au niveau d'un bilan global, l'écosystème étant considéré comme une seule boîte où les flux résiduels et les temps de séjour moyens sont intégrés. Quelques modèles multi-boîtes prennent en compte les flux résiduels entre différentes boîtes et simulent par advection et dispersion le transport de la nourriture particulière. Les lois biologiques étudiées, sont alors les lois classiques bioénergétiques pour la population cultivée: filtration, ingestion, assimilation, respiration, permettant une simulation des productions. Généralement, les compartiments biologiques étudiés sont peu nombreux lorsque la physique est complexe, par contre des modèles à 10 ou 30 compartiments biologiques sont étudiés en considérant alors une physique rudimentaire et un état à l'équilibre. Cependant, le modèle couplant une physique réaliste avec les principaux compartiments biologiques et leur variabilité spatio-temporelle reste à réaliser.

Different methods for estimating the carrying capacity of areas cultivated by oyster or mussel farming are presented in order of complexity. The yield of production permits us to assess whether equilibrium is realized between the cultivated biomass and available food. Alternatively, study of the cultivated biomass and annual production could be used for building global dynamic models showing the maximum annual production that a bay can support. These approaches assume that the environment is constant. Study of the trophic relations for simulation of the growth rate of molluscs can be presented as a function of (i) the level of complexity of the coupling between the physical and biological model and (ii) the number of biological compartments. The physical aspects are often considered with a global approach and the ecosystem is represented by a large box where the residual fluxes and mean residence time are the physical variables. Some models are built with several boxes with residual fluxes between them; transport of the particular food is accounted for by a model of advection and dispersion. For the biological laws, the classical laws of bioenergetics of the cultivated population are used with filtration, ingestion, assimilation, and respiration which permit growth rate to be predicted. Generally, the biological compartments are not numerous when the physical models are complex, but in contrast certain biological models can have 10 to 30 biological boxes but with no physical approach, or at best a very rudimentary one. But the model, coupling a realistic physical model with the main biological compartments and their spatio-temporal variability, is not yet proposed.

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

Avant d'implanter une aquaculture de mollusques dans des sites, des normes de densité, et des possibilités de nouveaux secteurs, les professionnels sont de- d'expansion compatibles avec une rentabilité éco- mandeurs d'une évaluation des potentialités d'élevage nomique acceptable. De même, l'apparition de déclin



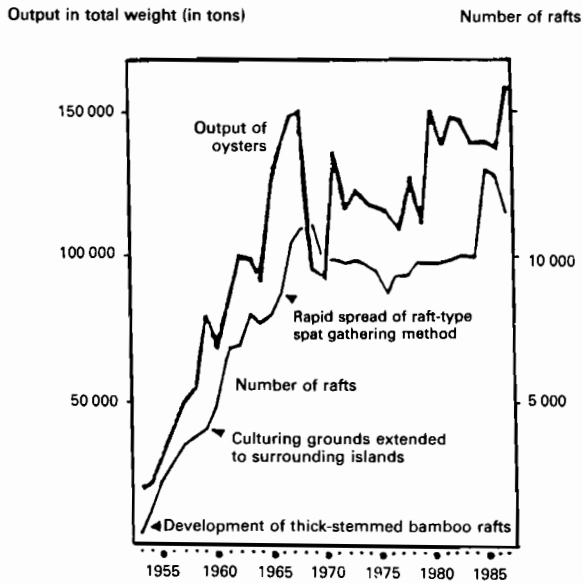


Figure 1. Evolution de la production annuelle en fonction du nombre de radeau d'élevage dans la baie d'Hiroshima (source Fishery Journal, 1989).

Cette observation pour les juvéniles est aussi valide pour les adultes. De nombreux auteurs ont démontré que la croissance est fonction de la densité sur le sol, dans les paniers, dans les poches ou sous les radeaux; (ii) la densité générale de mollusques cultivés ou naturels présents dans l'écosystème. Ainsi, par exemple, dans la baie d'Hiroshima, la plus grande baie productrice d'huîtres dans le monde, le développement rapide de 1955 à 1970 du nombre de radeau

en élevage a permis une augmentation proportionnelle de la production de 54 000 à 110 000 t tout en gardant d'excellentes performances de croissance puisque la commercialisation des huîtres adultes s'effectuait après un an d'élevage. Par contre, dès 1980, suite à cette forte augmentation des biomasses cultivées, le temps de croissance des huîtres s'est allongé (2 ans), entraînant des complications dans les rotations des élevages et augmentant les coûts de production. Ainsi lorsque le rendement des élevages descend en dessous d'un seuil déterminé sur la base des critères de rentabilité économique, les coopératives ont décidé de réduire les charges en élevage.

Réguler les charges en élevage en fonction des performances de croissance ne permet pas, toutefois de déterminer si les baisses de rendement sont dues à des modifications environnementales (pollution exogène ou provoquée par les cultures, baisse des apports trophiques...), à des surcharges ou encore aux fluctuations des biomasses de compétiteurs sauvages (moule, coque, crépidule...) consécutives aux variations naturelles de recrutement de leurs populations.

Pour y parvenir, à l'image des méthodes utilisées en halieutique, on peut recourir à un modèle global de production 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 de données sur les productions annuelles et les biomasses correspondantes (Héral *et al.*, 1986). Il s'agit là d'un traitement mathématique d'observations empiriques. Cette approche permet de vérifier l'existence de phénomènes de densité-dépendance et de définir analytiquement les

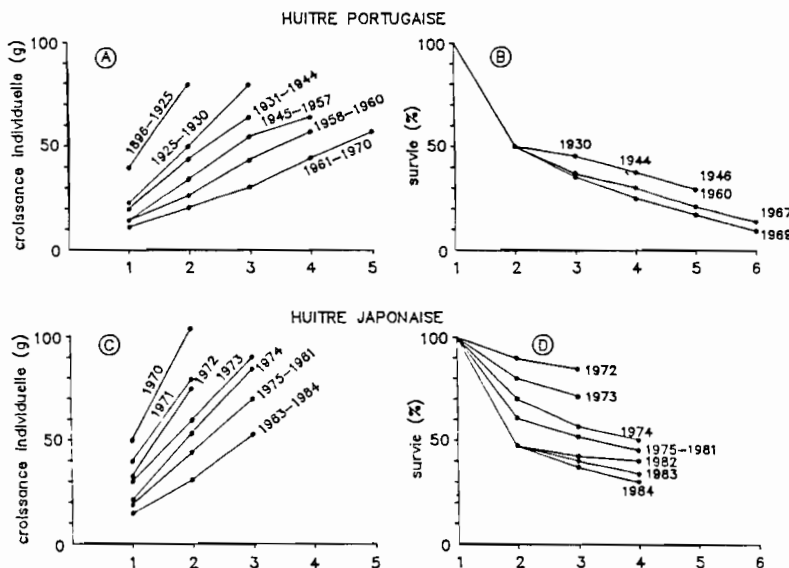


Figure 2. Evolution des temps de croissance nécessaires pour obtenir une huître commercialisable. (A) huîtres portugaises; (B) huîtres japonaises et des taux de survie après la première année d'élevage, (C) huître portugaise, (D) huître japonaise dans le bassin de Marennes-Oléron (d'après Héral *et al.*, 1986).

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 prédictions des modèles sont nécessaires.

1. Modèle global

Des différences substantielles des taux de croissance pour une même espèce peuvent être relevées dans différents sites de différents pays (tableau 1) mais aussi dans le même site à différents niveaux d'exploitation de la baie. Le principal facteur qui peut expliquer ces différences de croissance est la nourriture disponible pour les mollusques filtreurs. Cette nourriture est fonction de deux caractéristiques:

1. La première est la valeur nutritive intrinsèque de la

baie pour la croissance des mollusques qui est non seulement fonction de la biomasse phytoplanctonique mais aussi de ses caractéristiques hydrauliques (vitesse des courants, temps de résidence des masses d'eau ...). Ainsi Walne et Spencer (1971) et Cooke et Barry (1975) qui ont testé respectivement les performances de croissance en Angleterre et en Irlande de différentes baies et estuaires, ont obtenu une variabilité de croissance allant de 1 à 10. Dans ces expériences, les biomasses testées étaient faibles et il n'existait pas d'autres élevages de mollusques; ces résultats reflètent donc bien le niveau trophique de chaque secteur.

2. La seconde est l'impact de la densité des élevages sur la nourriture disponible qui dépend de deux facteurs: (i) la densité locale qui provoque une compétition spatiale. Par exemple il a été démontré que la croissance des huîtres est en relation avec la surface disponible pour le captage (Shafee et Sabatié, 1986).

Table 1. Performance de croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en Europe et sur la côte Méditerranéenne (x) Poids de départ de la culture (Héral, 1990).

<i>C. gigas</i> Auteurs	Localité	Poids total après 12 mois	Poids total après 24 mois
Askew	Emsworth Harbour (UK)	34 g	100 g
		(5 g) 60 g	
Hall	Newton Bay (UK)	52 g	
	Linne Mhiurich (UK)	14 g	58 g
	Ensworth Harbour (UK)	20 g	70 g
Walne, Spencer	Menai Straits (UK)	50 g	130 g
Cooke, Barry	Rossmore (Ireland)	46 g	-
	Carlinglard	16 g	-
	Bullinakill	6 g	-
	Carna	3 g	-
Meixner Neudecker	Flensburg		60 g
	Baltic North Sea (Germany)	8 g	
Seaman		(12) 60 g	
	Flensburgh Fjord (Germany)	24 g	-
Shafee, Sabatié	Oualidia (Maroc)	(6 g) 43 g	120 g
Auger	Etel (France)	12 g-29 g	-
Deslous-Paoli	Marennes-Oléron (France)	48 g	60 g
Berthomé <i>et al.</i>	Marennes-Oléron (France)	35 g	60 g
Landrein <i>et al.</i>	Thau (France)	35 g-50 g	68 g
			116 g (20 mois)
Dosdat	Corse (France)	-	100 g (17 mois)
	Bougrier <i>et al.</i>	Arachon (France)	58 g (30 mois)
		15 g	
	Marennes-Oléron (France)	(18 mois)	
		8 g	27 g (30 mois)
		(18 mois)	
	Bretagne Sud (France)	28 g	99 g (30 mois)
Héral <i>et al.</i>		(18 mois)	
	Marennes-Oléron (France)	1970 50 g	100 g
		1972 33 g	75 g
		1974 20 g	50 g
		1975-1981 20 g	40 g
Hughes-Games	Fish pond (Israel)	1984 15 g	30 g
		(4 g) 79 g	-
Filic, Krajnovic Ozetic	Lim Canal (Yougoslavie)	92 g	
		26 g	103 g

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.

Le suivi dans le temps, des performances de croissance montre un allongement marqué des temps de croissance (fig. 2) parallèlement à une augmentation des mortalités chroniques (fig. 2) aussi bien pour l'huître portugaise que pour l'huître japonaise.

Par ailleurs, les stocks en élevage ont été calculés à partir des productions annuelles, en tenant compte des rendements des huîtres cultivées (croissance et mortalité). Ainsi, dans le bassin de Marennes-Oléron (fig. 3) la mise en relation du stock en fonction de la production montre nettement qu'au delà d'une certaine biomasse en culture, la production tend à plafonner atteignant un pallier maximum de 40 000 t. Ce pallier correspond à la capacité maximale de production de l'écosystème limitée par les capacités trophiques de la baie (fig. 4). La production maximale du bassin peut être définie grâce à une modélisation de la courbe d'évolution de la production par une équation du même type que celle appliquée aux croissances de population. Ainsi l'équation de Bertalanffy est de la forme $P = P_{\max} (1 - e^{-KB})$, où P est la production maximale du bassin de Marennes-Oléron et B est le stock en élevage. Pour *Crassostrea angulata* $K = 0,026$ et $P_{\max} = 41\ 873$ t, pour *Crassostrea gigas* $K = 0,0288$ et $P_{\max} = 42\ 450$ t. Parallèlement le rapport Production sur stock (P/B) en fonction du stock suit une exponentielle négative marquée, traduisant la baisse des rendements des élevages.

La production maximale de 40 000 t peut être atteinte avec un stock de *Crassostrea angulata* de 130 000 t et avec un stock de *Crassostrea gigas* de 80 000 t. Cette

différence entre les deux espèces s'explique par les besoins énergétiques de chaque huître. A biomasse égale, l'assimilation de nourriture par l'huître japonaise est 1,7 fois supérieure à celle de l'huître portugaise (Héral *et al.*, 1986); si l'on veut comparer l'effet de ces deux huîtres sur l'écosystème, il faut alors tenir compte de ce coefficient de transformation. Cette approche montre que sans aménagement du cheptel, les charges cultivées par des exploitants tendent à dépasser la biomasse minimale nécessaire pour atteindre le potentiel maximum de production et qu'il y aurait nécessité d'une régulation des quantités en élevage pour diminuer la durée du cycle d'élevage et les mortalités chroniques.

Malgré sa simplicité et son utilité pratique immédiate, cette méthode présente deux inconvénients. Premièrement, on doit disposer d'une série d'observations sur un intervalle de variation de 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 sédimentation...), 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 différentes espèces élevées, ou des classes d'âges d'une même

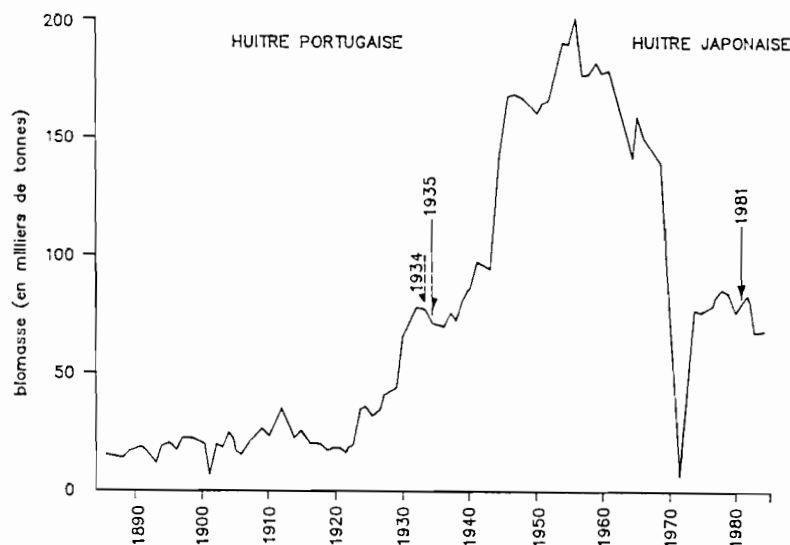


Figure 3. Evolution calculée de la biomasse d'huîtres cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron (d'après Héral *et al.*, 1986).

Tableau 2. Revue des études sur les relations trophiques.

Auteurs	Espèces	Variable	Facteurs positifs	Facteurs négatifs	Moyen de calculs utilisé pour établir la corrélation
Hargrave et Peer (1973)	biomasse benthique	Biomasse	Chlorophylle a	-	Non
Lelong et Riva (1976)	<i>Ruditapes philippinarum</i>	longeur	Phytoplancton T°, salinité	-	Non
Vahl (1980)	<i>Chlamys islandica</i>	Poids sec	-	PIM	Non
Héral <i>et al.</i> (1983)	<i>Crassostrea gigas</i> (adult)	Poids sec	-	PIM	Non
Deslous-Paoli et Héral (1984)	<i>Crassostrea gigas</i>	Poids sec	-	PIM	Non
Fréchette et Bourget (1985)	<i>Mytilus edulis</i>	Longeur	POM	-	Non
Wallace et Reinsnes (1985)	<i>Chlamys islandica</i>	Poids sec	Quantité de nourriture PIM % POM	-	Non
Wildish et Kristmanson (1979)	Biomasse	Biomasse	ATP Vitesse du courant POM	-	Non
Wildish et Kristmanson (1984)	<i>Mytilus edulis</i>	Biomasse	ATP Vitesse du courant POM	-	Non
Wildish et Kristmanson (1985)	<i>Mytilus edulis</i>	Poids humide	POM Vitesse du courant	-	Non
Beninger et Lucas (1984)	<i>Ruditapes philippinarum</i> , <i>Ruditapes decussatus</i>	Poids sec	Pas de corrélation avec: Température Salinité	-	Non Tests paramétriques
Soniat <i>et al.</i> (1985)	<i>Crassostrea virginica</i>	Poids sec Gonade	Protéines Lipides Carbohydrates	Température	Non Tests paramétriques
Wildish <i>et al.</i> (1981)	Molluscs	Biomasse	Lot ATP vitesse du courant	Erosion sédiment	Régression linéaire
Kautsky (1982)	<i>Mytilus edulis</i>	Longueur	T°	-	Régression linéaire
Deslous-Paoli <i>et al.</i> (1982)	<i>Crassostrea gigas</i>	Composition biochimique	Chlorophylle a Chlorophylle a Carbohydrate	PIM	Analyse factorielle

Héral <i>et al.</i> (1984)	<i>Crassostrea gigas</i>	Poids sec	T° Chlorophylle a Pheopigment Matière organique dissoute (eau et sédiment) Chlorophylle a	PIM	Régression multiple linéaire
Bodoy et Plante-Cuny (1984)	<i>Ruditapes decussatus</i>	Longueur		-	Régression multiple linéaire
Plante-Cuny et Bodoy (1987)	<i>Donax trunculus</i>		Production primaire (eau + sédiment)		
Page et Hubbard (1987)	<i>Mytilus edulis</i>	Longueur	Chlorophylle a (T°, non significative)		Régression multiple linéaire
Parache et Massé (1986)	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Longueur	Pheopigment Protéines	-	Pas à pas Régression
Parache et Massé (1987)	<i>Mytilus galloprovincialis</i> (adultes, juvéniles)	Poids sec	Lipides Carbohydrates T°, protéine		Pas à pas Régression

espèce (pregrossissement, 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.

2. Modèles analytiques

De nombreux auteurs se sont attachés à mesurer in situ l'impact du broutage par les mollusques sur la colonne d'eau afin d'arriver à mettre en évidence des relations entre la croissance et les facteurs environnementaux et à élaborer des bilans d'énergie. La matière organique particulaire et sa composition, est en effet, en relation étroite avec la croissance des mollusques comme l'ont montré un certain nombre d'auteurs (tableau 2). Ainsi, par exemple, en milieu estuarien, la charge sestonique élevée produit un effet négatif sur la croissance, induisant un amaigrissement marqué pendant les périodes hivernales. S'il n'apparaît pas de relations étroites entre la production de chair et la matière organique détritique, par contre la croissance pondérale est liée à la biomasse chlorophyllienne (Héral *et al.*, 1983-1984.; Deslous-Paoli et Héral, 1984). A l'opposé, en Méditerranée, dans des milieux peu turbides, la matière organique assimilable par les mollusques est en relation étroite avec la croissance des moules (Parache, 1985; Parache et Massé, 1987). La matière organique assimilable par les mollusques est, au sens de Widdows *et al.* (1971), la somme des protides, lipides et glucides particuliers regroupant la matière organique d'origine phytoplanctonique, bactérienne et détritique mais facilement lysable (Etcheber *et al.*, 1985). De même Wildish et Kristmanson (1979, 1984) mettent en évidence expérimentalement, avec des charges sestoniques faibles une relation entre la croissance de la moule et la teneur en seston vivant mesurée par l'ATP en fonction des courants. Fréchette et Bourget (1985) montrent in situ qu'une population de moule entraîne une déplétion en matière organique fonction du courant. L'ensemble de ces résultats suggère que les populations de bivalves pourraient être dans des conditions de nourriture limitantes en particulier dans des milieux fermés où la circulation résiduelle des masses d'eau est faible. Il apparaît en outre que les principaux facteurs à retenir pour expliquer la croissance des mollusques sont la température, la charge sestonique, la matière organique particulaire et la biomasse phytoplanctonique.

Mais mettre en évidence les liaisons in situ entre les conditions nutritives et les populations de mollusques nécessite une stratégie d'échantillonnage de la colonne d'eau adéquate, c'est-à-dire permettant d'apprécier les fluctuations temporelles des constituants de la matière organique particulaire. Or les malacologistes qui étudient simultanément les mollusques et leur milieu environnant développent bien des stratégies adaptées

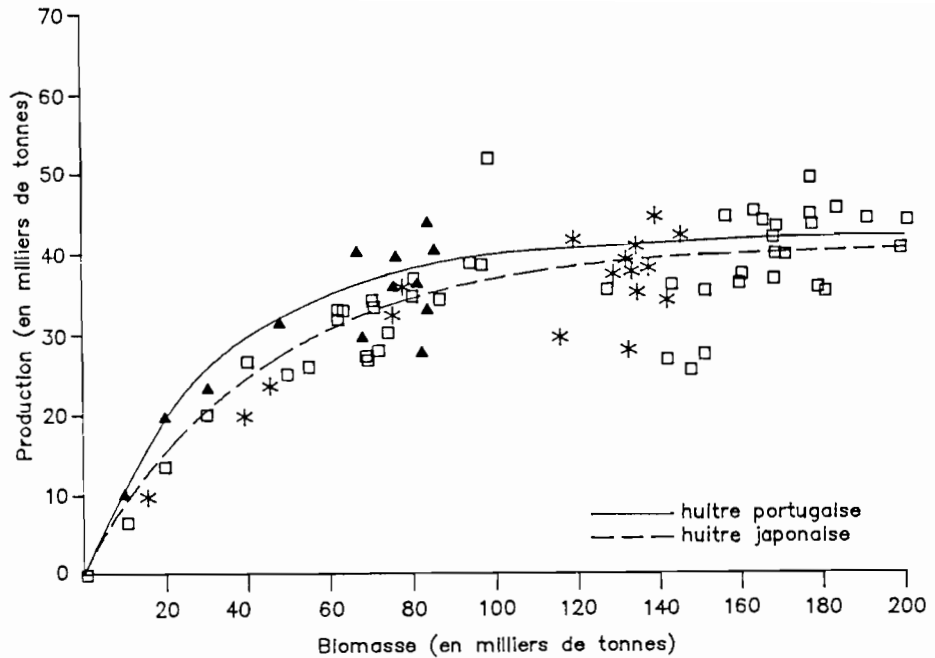


Figure 4. Evolution de la production en fonction de la biomasse en élevage pour l'huître *Crassostrea angulata* (□), *Crassostrea gigas* (▲) et pour *Crassostrea gigas* transformée en équivalent *Crassostrea angulata* (*) dans le bassin de Marennes-Oléron (d'après Héral *et al.*, 1986).

pour l'étude des mollusques, mais appliquent des stratégies souvent très rustiques pour la colonne d'eau, le prélèvement ponctuel mensuel par exemple.

Par ailleurs, peu d'auteurs ont, à partir de leurs observations, modélisé la croissance des mollusques. L'analyse des corrélations et de régressions multiples permet d'utiliser des modèles empiriques mais qui ne peuvent être appliqués qu'avec l'hypothèse de croissance linéaire. Gouletquer et Bacher (1988) et Bacher et Gouletquer (1989) construisent des modèles de croissance non linéaires où le taux de croissance est relié aux axes d'une analyse en composante principale décrivant les interactions eau-sédiment. Par ailleurs, Wildish et Kristmanson (1979) construisent un modèle où la biomasse et la croissance des animaux benthiques sont des fonctions non linéaires de la concentration de nourriture de la vitesse du courant et de la rugosité de l'interface eau-sédiment. Dans le même esprit Verhagen (1986) et Smaal *et al.* (1986) incluent dans ce dernier modèle la profondeur et la longueur des bancs de moule et construisent des courbes de dépletion en seston en fonction du flux sur le fond (fig. 5).

L'approche énergétique développée par Bayne (1976) permet de simuler le taux d'accroissement de chair de la moule *Mytilus* par:

$$\frac{dw}{dt} = \text{RIADM} - \text{SR} - \text{RR} - \text{REP}$$

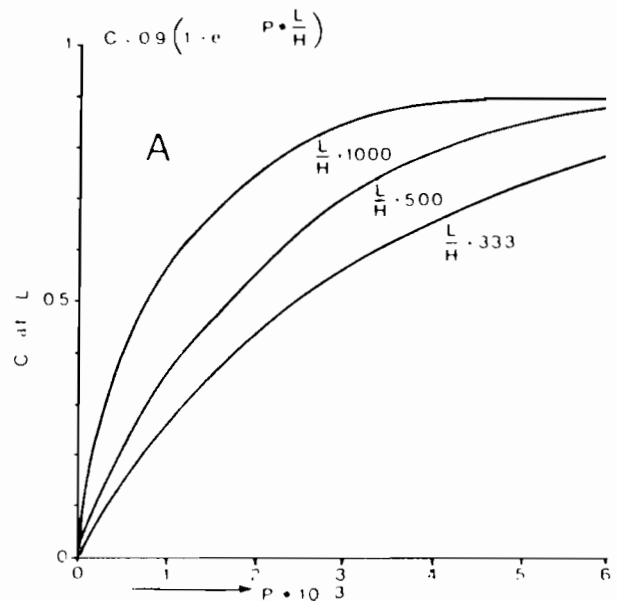


Figure 5. Déplétion du seston (C) en fonction du flux sur le fond: $P = 0 \text{ N/V}$ où 0 N est le taux de filtration multiplié par la biomasse et V la vitesse du courant près du fond dans le cas où la profondeur $< 3 \text{ m}$. L = longueur du banc et H la profondeur (d'après Smaal *et al.*, 1986).

Weight of cohort 1972 and 1976 versus time

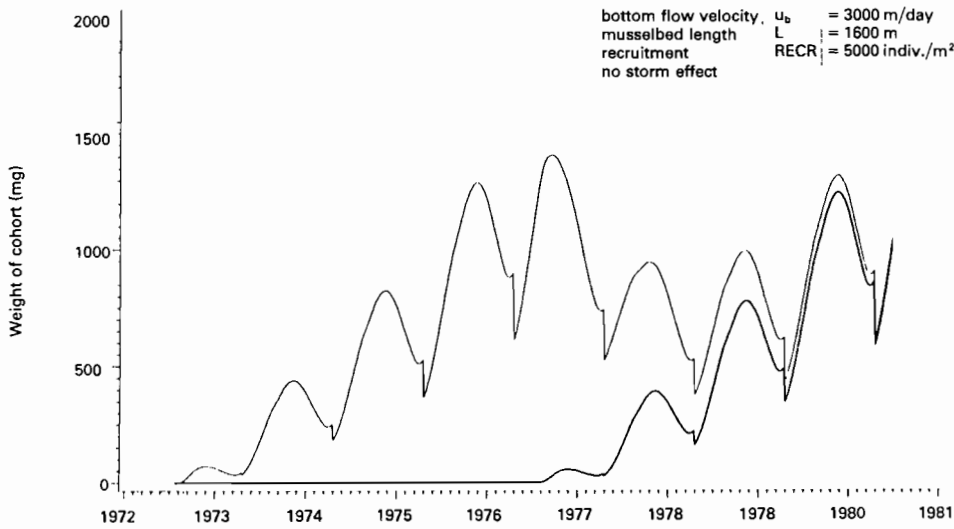


Figure 6. Evolution de croissance de différentes cohortes de *Mytilus edulis* pour un recrutement de 1972 et 1977 dans le lac de gravelingen (Verhagen, 1985).

où w est le poids sec en mg; RIADM est le taux d'apport de la matière organique sèche assimilable, il est égal au taux de filtration multiplié par la concentration de la nourriture moins la quantité de pseudofèces (Widdows *et al.*, 1979), le tout multiplié par le taux d'assimilation; SR est la consommation standard d'oxygène convertie en énergie; RR est la consommation de routine d'oxygène convertie en énergie; REP est l'effort de reproduction.

Ce modèle a par la suite été appliqué par Verhagen (1985) pour prédire la croissance de différentes cohortes de moules dans le lac de Gravelingen (fig. 6). Enfin, un

modèle énergétique de même nature est appliqué par Bacher *et al.* (1990) pour simuler la croissance de *C. gigas* (fig. 7).

Parallèlement, un certain nombre d'auteurs ont essayé de mesurer in situ la consommation par les populations cultivées. La relation entre quantité de nourriture qui passe par unité de temps et la demande énergétique d'une population a été établie par certains de ceux-ci (tableau 3), elle varie entre 1 et 10% selon les travaux. On peut remarquer cependant que ce calcul théorique basé sur des mesures in situ considère que le flux de nourriture n'est utilisé qu'une seule fois par les

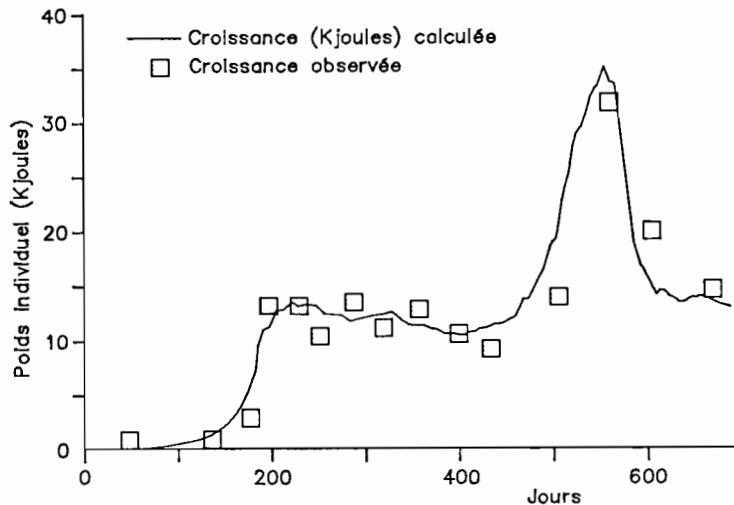


Figure 7. Modélisation de la croissance de l'huître *C. gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron (Bacher *et al.*, 1990).

Tableau 3. Pourcentage de phytoplancton retenu par des huîtres et moules pour un courant de 1 m s⁻¹ et une biomasse sèche de 1 kg (Héral, 1985).

Auteurs + sites	Espèce biomasse en poids sec par m ²	Cultures disposées sur une tranche d'eau	% de chlorophylle a retenu	Courant	% de rétention par m ² pour un courant de 1 m/s avec une biomasse sèche de 1 kg	% de rétention par m ³ pour un courant de 1 m/s avec une biomasse sèche de 1 kg
Héral <i>et al.</i> (1983) Marennes–Oléron (France)	<i>C. gigas</i> adult 261 g	0,1 m	2,4	0,7 m/s	13,1	1,31
Deslous-Paoli et Héral (1984) Marennes–Oléron (France)	<i>C. gigas</i> juvénile 65 g	0,1 m	1,5	0,7 m/s	32,9	3,9
Recalculé d'après Cabanas <i>et al.</i> (1979) Ria de Arosa (Espagne)	<i>M. edulis</i> 2 ans 13 250 g	8 m	60	0,05 m/s	90,6	11,3
Recalculé d'après Rodhouse <i>et al.</i> (1985) Irlande	<i>M. edulis</i> 2 ans 20 000 g	10 m	47	0,1 m/s	23,5	2,35

mollusques, l'écosystème étant considéré comme un "race-way" avec une culture limitée à 1 m², l'effet cumulatif et l'épuisement successif de toute la tranche d'eau ne se produisant pas.

Fréchette et Bourget (1985) par ailleurs indiquent que l'intensité de la déplétion au-dessus des bancs de moules varie en fonction des conditions hydrodynamiques qui contrôlent la disponibilité de la nourriture et Fréchette *et al.* (1989) modélisent les relations de

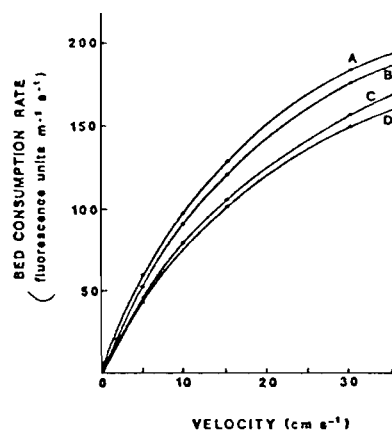


Figure 8. Evolution du taux de consommation par *Mytilus edulis* en fonction de la vitesse du courant (Fréchette *et al.*, 1989).

déplétion de la fluorescence phytoplanctonique avec un modèle d'advection horizontal couplé à un modèle de diffusion verticale.

En un deuxième temps, les flux et les principales relations entre les différents maillons d'un écosystème peuvent être modélisés en intégrant les flux d'énergie à travers la communauté benthique. Les modèles d'éco-

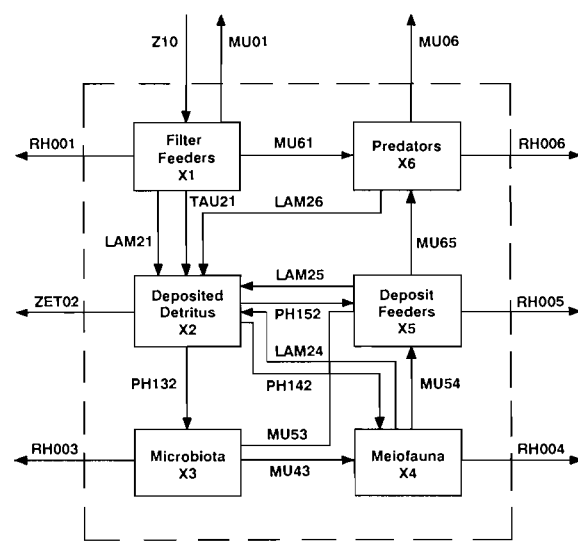


Figure 9. Flux des différents compartiments d'un banc d'huître intertidal (d'après Dame et Patten, 1981).

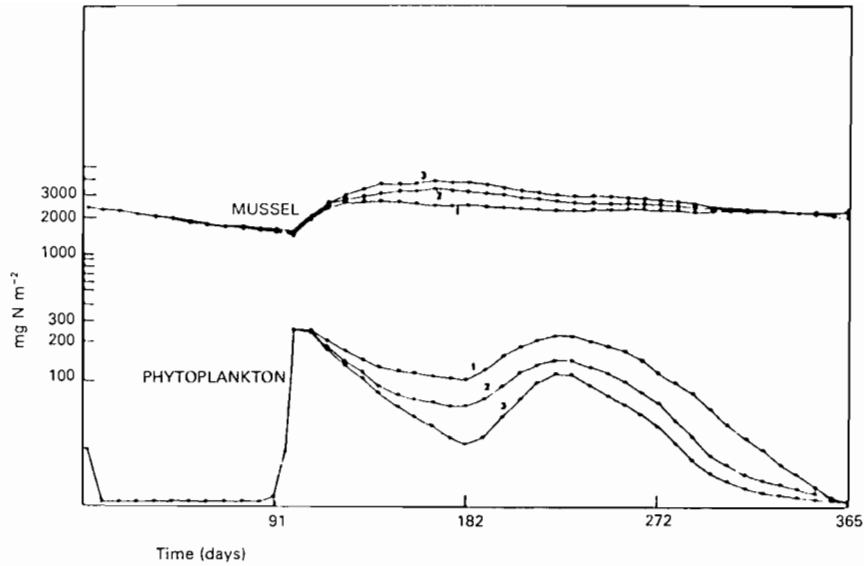


Figure 10. Variations dans les biomasses phytoplanctoniques et de moule pour une année de simulation. Courbe 1: situation actuelle, courbe 2: 2 600 radeaux, courbe 3: 3200 radeaux (d'après Wiegert et Penas Lado, 1982).

Les systèmes sont conçus pour démontrer les caractéristiques principales du fonctionnement des écosystèmes. A la suite des travaux d'Odum (1972) sur les flux énergétiques, Wiegert (1974) formalise les relations mathématiques d'un modèle d'écosystème. Ainsi les flux de sels nutritifs (apport, recyclage, minéralisation) la production primaire et bactérienne et la consommation de différents taxons participant à la compétition trophique

ou à la prédation sont identifiés. Deux types de modèles peuvent être développés: soit les modèles du type "prédateur proie" (Wiegert *et al.*, 1981) repris notamment par Pace *et al.* (1984) et par Chardy (1987), soit les modèles de flux d'entrée et de sortie qui permettent de tracer les principales relations entre les compartiments (Patten *et al.*, 1976).

Ainsi Dame *et al.* (1977), et Dame et Patten (1981) présentent des relations linéaires énergétiques entre 23 compartiments d'un banc d'huître en état d'équilibre (fig. 9). Ces auteurs démontrent qu'approximativement 11% de l'énergie sont utilisés par le banc d'huître.

Par une démarche prédateur-proie, 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, ces auteurs peuvent prévoir une augmentation de l'accumulation d'azote dans les sédiments et une baisse de la croissance des moules et des huîtres (fig. 10).

Malheureusement, pour bien comprendre le fonctionnement des différents compartiments, cette approche implique des études pluridisciplinaires longues et complexes et nécessite d'être appliquée à un écosystème en équilibre pour lequel l'énergie est conservée sur un cycle annuel avec la somme de l'énergie entrant égale à la somme des sorties pour chacun des compartiments. De plus elle est conçue pour fonctionner dans un écosystème fermé (lagune, marais) sans apports allochtones. Ceci oblige soit à différentes simulations de cas types d'injections de flux externes aux systèmes (Wiegert et Penas Lado, 1982; Pace *et al.*, 1984) soit à utiliser le modèle pour évaluer cette énergie allochtone lorsque les autres compartiments sont mesurés (Chardy, 1987) (fig. 11).

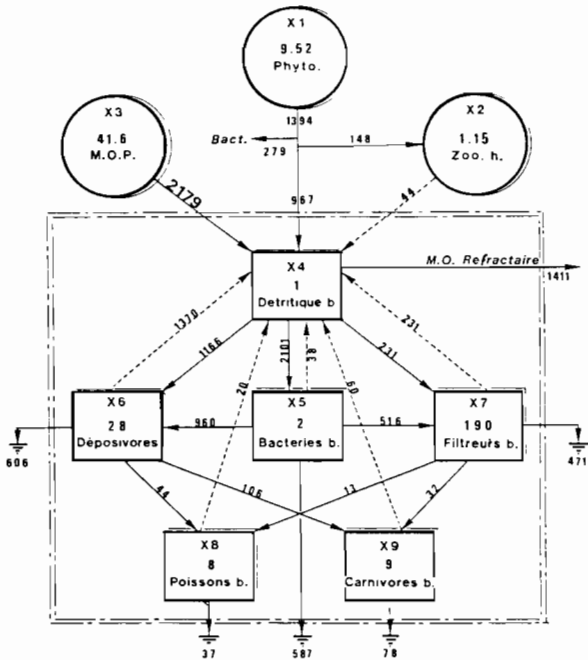


Figure 11. Résultats du modèle de simulation du système benthique. Les biomasses sont exprimées en Kcal/m^2 et les flux en $\text{Kcal/m}^2/\text{an}$ (d'après Chardy, 1987).

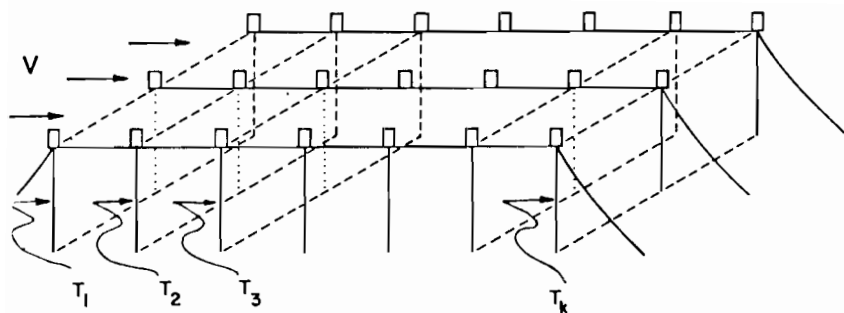


Figure 12. Modèle pour déterminer l'impact de culture intensive de moules sur la concentration du seston. V: flux du courant, T1, T2 ...: unité d'élevage de longue ligne (d'après Incze *et al.*, 1981).

Lorsqu'un écosystème 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. Ainsi le modèle décrit par Incze *et al.* (1981) est basé sur le flux de particules et la consommation par filtration des mollusques (moule) (fig. 12). 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 (1990) pour déterminer la capacité trophique de milieux consacrés à

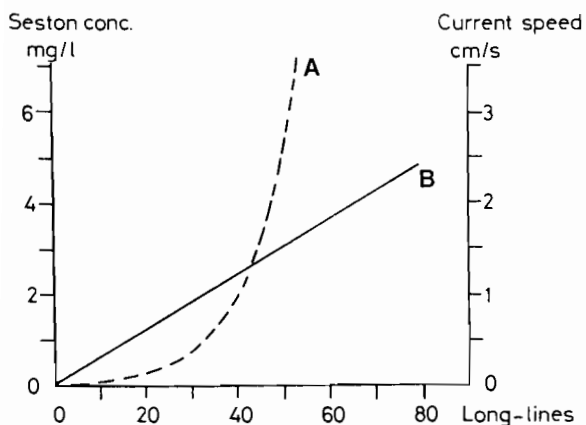


Figure 13. Evolution des charges en seston en mg.l^{-1} (A) et de la vitesse du courant (B) en relation avec le nombre de longues lignes (d'après Rosenberg et Loo, 1983).

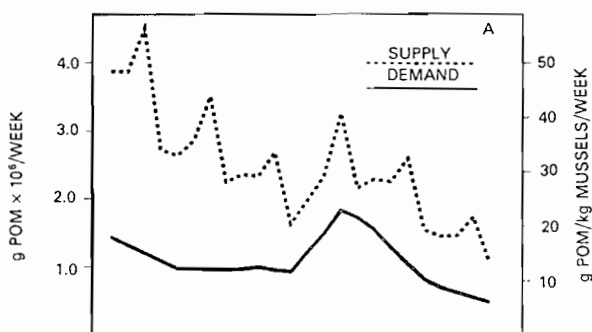


Figure 14. Estimation saisonnière de la disponibilité de nourriture et de la demande d'une population de moules (d'après Carver et Mallet, 1990).

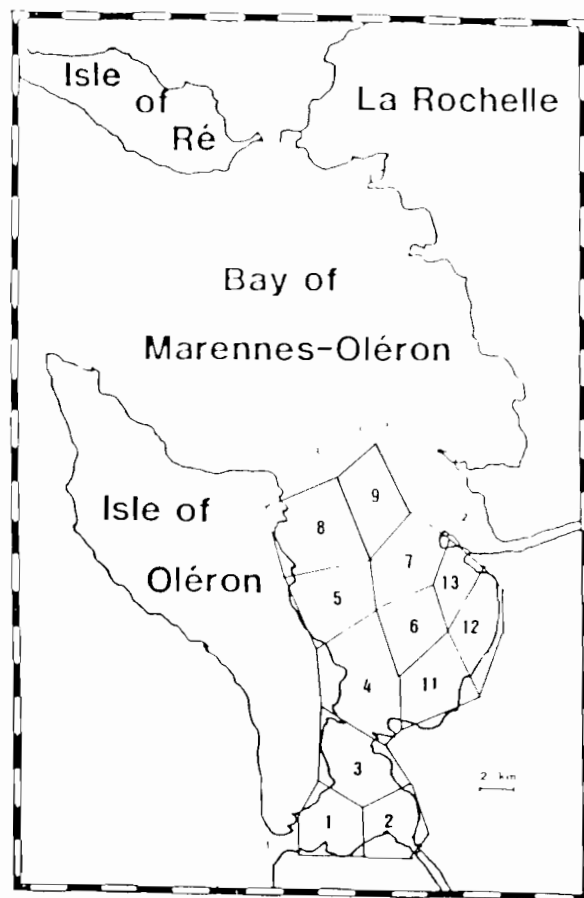


Figure 15. Structure en boîtes convexes adaptée au bassin de Marennes-Oléron et emplacement des limites (1, 2, 3) du modèle. Les boîtes 4, 5, 8, 11, 12 englobent les zones d'estran. Les zones de production ostréicole se retrouvent dans les boîtes 1, 3, 4, 5, 8 et 11. La dimension des boîtes est de l'ordre de l'excursion de marée.

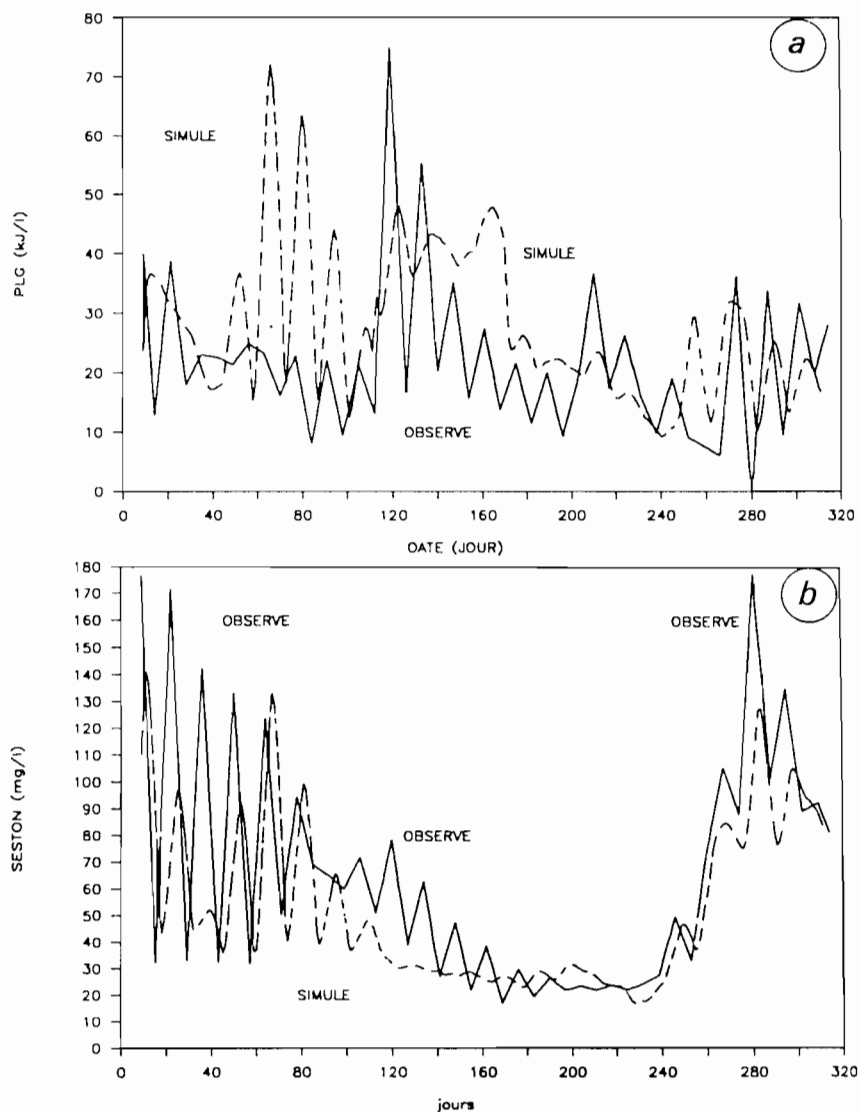


Figure 16. a. Comparaison des variables Protéines, Lipides, Glucides (PLG) simulées (---) et observée (—). b. Comparaison des variables Seston simulées (---) et observées (—) dans la boîte 4 du bassin de Marennes-Oléron (Bacher, 1989).

l'élevage de la moule en Suède et au Canada; une approche identique a été développée par Kholodov *et al.* (ce symposium).

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 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.*, 1990; Carver et Mallet, 1990; Fréchette *et al.*, ce symposium). 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-boîtes: la nourriture est alors injectée aux limites et va être transportée dans les différentes boîtes selon un modèle numérique d'advection-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) (fig. 15). 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 con-

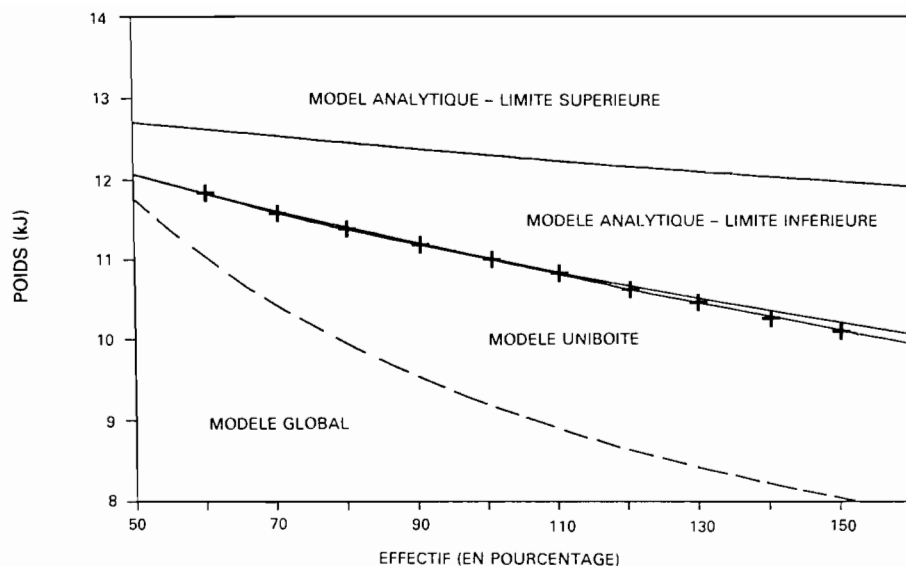


Figure 17. Croissance annuelle de poids sec par individu (convertie en énergie) en fonction du stock, prédite par les modèles: modèle global (---), modèle uniboîte (-+-), modèle analytique (—). Le stock est exprimé en pourcentage par rapport à l'effectif actuel (100%). Pour le modèle analytique les limites inférieure et supérieure correspondent aux croissances extrêmes calculées dans les différentes boîtes, définies dans le bassin de Marennes-Oléron (Fig. 15).

sommation et assimilation, car les biodépôts (fecès et pseudofecès) peuvent présenter, pour l'huître japonaise, par exemple, 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. L'apport de modèle sédimentologique sera alors nécessaire pour déterminer les conditions de dépôt et de suspension. Actuellement, l'absence d'application de loi d'érosion et de dépôt ne permet pas de simuler correctement le transport particulaire (fig. 16).

Conclusion

Il est intéressant de comparer les résultats de simulation des différents modèles sur un même site pour définir si une approche rustique (modèle global) donne les mêmes prévisions que des modèles où les équations biologiques énergétiques sont plus sophistiquées. Une utilisation simultanée de trois méthodes (modèle global, modèle analytique uni-boîte, modèle analytique multiboîte) a été réalisée pour le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Il est exclu de vouloir généraliser les résultats de cette étude mais il faut noter que la comparaison des trois approches aboutit à des conclusions convergentes.

L'existence de phénomènes très marqués de densité-dépendance se traduit par une forte interaction entre la biomasse totale des mollusques et leur croissance individuelle (fig. 17). 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.

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 différents non seulement par leur conception, mais aussi dans la prise en compte des effets des pratiques culturales. En effet, 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 pour les éleveurs par des pertes de performance (croissances plus faibles, mortalités plus fortes). 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 des hypothèses simplificatrices (pas de régénération de la production primaire, pas de modèle de transport vertical ...). Ainsi il apparaît prématuré d'utiliser à des fins d'aménagement les modèles analytiques développés pour prédire les limites des capacités trophiques des écosystèmes. L'outil définitif n'existe pas encore, ces modèles doivent évoluer avec notamment la prise en compte de modèles de production primaire en y incluant la biomasse phytoplanctonique régénérée liée à l'excrétion des mollusques. Par ailleurs, une approche déterministe doit être poursuivie pour améliorer la connaissance des lois qui contrôlent les transports verticaux particuliers: érosion et sédimentation.

Enfin une attention particulière doit être portée sur

l'écophysiologie des mollusques car, par exemple, les lois de tri de la matière particulaire, d'assimilation de la matière organique, fonction de sa qualité et quantité sont encore mal connues.

Remerciements

L'auteur remercie S. Y. Maestrini pour ses commentaires constructifs sur le manuscrit.

Bibliographie

- 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.*, 199-214.
- Bacher, C., et Goulletquer, P. 1989. Comparaison des relations trophiques de *Ruditapes philippinarum* en milieux estuarien et océanique à partir d'un modèle de croissance. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 46(7): 1160-1170.
- Bacher, C., Héral, M., Deslous-Paoli, J. M., et Razet D. 1990. Modèle énergétique du bassin de Marennes-Oléron: modèle uni-boîte. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* (In press).
- Bayne, B. L. 1976. Marine mussels: their ecology and physiology, pp. 261-291. Ed. IBP n° 13 Cambridge University Press.
- Carver, C. E. A., et Mallet, A. L. 1990. Assessing the carrying capacity of a coastal inlet in terms of mussel culture. *Aquaculture*, 88: 39-53.
- Chardy, P. 1987. Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normand breton (Manche). *Oceanol. Acta*, 10, 4: 421-434.
- Cooke, R. W. T., et Barry, M. D. 1975. Growth of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* at sites on the East, South and West coast of Ireland during 1973-1974. *Bord Lascaigh Mhara Irish Sea Fisheries Board Eds.* 12 pp.
- Dame, R. F., et Patten, B. C. 1981. Analysis of flows in an intertidal oyster reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 115-124.
- Dame, R. F., Vernberg, F., Bonnel, et Kitchens, W. 1977. The North-Inlet marsh estuarine ecosystem: a conceptual approach. *Helv. wis. Meer*, 30: 343-356.
- Deslous-Paoli, J. M., et Héral, M. 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.
- Etcheber, H., Héral, M., et Relexans, J. C. 1985. Protocoles d'extraction chimique de la matière organique particulaire: Application au domaine estuarien. *Océanis*, 11(5): 409-428.
- Fraga, F., et Vives, F. 1961. Retencion de particulas organicas por el mejillon en los viveros flotantes. *Reunion sobre productividad y Pesquerias (Barcelona)* 4: 71-73.
- Fréchette, M., et 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., Butman, C. A., et Geyer, D. 1989. The importance of boundary layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, *Mytilus edulis* L. *Limnol. Oceanogr.*, 34(1): 19-36.
- Goulletquer, P., et Bacher, C. 1988. Empirical modelling of the growth of *Ruditapes philippinarum* by means of non-linear regression on factorial coordinates. *Aquat. Living Resour.*, 1: 141-154.
- Héral, M. 1985. Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems. *Shellfish Culture Development and Management, Aquaculture: 4-9 mars 1985 IFREMER ed.*: 297-318.
- Héral, M. 1990. Oyster Culture in European countries in estuarine and marine mollusc culture, chapter: Oysters culture in European countries. Ed. by Menzel. CRC Press (In press).
- Héral, M., Bacher, C., et Deslous-Paoli, J. M. 1990. La capacité biotique des bassins ostréicoles. L'homme et les ressources halieutiques, pp. 225-261. Ed. by J. P. Troadec. IFREMER Brest.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J. M., et 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. *ICES CM F*: 41 pp.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J. M., et Prou, J. 1988. Approche de la capacité trophique d'un écosystème conchylicole. Note au CIEM. Shellfish Committee reference Mariculture Committee K: 22, 11 pp.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J. M., Prou, J. et Razet, D. 1987. Relation entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien: variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, 16: 149-190.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J. M., Razet, D. et Prou, J. 1984. Essai de mises 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*. *Océanis*, 10(4): 465-475.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J. M., et Sornin, J. M. 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans le bassin ostréicole: premières approches. *Océanis*, 9: 169-194.
- Incze, L. S., Lutz, R. A., et True, E. 1981. Modeling carrying capacities for bivalves molluscs in open, suspended-culture system. *J. World Maricul. Soc.*, 12(1): 143-155.
- Mason, J. 1976. Cultivation. *In Marine mussels: their ecology and physiology.* Ed. by B. L. Bayne. Cambridge University Press.
- Odum, H. T. 1972. An energy circuit language for ecological and social systems. *In System analysis and simulation in ecology*, vol. 2, pp. 139-211. Ed by B. C. Patten. Academic Press, New York.
- Pace, M. L., Glasser, J. E., et Pomeroy, L. R. 1984. Simulation analysis of continental shelf food webs. *Mar. Biol.*, 82: 47-63.
- Parache, A. 1985. Contribution à l'étude de la croissance de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis*. Influence des conditions de milieu. Thèse de Doct. en Sci. Océanologie. Univ. Aix-Marseille II, 250 pp.
- Parache, A., et Massé, H. 1987. Influence des facteurs du milieu sur le cycle biologique de *Mytilus galloprovincialis* en élevage sur corde, dans l'Anse de Corteau (côte méditerranéenne française). *Haliotis*, 16: 137-147.
- Patten, B. C., Bosserman, R. W., Finn J. J. et Cale, W. G. 1976. Propagation of cause in ecosystems. *In System analysis and simulation in ecology*, vol. IV, pp. 457-579. Ed. by B. C. Patten. Academic Press, New York.
- Rosenberg, R., et Loo, L. O. 1983. Energy flow in a *Mytilus edulis* culture in western Sweden. *Aquaculture*, 35: 151-161.
- Shafee, M. S., et Sabatié, M. R. 1986. Croissance et mortalité des huîtres dans la lagune Oualidia (Maroc). *Aquaculture*, 53: 201-214.
- Smaal, A. C., Verhagen, J. H. G., Coosen, J., et Haas, H. A. 1986. Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, The Netherlands. *Ophelia*, 26: 385-399.
- Verhagen, J. H. G. 1985. A distribution and population model of *Mytilus edulis* in lake Grevelingen. Report R 1310-12. Water loop kudig laboratorium delft hydraulic laboratory. 52 pp.
- Verhagen, J. H. G. 1986. Tidal motion, and the seston supply to the benthic macrofauna in the Oosterschelde. DHL report R 1310-14.

- Walne, P. R., et Spencer, B. E. 1971. The introduction of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) into the United Kingdom. Shellfish information leaflet, 21. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, station Conway N. Wales, 14 pp.
- Widdows, J., Fieth, P., et Worrall, C. M. 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 50: 195–207.
- Wiegert, R. G. 1974. A general mathematical representation of ecological flux processes: description and use in ecosystem models. *In* Proceedings of the 16th Ann. S.E. System Symposium. Ed. by R. Kinney. TP-2. 15 pp.
- Wiegert, R. G., Christian, R. R., et Wetzel, R. L. 1981. A model view of the marsh. *In* The ecology of a salt marsh, pp. 183–218. Ed. by Pomeroy and Wiegert. Springer Verlag.
- Wiegert, R. G., et Penas-Lado, E. 1982. Optimal exploitation by mussel rafts of the Ria de Arosa, Spain: predictions of a first-generation model in marine ecosystem modelling, pp. 159–171. Proceedings from a Workshop held on 6–8 April 1982. NOAA.
- Wildish, D. J., et Kristmanson, D. D. 1979. Tidal energy and sublittoral macrobenthic animals in estuaries. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36: 1197–1206.
- Wildish, D. J., et Kristmanson, D. D. 1984. Importance to mussels of the benthic boundary layer. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 42: 1618–1625.