



UNIVERSITÉ DE CAEN/BASSE-NORMANDIE

U.F.R. : INSTITUT DE BIOLOGIE FONDAMENTALE ET APPLIQUÉE

Ecole Doctorale Normande Biologie Intégrative, Santé, Environnement

T H E S E

présentée par

Karine GRANGERE

et soutenue

le 13 janvier 2009

en vue de l'obtention du

DOCTORAT de l'UNIVERSITÉ de CAEN

Spécialité : physiologie, biologie des organismes, populations, interactions

Arrêté du 07 août 2006

**Réponse écophysiological de l'huître creuse
Crassostrea gigas à la variabilité spatio-temporelle des
facteurs environnementaux**

Etude par modélisation écologique



MEMBRES du JURY

Mr. Peter HERMAN	Professeur	The Netherlands Institute of Ecology	(Rapporteur)
Mr. Jean-Marc GUARINI	Professeur	CNRS-Université Pierre et Marie Curie	(Rapporteur)
Mr. Pierre CHARDY	Professeur	Université de Bordeaux I	
Mr. Laurent BARILLE	Maître de Conférences	Université de Nantes	
Mr. Sébastien LEFEBVRE	Maître de Conférences	Université de Caen Basse-Normandie	
Mr. Alain MENESGUEN	Cadre de recherche	IFREMER	
Mr. Cédric BACHER	Cadre de recherche	IFREMER	(co-directeur de thèse)
Mr. Michel MATHIEU	Professeur	Université de Caen Basse-Normandie	(Directeur de thèse)



UNIVERSITÉ DE CAEN/BASSE-NORMANDIE
U.F.R. : **INSTITUT DE BIOLOGIE FONDAMENTALE ET APPLIQUÉE**
Ecole Doctorale Normande Biologie Intégrative, Santé, Environnement



T H E S E

présentée par

Karine GRANGERE

et soutenue

le 13 janvier 2009

en vue de l'obtention du

DOCTORAT de l'UNIVERSITÉ de CAEN

Spécialité : physiologie, biologie des organismes, populations, interactions

Arrêté du 07 août 2006

Réponse écophysiological de l'huître creuse *Crassostrea gigas* à la variabilité spatio-temporelle des facteurs environnementaux

Etude par modélisation écologique



MEMBRES du JURY

Mr. Peter HERMAN	Professeur	The Netherlands Institute of Ecology	(Rapporteur)
Mr. Jean-Marc GUARINI	Professeur	CNRS-Université Pierre et Marie Curie	(Rapporteur)
Mr. Pierre Chardy	Professeur	Université de Bordeaux I	
Mr. Laurent Barillé	Maître de Conférences	Université de Nantes	
Mr. Sébastien LEFEBVRE	Maître de Conférences	Université de Caen Basse-Normandie	
Mr. Alain Ménesguen	Cadre de recherche	IFREMER	
Mr. Cédric Bacher	Cadre de recherche	IFREMER	(co-directeur de thèse)
Mr. Michel MATHIEU	Professeur	Université de Caen Basse-Normandie	(Directeur de thèse)

Remerciements

Cette thèse a pu être réalisée grâce au co-financement accordé par l'Ifremer et la région Basse-Normandie. Au cours de ces trois (oups ! quatre) années de thèse, j'ai eu la chance de travailler dans trois laboratoires, ainsi, je souhaiterais adresser mes premiers remerciements à Mr. Michel Mathieu responsable du Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines de l'Université de Caen Basse-Normandie, Mr. Ronan Le Goff, responsable du laboratoire Environnement Ressources de Normandie de la station Ifremer de Port-en-Bessin et Mr. Dominique Hamon responsable du laboratoire Benthos du centre Ifremer de Brest. Merci également à Mr. Yann-Hervé De Roeck pour son accueil au sein du département Dynamique de l'Environnement Côtier (Ifremer, Brest). Merci à tous pour votre accueil chaleureux et pour avoir mis à ma disposition tous les moyens nécessaires pour mener à bien ce travail de thèse.

Je souhaite remercier (encore une fois) Mr. Michel Mathieu en sa qualité de directeur de thèse, pour avoir toujours été disponible pour répondre à mes questions. Merci pour votre intérêt porté à mon travail, bien que très éloigné de vos domaines de prédilections.

Mes plus sincères remerciements à Mr. Cédric Bacher (également) directeur de thèse, à Mr. Alain Ménesguen et Mr. Sébastien Lefebvre, tous deux responsables scientifiques.

Cédric, je tiens à te remercier pour le temps que tu m'as consacré, et particulièrement pour ton investissement lors de la rédaction de ce manuscrit (jusqu'à la mise en page deux heures avant de l'envoyer !!!), merci également pour les nombreuses discussions intéressantes que nous avons eu et quelques longs et tortueux débats sur des interprétations d'indicateurs...

Alain, merci pour ton soutien tout au long de ce travail et pour ton aide indispensable lors de la mise en place du code écologique. Merci d'avoir toujours été disponible quel que soit le problème, du plus petit bug dans le code jusqu'aux nombreuses discussions stimulantes que nous avons eu sur la problématique de la thèse et la façon de l'appréhender.

Sébastien, merci pour ton investissement dans ce travail, ta disponibilité (même quand la petite était malade !!!) et pour avoir toujours su trouver les mots qu'il fallait quand il le fallait, que ce soit des encouragements (comme pour le papier ECSS, youpi !!!) ou pour me remettre dans le droit chemin quand je m'en éloignais quelque peu. Ton aide a été précieuse.

Je souhaite également remercier Mr. Peter Herman et Mr. Jean-Marc Guarini pour avoir accepté d'être rapporteurs de ma thèse, ainsi, que Mr. Pierre Chardy et Mr. Laurent Barillé pour avoir accepté de faire partie du jury en tant qu'examineurs.

Un grand nombre de personnes m'ont aidée tout au long de ce travail, à différents niveaux et de différentes manières et je tiens à tous les remercier chaleureusement (mes excuses par avance à ceux que j'ai pu oublier...)

Je souhaite remercier Mr. Jean-François Samain, coordinateur du projet Morest, qui a toujours montré un grand intérêt pour ce travail. Jean-François, merci de ta confiance.

De très sincères remerciements à Stéphane Pouvreau pour son aide précieuse avec le modèle DEB. Stéphane, merci d'avoir toujours su trouver du temps pour répondre à mes nombreuses et naïves questions sur le DEB et surtout merci pour ton enthousiasme permanent et très communicatif.

Je souhaite également remercier Marianne Alunno-Bruscia, coordinatrice d'Aquadeb, pour m'avoir permis de participer à un groupe de recherche européen ; cette expérience a été très enrichissante. Marianne j'ai toujours beaucoup apprécié de voir que tu mettais un point d'honneur à prendre en compte le statut des stagiaires et thésards en toute circonstance.

Merci également à toute la DEB team pour les discussions stimulantes que nous avons eu.

J'adresse mes remerciements à Michel Bellouis pour son aide précieuse lors du recueil des données de bathymétrie grâce à ses précieux contacts avec le SHOM.

Je remercie également Valérie Paquereau du Parc Régional des Marais du Cotentin et du Bessin pour m'avoir permis d'utiliser leurs données de bathymétrie de l'ensemble de la baie. Merci aussi à Hubert Caplet de la DIREN pour son aide sur les données de débits des rivières.

Merci à Olivier Le Pape pour avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse et pour ses remarques pertinentes.

Je souhaite également remercier Catharine Mason, professeur d'anglais à la MRSH, pour son approche de la pratique de l'anglais, et surtout pour m'avoir donné l'occasion de faire ma plus brillante présentation en anglais sur un sujet qui me tient particulièrement à cœur : « qui qui qui sont les snorkys ? Mais qui ? »

Sur le centre Ifremer de Brest, je souhaite remercier toutes les équipes des laboratoires Benthos, Pélagos et Physed et tout particulièrement :

J'adresse mes plus sincères remerciements à Philippe Cugier pour son aide précieuse lors de la mise en place du modèle hydrodynamique 2D. Philippe, merci pour ta patience d'ange pour les 512 000 fois où j'ai débarqué dans ton bureau en pestant après ce ... de modèle qui avait encore planté ! et particulièrement lorsque j'avais oublié de le recompiler (oups !).

Merci à tous mes acolytes de la pause café du labo benthos : Anne-Laure, Axel, Bob (l'éponge), Bernard (l'ermite), Claire (finalement j'y suis arrivée !!!), Cédric (le petit), Dominique, Fabrice, Gilbert (mon chouchou) et Ginette (sa copine), Marie-Christine, Michel, Morgan, Olivier, Philippe, Rémi, Stanislas, Xavier. La parité du mercredi va en prendre un sacré coup quand je ne serai plus là... Et les non amateurs de café, Aline, Chantal et Jean-Do (ma voiture se porte beaucoup mieux depuis qu'on se connaît...).

La séance « La vie des animaux » de la pause café va me manquer, cela dit, après ces quelques années de thèse je dois dire que la déception est grande car malgré un travail de longue haleine certaines questions hautement scientifiques n'ont toujours pas trouvé de réponse : Juliette la roussette est-elle borgne ? Est-ce que Jean-Marie a payé la seiche pour liquider Bruno ? Les castors lapons sont-ils hermaphrodites ?

Un énorme merci à la dream team Sédiment, qui s'est faite sournoisement débaucher à coup de trinquette !!! Merci donc à Françoise Andrieux-Loyer, Agnès Youenou et Xavier Philippon pour certains de mes plus beaux fou rires et les seuls que je n'ai jamais eu à 4h' du mat' en Baie des Veys, au cours du découpage de carottes de sédiments entre deux camions, éclairés par une lampe torche alimentée par un hypothétique groupe électrogène... Ces moments sont inoubliables !!! J'en profite pour remercier également l'un des membres éminents de cette dream team, Roger Kérouel, pour avoir réalisé une grande partie des analyses en labo.

Un très amical merci à Anne-Laure Le Velly et Jacqueline Quentel pour de très sympathiques déjeuners entre copines et pour avoir toujours une petite histoire rigolote à raconter.

Merci à Anne Daniel pour sa connaissance sans faille des données hydrobiologiques du RHLN et l'apprentissage de quadrige. Par contre, l'erreur 404 je ne sais toujours pas ce que c'est ???

Merci à Francis Gohin pour avoir désespérément essayé de me trouver une image satellite utilisable pour valider les structures spatiales du modèle. Sa quête fut veine, hélas...

Je remercie chaleureusement Florence Cayocca pour son aide lors de la réalisation de la bathymétrie du modèle, pour son initiation au logiciel Isatis et sa grande disponibilité lors de ma première année de thèse. Florence merci pour ta patience et ta sympathie, et surtout pour avoir su trouver du temps quand au milieu de la quatrième année de thèse je suis venue te dire la bouche en cœur « finalement, on va mettre les vagues dans le modèle... ». Je crois que je te dois un énorme gâteau au chocolat !!!

Merci également à Pierre Le Hir pour avoir toujours su trouver du temps pour répondre à mes questions, ainsi qu'à Hervin Jestin pour son aide sur la mise en place des Altus et la récupération des données. J'en profite pour remercier également Romaric Verney pour avoir toujours une solution...

Merci à Véronique Loizeau, Anne-Marie Le Guellec et Aline Blanchet pour leur bonne humeur et les bons moments passés au cours des déjeuners et des pauses cafés. Véro, garde au chaud mon voile de mariée...

Je souhaite également remercier toutes les équipes de la station Ifremer de Port-en-Bessin (LERN et RH).

Je souhaite remercier Aline Gangnery pour son soutien notamment financier pour mes nombreuses missions et pour l'acquisition de données. Merci pour l'intérêt que tu portes à ce travail. Merci également à Michel Ropert pour sa parfaite connaissance de la Baie des Veys et sa très précieuse base de données de mesures haute fréquences. Je souhaite aussi remercier Fabienne Rauflet pour les excursions très sportives en 4x4 en Baie des Veys et quelques freinages in extremis (après tout une cage thoracique ça ne sert pas tant que ça...). Fabienne merci pour ta gentillesse. Merci aussi à Philippe Riou pour son aide sur l'utilisation à distance du code lorsque j'étais à Port-en-Bessin.

Merci également à Anne, Charlotte, Corinne, Emilie, Eric, Floriane, Franck, Hervé, Jérôme, Jocelyne, Joël, Laure, Liliane, Loïc, Nadine, Olivier, Sylvaine, Vincent, pour les bons moments partagés et les sympathiques pauses déjeuners (et café) à la station.

Merci à Bruno Ernande pour ses conseils avisés et un raid en plein Nantes à la recherche de l'Ikea perdu...

Un énorme merci à mon ami des pauses thé de 16h, Luis Lampert. Luis, merci pour ta constante bonne humeur, ta positive attitude et tous tes bon conseils. Que puis-je ajouter, ah oui, j'y suis : well, well, well...

Une affectueuse pensée à ma petite Ching Maria Villanueva. Merci pour ton amitié et ta gentillesse. Je suis très honorée d'être une des rares personnes pour qui tu as cuisiné !!!

J'adresse également tous mes remerciements à tous les membres du Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines de l'Université de Caen.

Merci particulièrement à Francis Orvain pour sa gentillesse, sa bonne humeur et pour un inoubliable TP à 6 h du matin en Baie des Veys. Au fait tu as retrouvé le tamis !!! Quel est ta devise déjà ? Microphytobenthos Forever !!!

Un très affectueux merci à Anne-Sophie Martinez, pour toutes tes petites histoires, ta gentillesse, ton accueil sur ton canapé !!! et un nombre incalculable de séances de course (au moins 3 !!!)... Marathon de New York nous voilà !!!

Merci également à Pascal Claquin pour avoir relu ma première publication et pour m'avoir débauchée pour des pauses cafés... Et voilà c'est comme ça qu'on fait quatre ans de thèse !!! Merci pour ta sympathie Pascal.

J'adresse également mes plus chaleureux et plus sincères remerciements à tous les thésards, stagiaires ou plutôt devrai-je dire à tous les amis que j'ai eu la chance de côtoyer au cours de ma thèse.

Merci à Estelle Le Bihan qui a toujours été de bon conseil. Estelle ta force et ta détermination ont été contagieuses, et surtout merci pour un inoubliable souvenir d'une soirée Fromages – Vin rouge dans mon minuscule appartement caennais et pour ton improbable et inimitable (heureusement !!!) recette du Kloug, euh pardon ! du gâteau aux fruits au sirop. Un bisous à Sébastien et au petit bout.

Merci à Julio César Marín-Leal pour son amitié et sa cool attitude, tu es mon Vénézuélien préféré (bon OK, tu es le seul que je connaisse, mais quand même !!!). D'ailleurs, je profite de l'occasion qui m'est donnée de mettre un terme une bonne fois pour toute à un épineux débat ; Julio, le coq quand il chante il fait cocorico et pas kikiriki ; voilà c'est dit !

Un très affectueux merci à toutes les pensionnaires du foyer de l'Abbaye aux Hommes que j'ai eu le plaisir de côtoyer au début de mon séjour à Caen. Merci pour les très nombreux fous rires lors des repas (à 18h45 !!!), les raids en pleine nuit dans le foyer et quelques évasions nocturnes (chut !!!). Je sais qu'elles ne liront sûrement jamais ces remerciements mais elles méritent amplement d'y figurer. Un merci tout particulier à Isabelle, Joëlle, Pauline et Cécile (Rabbi) Jacob.

Merci à tous les thésards, post-doc et autres que j'ai pu côtoyer dans les différents labos. Cécile Klein pour son entrain et sa bonne humeur (j'ai hâte de retourner sur Caen pour qu'on aille au restaurant...), Déborah Janocka pour sa gentillesse et son sourire en toutes circonstances, Emilie Duval pour sa folititude lors des soirées chez moi, et après un certain pot si tu vois ce que je veux dire... d'ailleurs à ce sujet Cécile... Merci à Clémentine Harma pour son accueil sur son canapé, sa sympathie et surtout sa case en moins (c'est ce que je préfère chez toi !!!). Merci à Bénédicte Harang pour les soirées embuscades caennaises (ce que je peux les regretter !!!). Merci à Karine Laffont, pour sa gentillesse et son amitié. Merci également à Eri Takahashi pour sa gentillesse, Adeline Jacques, Emma Redon, Yves Bourlès, Hervé Le Quéré, Alban Franco, Amine Naimi, Xavier Bodiguel (collègue liégeois), Nadège Lafontaine et Géraldine Loppion (je regrette que tu n'ai pas compris...).

J'ai eu la chance de rencontrer quatre filles extraordinaires au cours de cette thèse et j'espère que nous resterons longtemps amies.

Un énorme merci à Cécile Persohn pour son indéfectible amitié. Cécile merci d'avoir toujours été là quand il le fallait, merci pour avoir trouvé les mots, merci pour les très bons moments passés ensemble (pour la soirée sushi – champagne c'est quand tu veux ?) et surtout merci pour ton

irremplaçable connaissance des sites de chaussures sur internet et ton oncle viti... euh je m'égare !!! Merci également à Nicolas Bastioni. Nico merci pour ta gentillesse et ton canapé... Au fait les travaux dans ma chambre, ça avance ???

Un très grand merci à Héloïse Muller, ma copine de thèse, de voile, de shopping, de soirée, de resto, de... de... de... On a commencé ensemble, on finit ensemble !!! Merci pour tous les bons moments passés ensemble, à Brest, dans la rade après quelques beaux dessalages, au tut'. J'espère qu'il y en aura beaucoup d'autres !!!

Un grand merci à Juliette Fauchot, pour ses bons conseils, ses « ah ! t'en es à cette phase là... » et son paquet de mouchoir lotus (chut ! chut ! pas de marques !!!). Juliette merci pour ton amitié et ta bonne humeur et pour ton attitude toujours positive et motivante. En plus, maintenant j'ai une raison d'aller à Caen autre que les embuscades...

Merci à la petite dernière, Marie Eichinger, pour son recueil d'une thésarde en fin de thèse, ses spécialités alsaciennes (surtout le rôti de pot-au-feu, avec la peau !!!) et pour son bourriquet !!!! Marie merci pour ta bonne humeur et ton humour (sur la même longueur d'onde que le mien !!!). Merci à toutes pour votre soutien dans les mauvais moments et votre joie de vivre dans les bons. Eh les filles ! Je suis votre petit boulet préféré !!!!

Je souhaite également remercier les amies de toujours qui sont présentes quoi qu'il arrive et qui même si l'on ne se voit pas souvent reste toujours proche. Merci à Corine Martel, Alice Rouault, Anna Meissner, Marine Pomarede. Un de mes plus beaux merci à Emilie de la Tour, 15 ans d'amitiés ça compte. Et j'en suis sûre, un jour on arrivera à partir en vacances ensemble, après tout la dernière fois on est allée jusqu'à l'aéroport !!!

Pour ne pas déroger à la tradition je finirai ces quelques (pages de) remerciements par ma famille. Merci à tous pour vos nombreuses invitations pour des week-ends, des soirées, des repas, vos chambres d'amis, vos canapés, vos garages pour mettre mes affaires entre deux déménagements. Les petits breaks familiaux au cours de ce travail m'ont fait énormément de bien et particulièrement à la fin. Un très sincère et chaleureux merci à mes oncles et tantes, cousins et cousines et tous les petits bouts et les plus grands. Et pour finir un très affectueux merci à mes parents pour leur soutien et pour avoir toujours cru en moi. Je ne sais pas si j'aurai été au bout sans votre appui, et puisqu'on ne le dit pas assez souvent, je vous aime.

Ces quatre années de thèse m'ont fait beaucoup grandir et évoluer alors :

**Merci à
tous !!!**



Sommaire

Introduction générale	1
Partie I. L'écosystème de la Baie des Veys : Caractéristiques et Etat des lieux des connaissances	13
Chapitre 1. Structure et fonctionnement de la Baie des Veys	15
1. Situation géographique et climatique	17
2. Caractéristiques hydrodynamiques	18
3. Caractéristiques hydrobiologiques.....	21
3.1. Variabilité temporelle.....	23
3.2. Variabilité spatiale.....	27
4. Structure morphosédimentaire.....	29
Chapitre 2. Structure et fonctionnement des bassins versants	33
1. Structure des bassins versants	35
2. Apports d'eau douce.....	38
3. Apports terrigènes.....	40
Partie II. Interactions bivalves – environnement, Modélisation non-spatialisée	47
Chapitre 3. Le modèle d'écosystème de la Baie des Veys	49
1. Modélisation biogéochimique	52
1.1. Les principaux processus en milieu côtier.....	53
1.2. Choix des variables d'état du modèle biogéochimique	56
1.3. Equations, processus et paramètres	59
2. Modélisation écophysiological.....	65
2.1. La théorie DEB.....	65
2.2. Equations, processus et paramètres	67
Chapitre 4. On the interest of using field primary production data to calibrate phytoplankton rate processes in ecosystem models	73
Abstract	75
Résumé	76
1. Introduction	77
2. Methods	79
2.1. Study site	79
2.2. Data set.....	80
2.3. Comparison of P vs E curve models and processes calibration.....	81
2.4. Application in the ecosystem model	83
3. Results	87
3.1. Comparison of primary production models and processes calibration	87

3.2. Application of the primary production model and parameters in the ecosystem model.....	90
4. Discussion	92
4.1. Selection and calibration of the primary production model.....	92
4.1.1. Choice of the best formulation	92
4.1.2. Parameter estimation and validation	93
4.2. Application of processes in the ecosystem model of the Baie des Veys estuary	96
5. Conclusion.....	99

Chapitre 5. Modelling the influence of environmental factors on year-to-year variability of the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an estuarine embayment

Abstract	103
Résumé	104
1. Introduction	105
2. Methods	107
2.1. Study site and environmental dynamics.....	107
2.2. Modelling strategy	108
2.3. The biogeochemical model.....	109
2.4. Boundary conditions and forcing variables.....	111
2.5. The oyster ecophysiological model.....	112
2.6. Use of a new food quantifier	113
2.7. Coupling with the environment	114
2.8. Validation data set	115
2.9. Simulated scenarios for year-to-year variability	116
3. Results	117
3.1. Validation of the biogeochemical model.....	117
3.2. Use of a new food quantifier.....	119
3.3. Validation of the coupling of the biogeochemical model and the ecophysiological model	121
3.4. Influence of environmental factors: food supply and temperature	123
3.5. Year-to-year variability of oyster physiological status	124
4. Discussion	127
4.1. Validation of the biogeochemical model.....	127
4.2. Use of a new food quantifier.....	128
4.3. Influence of environmental factors: food supply and temperature	129
4.4. Year-to-year variability of oyster physiological status	131
5. Conclusion.....	132

Chapitre 6. Modélisation du cycle de l'azote dans la Baie des Veys : Influence respective des facteurs environnementaux et des huîtres cultivées.....

1. Introduction	137
2. Fonctionnement de la Baie des Veys	138
2.1. Matériel et méthode	138
2.2. Résultats	141

2.2.1. Influence des huîtres cultivées sur le cycle de l'azote de la Baie des Veys.....	141
2.2.2. Influence de la variabilité inter-annuelle des conditions environnementales sur le cycle de l'azote de la Baie des Veys.....	145
3. Comparaison entre écosystèmes.....	147
3.1. Matériel et méthode	147
3.2. Résultats	149
4. Discussion	151
4.1. Influence respective de l'environnement et des bivalves cultivés sur le cycle de l'azote de la Baie des Veys	151
4.2. Interactions bivalves/environnement : comparaison avec d'autres écosystèmes.....	153
5. Conclusion.....	156

Partie III. Interactions bivalves – environnement, Modélisation spatialisée..... 159

Chapitre 7. Le modèle physique spatialisé : Mise en place, Validation et Analyse des structures physiques..... 161

1. Le modèle hydrodynamique SiAM-2D.....	163
1.1. Caractéristiques générales.....	163
1.2. Les équations.....	164
1.3. Le modèle thermique	166
1.4. Le schéma numérique de résolution.....	166
2. Application du modèle SiAM 2D à la Baie des Veys	168
2.1. Emprise, maillage et bathymétrie.....	168
2.2. Choix du nombre de dimensions du modèle.....	171
2.3. Conditions aux limites et forçages physiques	173
3. Le modèle sédimentaire.....	174
3.1. Caractéristiques et processus	175
3.2. Nécessité d'inclure les vagues.....	176
3.3. Simulation des Matières En Suspension.....	179
4. Validation de l'hydrodynamisme et du transport.....	183
4.1. Marée	183
4.2. Courants	185
4.3. Température et Salinité.....	189
5. Evaluation du modèle hydrodynamique.....	195
6. Analyse des structures physiques.....	197
6.1. Calcul de trajectoire.....	197
6.2. Zone d'influence des rivières.....	200
7. Définition d'indicateurs de l'impact des huîtres.....	204

Chapitre 8. Ecophysiological response of oysters to spatial variability in environmental factors : a modelling study..... 211

Abstract	213
Résumé	214
1. Introduction	215
2. Methods	217

2.1. Study area.....	217
2.2. Model characteristics and implementation in the Baie des Veys.....	218
2.3. The ecosystem model	220
2.4. Validation data set	223
2.5. Simulations.....	224
3. Results	225
3.1. Spatial variability at the bay scale	225
3.2. Spatial variability at the cultivation scale	229
4. Discussion	234
4.1. Validation of the coupled model.....	234
4.2. Spatial pattern at the bay scale.....	236
4.3. Spatial pattern at the oyster cultivation scale	237
4.4. Oyster growth spatial variability vs inter-annual one	238
5. Conclusion.....	239
Conclusion générale.....	241
Références bibliographiques.....	259

Introduction générale

Pourquoi étudier la réponse écophysiological des espèces cultivées ?

Depuis son commencement, l'ostréiculture a connu un certain nombre de crises pouvant conduire à des pertes de cheptels relativement graves. En France, l'huître plate *Ostrea edulis* a ainsi été touchée par un protozoaire parasite *Bonamia ostreae* dans les années 1920. De la même manière, l'huître portugaise *Crassostrea angulata*, introduite en remplacement de l'huître plate, a également été décimée par deux iridovirus dans les années 1970. Depuis les années 1980, des évènements de mortalités massives de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, actuellement en élevage, ont été rapportés dans différentes zones ostréicoles françaises. Cependant, à la différence des évènements ayant mené à la disparition des deux précédentes espèces cultivées, les études réalisées montrent que ces phénomènes ne sont pas le résultat de la présence d'un agent pathogène unique dans le milieu, mais proviennent d'une combinaison de facteurs dans lesquels l'environnement représente une composante importante (Samain et McCombie, 2008).

Les performances biologiques des espèces cultivées, que ce soit en termes de croissance ou de survie, sont fortement dépendantes des conditions environnementales de l'écosystème où elles sont implantées. Par exemple, des crises d'anoxie connues sous le nom de malaïgue ont conduit à de fortes pertes ostréicoles dans l'étang de Thau. Ces crises résultent de la diminution importante de la teneur en oxygène dans la colonne d'eau, essentiellement en été quand la température est forte et les conditions calmes (Chapelle et al., 2000). La présence d'huîtres cultivées dans le milieu favorise l'accroissement des concentrations en matière organique du sédiment à travers la biodéposition, ce qui accentue le phénomène (Deslous-Paoli et al., 1998). La connaissance des interactions entre les espèces cultivées et leur environnement est par conséquent essentielle afin d'assurer un développement durable de la production conchylicole et des écosystèmes où ces espèces sont cultivées.

Dans la littérature, de nombreuses études relatent l'impact de la conchyliculture sur l'environnement (e.g. Kaiser et al., 1998, Inglis et Gust, 2003, Dowd, 2005). De la même manière, l'étude de la variabilité des conditions environnementales (i.e. physiques et biologiques) sur la structuration et les performances biologiques des populations

naturelles est bien documentée (e.g. Zwarts, 1991, Honkoop et Beukema, 1997, Beukema et al., 1998, Herman et al., 1999). En revanche, l'influence de l'environnement sur les espèces cultivées est beaucoup moins étudiée. La plupart des travaux publiés traitent de la réponse écophysologique uniquement en termes de croissance, car ils sont orientés sur des problématiques d'estimation de la capacité trophique (e.g. Duarte et al., 2003, Sarà et Mazzola, 2004) ou de gestion de la ressource (e.g. Pastres et al., 2001, Marinov et al., 2007, Spillman et al., 2008). Si ce type d'approche permet d'appréhender la variabilité de la croissance pour différentes espèces (e.g. l'huître, la moule, le clam), en fonction du type d'élevage et du type d'écosystème où est effectué la culture (e.g. lagunes, baie ouverte, baie semi-fermée.), il existe très peu d'études explorant pour un même écosystème la réponse écophysologique d'une espèce cultivée à la variabilité spatio-temporelle des facteurs biotiques et abiotiques.

Pourquoi la Baie des Veys comme site d'étude ?

La conchyliculture en Baie des Veys débute en 1963 par l'installation des premiers parcs mytilicoles, suivis, en 1968 par les premières concessions ostréicoles. Aujourd'hui, la Baie des Veys est le deuxième site ostréicole normand, après la côte ouest du Cotentin. Les huîtres cultivées sur table représentent une surface d'environ 160 ha, essentiellement localisée au nord-est de la baie. La production commerciale est comprise entre 8700 et 10200 T par an, pour une biomasse en élevage d'environ 13 100 T. Le captage naturel n'existant pas en Baie des Veys, du naissain sauvage ou d'écloserie est utilisé pour ensemençer les parcs. Malgré une superficie inférieure à la plupart des autres zones ostréicoles françaises (i.e. 37 km² en Baie des Veys, 180 km² en baie de Marennes-Oléron, 156 km² pour le bassin d'Arcachon), la Baie des Veys présente une très forte productivité. Bassin sous influence estuarienne, sa réputation en fait un site d'engraissement très performant. Un cycle de production court est couramment pratiqué, il ne faut que 1 à 2 ans pour produire une huître commercialisable dans la baie, alors que 3 à 5 ans sont nécessaires dans le bassin de Marennes-Oléron ou sur la côte ouest du Cotentin. Ainsi, plus de 80 % de la biomasse en élevage est de taille commerciale en Baie des Veys. Cette forte productivité explique le niveau de production élevé de la baie par rapport à la

biomasse totale en élevage. La mytiliculture représente au total 40 km de parcs situés principalement à l'ouest de la baie sur le pourtour Est de la presqu'île du Cotentin, pour une production annuelle d'environ 2000 T. Des gisements naturels de coques sont également exploités dans le sud de la baie par des pêcheurs à pied professionnels pour une production oscillant entre 2000 et 3000 T par an. Cependant, l'ostréiculture reste l'activité principale de la baie.

La production conchylicole et, plus particulièrement, la production ostréicole constituent donc un secteur clé de l'activité économique de la région. Si cette spécificité d'élevage, en flux tendu sur un nombre de mois limité, représente une force sur le plan socio-économique, elle peut parfois se révéler d'une grande fragilité pour les entreprises concessionnaires. Ainsi, lorsqu'en 2000 et 2001 une importante crise de mortalités vient frapper ce bassin, le préjudice économique devient très vite important (Samain et McCombie, 2008).

Des phénomènes récurrents de mortalités massives de l'huître creuse *Crassostrea gigas* ont été rapportés à travers le monde depuis les années 1940, notamment au Japon (Glude, 1975) et aux Etats-Unis (Perdue et al., 1981). En France, les premiers épisodes de mortalité ont été observés dans les années 1980 (Bodoy et al., 1990). Ceux-ci touchent les juvéniles et/ou les adultes en fonction des sites. La Baie des Veys est plutôt marquée par des mortalités d'adultes. En effet, les mortalités d'huîtres juvéniles (jusque 1 an) sont généralement comprises entre 4 et 20 %, alors que celle des adultes peut dépasser 40 %.

Les épisodes enregistrés présentent différentes échelles de variabilité. Du point de vue spatial, à l'échelle de la France, des différences sont observées entre les différents sites ostréicoles, certains présentant des épisodes de mortalité récurrents (Bassin de Marennes-Oléron, Baie des Veys) alors que, pour d'autres, ces événements sont relativement rares (Etang de Thau). Au sein même des écosystèmes ostréicoles, des différences spatiales à l'échelle des zones cultivées sont également observées. La Baie des Veys en est une très bonne illustration (Figure 1). L'analyse spatiale des mortalités enregistrées montre que la zone située au sud est beaucoup plus touchée que le secteur nord (Figure 1).

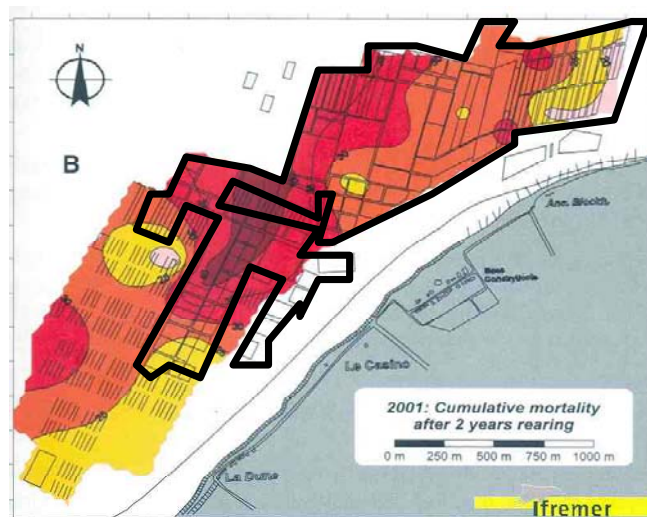


Figure 1 : Variabilité spatiale des pourcentages de mortalités enregistrés lors de la forte crise de 2001. La zone en noir, représente la zone ostréicole principale. La partie plus au sud concerne plus particulièrement l'activité mytilicole.

Du point de vue temporel, des différences inter-annuelles élevées ont été mises en évidence pour tous les sites touchés par ces événements (Samain et McCombie, 2008). Celles-ci résulteraient de la variabilité climatique (i.e. conditions générales pour l'ensemble des sites) et hydrologique (i.e. conditions locale). En Baie des Veys, une étude réalisée par Misko (2003) a mis en évidence une corrélation positive entre l'augmentation des débits par les rivières et l'augmentation des pourcentages de mortalité observés (Figure 2).

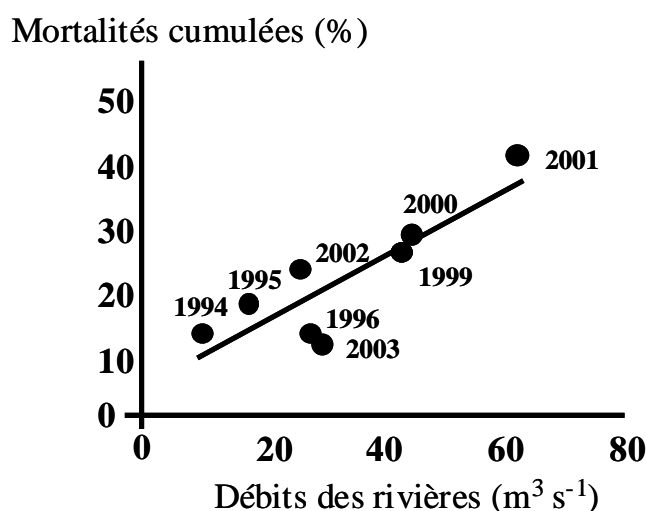


Figure 2 : Relation entre débits des rivières et mortalités en Baie des Veys (Misko, 2003).

L'analyse des processus mis en jeu dans ces épisodes de mortalités (Samain et McCombie, 2008) suggère un rôle important de la composante environnementale. Des expériences

réalisées en milieu contrôlé ont montré que l'effort de reproduction augmentait avec la quantité de nourriture disponible induisant un effet négatif sur la survie des huîtres (Samain et McCombie, 2008). Une des hypothèses sous-jacente à ces observations est qu'un niveau nutritif élevé favorise l'intensité de la gamétogénèse qui est un processus coûteux d'un point de vue métabolique. En fin de période de reproduction si l'apport énergétique provenant de l'environnement ne suffit pas pour assurer les besoins énergétiques, l'huître pourrait se trouver dans un état de stress physiologique. Cependant, pris indépendamment, ces facteurs ne sont pas suffisants pour expliquer les phénomènes de mortalité. En revanche, leur combinaison avec d'autres facteurs tels que des facteurs intrinsèques à la population étudiée (génétique), les pratiques culturelles ou encore la présence d'agents pathogènes (Samain et McCombie, 2008) pourraient conduire aux événements observés.

Ces épisodes de mortalité et les causes environnementales associées justifient pleinement l'intérêt d'étudier **la réponse écophysologique de l'huître à la variabilité spatio-temporelle des conditions environnementales**. Il semble également essentiel d'appréhender cette question en prenant en considération les différentes échelles de variabilité mises en jeu.

Comment appréhender les différentes échelles de variabilité au sein d'un écosystème ?

Une approche basée essentiellement sur des mesures *in situ* ne s'avère pas suffisante pour appréhender de manière fine les différentes échelles de variabilité mises en jeu. Costil et al. (2005) ont étudié la variabilité spatiale des performances biologiques de l'huître à l'échelle des parcs ostréicoles de la Baie des Veys en suivant six points répartis sur la zone. Bien que leurs résultats aient permis de mettre en évidence des différences spatiales de croissance à l'échelle des parcs à huîtres, le suivi de six points de mesures sur une zone de 160 ha ne permet pas d'appréhender toute la variabilité existante, ni d'identifier les facteurs physiques (i.e. hydrodynamisme) ou biologiques (i.e. disponibilité en nourriture) à l'origine de cette variabilité.

Ainsi, cette question nécessite de développer un outil permettant d'intégrer les processus écophysologiques de l'huître (allocation d'énergie entre la croissance et la reproduction) et les processus environnementaux qui contrôlent les réponses de l'huître (i.e. facteurs physiques et biologiques) afin de simuler l'état physiologique de l'huître (soma, réserves, dépense métabolique) en fonction des facteurs environnementaux. En couplant l'écophysologie et la dynamique de l'écosystème, la modélisation est proposée comme un outil d'analyse, de reconstitution et de prédiction des conditions biotiques et abiotiques, de leur effet sur l'allocation d'énergie chez l'huître et de l'influence des forçages environnementaux (i.e. apports des bassins versants, météorologie, hydrodynamisme) sur l'état physiologique de l'huître.

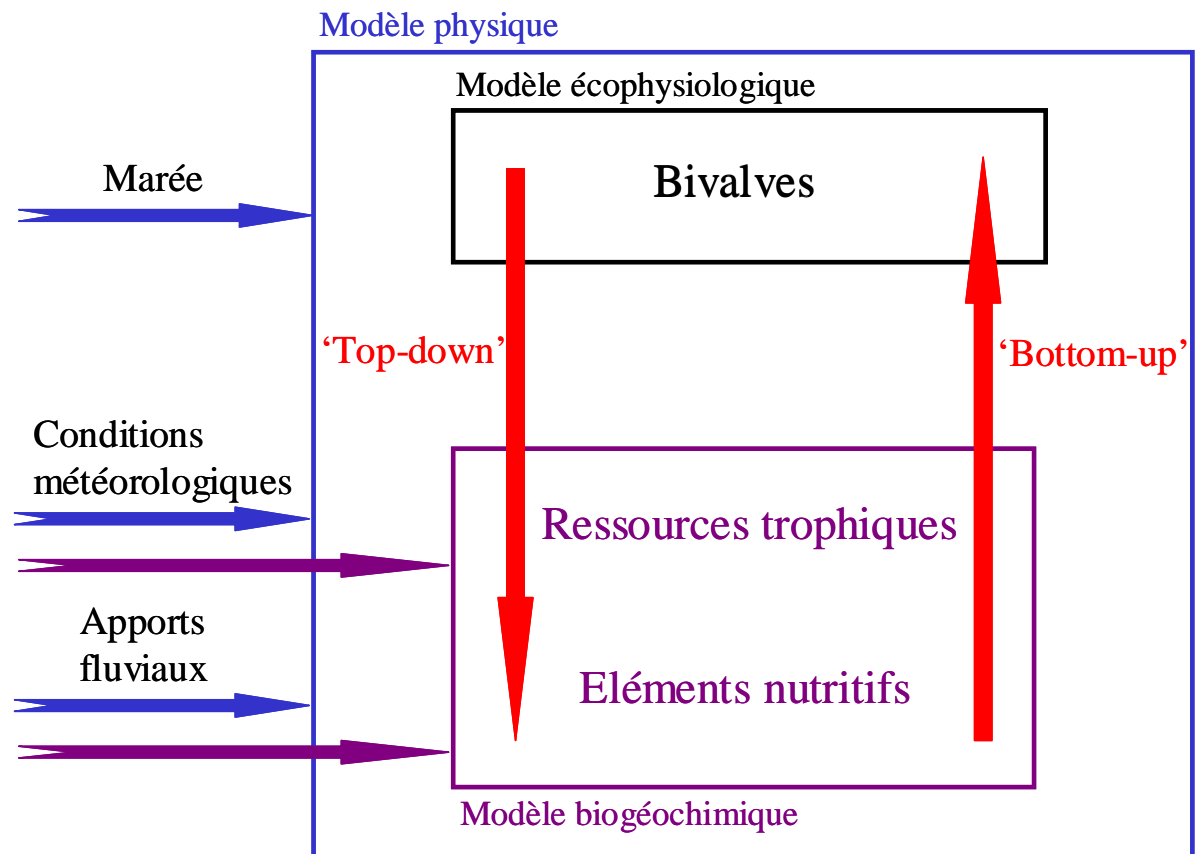


Figure 3 : Schéma conceptuel illustrant la stratégie de modélisation suivie au cours de ce travail.

La stratégie de modélisation adoptée a consisté en premier lieu à définir un modèle d'écosystème couplant un sous-modèle écophysologique de l'huître avec un sous-modèle biogéochimique permettant de simuler les ressources trophiques de l'huître.

Le sous-modèle écophysio­logique utilisé se base sur la théorie DEB (Dynamic Energy Budget, Kooijmann, 2000) et provient des travaux de Pouvreau et al. (2006) et Bourlès et al. (soumis) réalisés dans le cadre du développement d'un modèle générique de l'huître creuse. Il s'agit d'un modèle bio-énergétique de type déterministe, qui se base sur un ensemble de règles permettant de simuler explicitement l'allocation d'énergie entre la croissance et la reproduction à partir de deux forçages environnementaux : la température et la quantité de nourriture disponible.

Le sous-modèle biogéochimique a pour objectif de fournir les forçages environnementaux au sous-modèle écophysio­logique. Pour cela, la quantité de nourriture disponible (i.e. phytoplancton) et la température de l'eau sont simulées à partir des conditions météorologiques (i.e. éclairement, composantes atmosphériques) et des apports fluviaux (i.e. nutriments et matières en suspension). La simulation des ressources trophiques des huîtres plutôt que leur utilisation comme simple forçage permet d'identifier les origines environnementales de leur variabilité. Ainsi, le modèle d'écosystème développé va permettre d'analyser l'influence des conditions météorologiques et des niveaux d'apports par les rivières sur l'état physiologique de l'huître.

Afin d'appréhender les différentes échelles de variabilité mises en évidence précédemment, deux outils complémentaires intégrant le modèle d'écosystème ont été développés.

Dans un premier temps, le modèle d'écosystème a été introduit dans un modèle en boîte à 0 dimension spatiale. Dans ce cas, la physique du milieu est décrite de façon rudimentaire en considérant un temps de résidence des masses d'eau. Ce modèle, de par sa simplicité et sa rapidité de calcul, constitue un outil potentiellement adapté à l'étude de la variabilité temporelle de l'échelle saisonnière à l'échelle inter-annuelle.

Dans un second temps, le modèle d'écosystème a été introduit dans un sous-modèle hydrodynamique en deux dimensions horizontales. Cette approche permet d'intégrer l'influence de forçages physiques tels que les conditions météorologiques (conditions atmosphériques, vitesse et direction du vent) et les apports d'eau douce et de nutriments par les rivières (Fig. 3). Le développement de ce second outil permet d'appréhender de manière fine l'influence de l'environnement physique sur la variabilité spatiale des principaux compartiments de l'écosystème, non seulement à l'échelle de la baie dans son ensemble, mais aussi à celle plus restreinte de la zone ostréicole.

Le plan de la thèse est intimement lié à la stratégie de modélisation adoptée. Ce manuscrit est structuré en huit chapitres, répartis dans trois grandes parties.

La première partie est divisée en deux chapitres. Cette partie a pour but de décrire l'environnement de la Baie des Veys, tant du point de vue de sa structure que de son fonctionnement. L'analyse de la variabilité spatio-temporelle des paramètres hydro-biologiques permet d'identifier les échelles caractéristiques du système, mais aussi de déterminer les compartiments indispensables à la modélisation des interactions huîtres-environnement (Chapitre 1). La Baie des Veys est une zone sous influence principalement estuarienne, où les bassins versants vont jouer un rôle essentiel sur la dynamique du système. Une connaissance précise du fonctionnement des bassins versants et une représentation réaliste de cette source d'apports est par conséquent essentielle pour simuler de manière adéquate la dynamique de l'écosystème (Chapitre 2).

La seconde partie de la thèse est axée sur l'analyse de la variabilité temporelle des interactions huîtres-environnement, elle est divisée en quatre chapitres. Le premier a pour objectif de décrire de manière précise la structure et le fonctionnement du modèle biogéochimique et du modèle écophysologique utilisés, ainsi que les choix de modélisation effectués en fonction des connaissances générales existantes sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers et des connaissances spécifiques acquise en Baie des Veys, décrites dans la première partie de cette thèse (Chapitre 3). Préalablement à l'intégration des huîtres dans le modèle d'écosystème, un travail spécifique a été réalisé sur le modèle biogéochimique. L'objectif de ce travail était d'améliorer la représentation des processus de production primaire simulés dans le modèle biogéochimique en réalisant une calibration des paramètres photosynthétiques à partir de mesures (courbes P vs E) réalisées en Baie des Veys (Chapitre 4). Le couplage avec le modèle écophysologique a permis d'étudier finement les interactions entre l'huître et son environnement de l'échelle saisonnière à inter-annuelle, et notamment de mettre en évidence la réponse écophysologique de l'huître à des variations d'apports par les bassins versants et de conditions météorologiques à travers des variations dans la disponibilité en nourriture et la température de l'eau (Chapitre 5). Ce couplage prend en compte d'une part l'influence

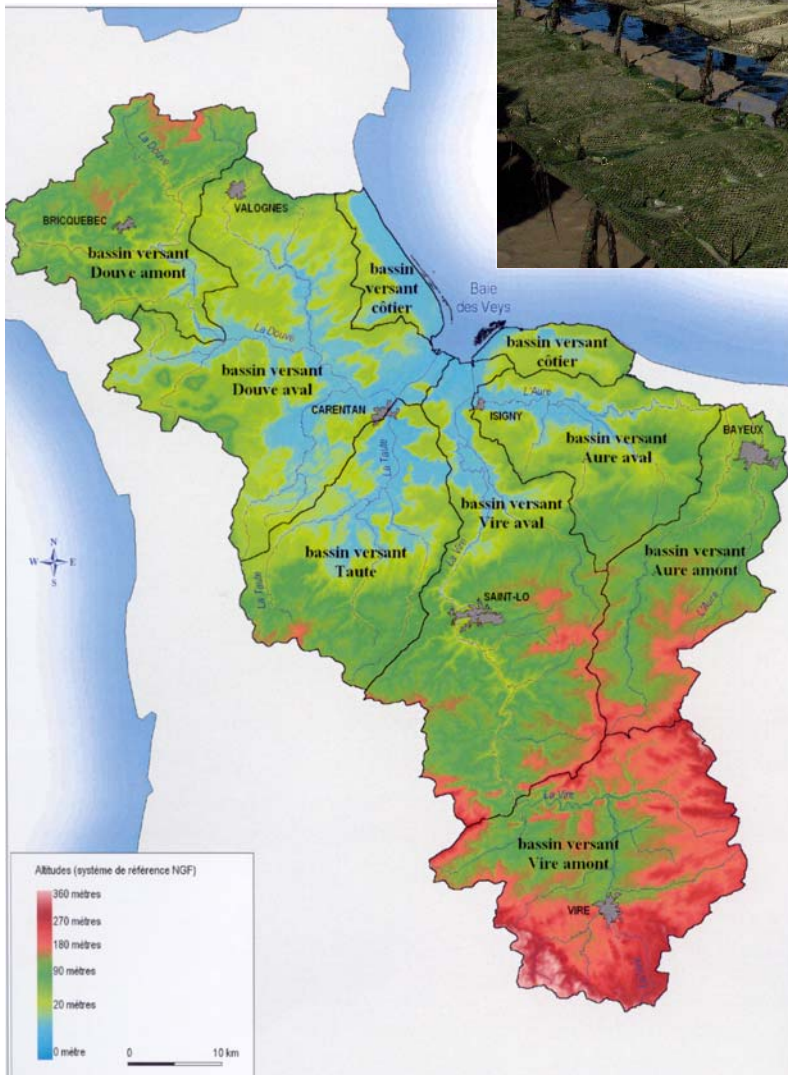
de l'environnement sur l'huître et d'autre part, l'effet de l'huître sur son environnement (i.e. consommation, excrétion et biodéposition). Les contrôles de type 'Top-down' et 'Bottom-up' exercés par l'huître sur l'environnement ont également été étudiés. Les résultats obtenus ont été comparés à des résultats publiés sur d'autres écosystèmes afin de déterminer une approche permettant d'appréhender de manière plus globale les interactions existant entre les bivalves et leur environnement (Chapitre 6).

La troisième partie est axée sur l'analyse de la variabilité spatiale des interactions huîtres-environnement, elle est divisée en deux chapitres. Dans un premier temps, sont présentés la structure et la mise en place du modèle hydrodynamique bi-dimensionnel, ainsi que les choix réalisés. Puis, un travail de validation et d'analyse des structures physiques est mené afin de déterminer le fonctionnement purement physique de la baie (Chapitre 7). Le couplage final du modèle d'écosystème avec le modèle hydrodynamique permet alors d'identifier les principaux facteurs physiques et biologiques influençant la répartition spatiale des ressources trophiques des huîtres à l'échelle de la baie et la variabilité spatiale de l'état physiologique des huîtres à l'échelle des parcs ostréicoles (Chapitre 8).

Une conclusion générale fait la synthèse des principaux résultats obtenus au cours de cette thèse, et identifie des voies restant à explorer (perspectives).

Partie I

L'écosystème de la Baie des Veys : Caractéristiques et Etat des lieux des connaissances



Chapitre 1

Structure et fonctionnement de la

Baie des Veys

Une étape préalable au développement d'un modèle d'écosystème est de réaliser un état des lieux des connaissances existant sur l'écosystème en question. Cette étape est essentielle pour appréhender le fonctionnement de l'écosystème et les échelles de variabilité spatiales et temporelles requises pour représenter de manière pertinente les processus que l'on cherche à modéliser. L'objectif de ce chapitre est de faire un bilan des connaissances sur l'ensemble de l'écosystème, tant du point de vue de l'hydrodynamisme que des caractéristiques hydrobiologiques et sédimentaires. Cette synthèse a pour but d'amener à une vision globale de la structure et du fonctionnement de cet écosystème et ainsi d'identifier les processus encore mal connus mais nécessaires à la compréhension des interactions entre l'huître et son environnement.

1. Situation géographique et climatique

La Baie des Veys est une zone estuarienne intertidale localisée dans la partie occidentale de la Baie de Seine au pied de la presqu'île du Cotentin. Située à l'intersection entre les départements de la Manche et du Calvados, elle est orientée nord nord-est par rapport au milieu marin (Fig. 1-1) et forme une vaste échancrure de 6 km de largeur. La baie reçoit les apports de deux couples de rivières, la Vire et l'Aure qui confluent dans le chenal d'Isigny à l'est et la Taute et la Douve qui se rassemblent dans le chenal de Carentan à l'ouest.

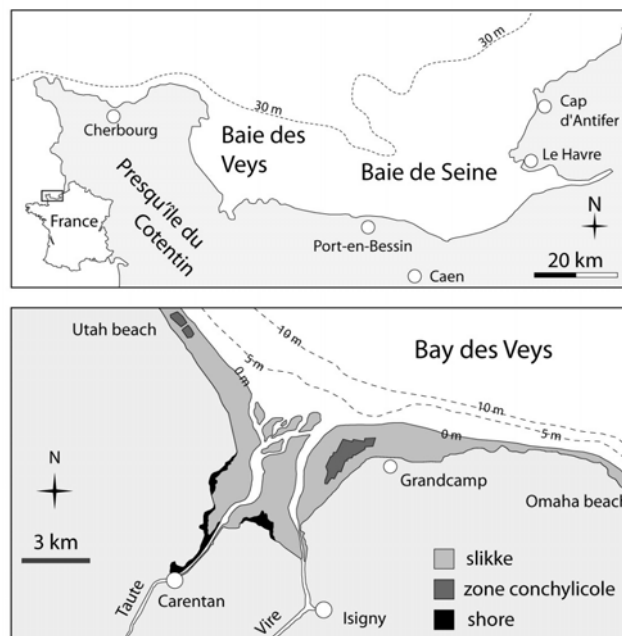


Figure 1-1 : Situation géographique de la Baie des Veys (Baie de Seine Occidentale) (Dubois et al., 2007).

Du point de vue climatique, la Baie des Veys et son bassin versant (3500 km²) bénéficient d'un climat tempéré océanique (Godefroy et al., 1997). La pluviométrie est certainement le paramètre météorologique qui a le plus d'influence sur la qualité des eaux. Elle est inégalement répartie sur le bassin versant de la baie avec des valeurs qui varient spatialement (700 à 1200 mm an⁻¹ selon les secteurs) (Misko, 2003) et temporellement (l'essentiel des pluies tombant en automne et en hiver).

2. Caractéristiques hydrodynamiques

Au niveau du plateau continental du nord-ouest de l'Europe, l'onde de marée est de type semi-diurne. Les composantes principales de la marée sont les ondes M2 (onde semi-diurne lunaire) et S2 (onde semi-diurne solaire), dont la combinaison donne une marée semi-diurne appelée D2. A l'abri de la presqu'île du Cotentin, les courants de marée génèrent un tourbillon résiduel anticyclonique, appelé « tourbillon de Barfleur » (Fig. 1-2).

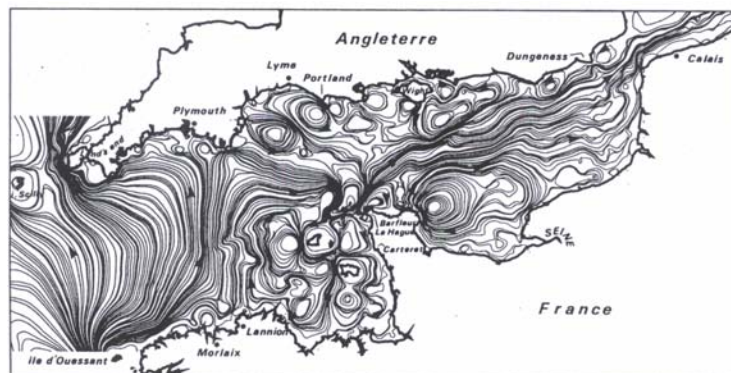


Figure 1-2 : Trajectoires résiduelles lagrangiennes à long terme des masses d'eau en fonction de la marée en Manche (Salomon et Breton, 1991).

La position de la Baie des Veys dans la partie sud-ouest de la Baie de Seine la place sous la dépendance de l'hydrodynamisme de cette zone. La connaissance de la circulation résiduelle d'une zone est d'un grand intérêt pour comprendre le déplacement des masses d'eau et de leur contenu en substances dissoutes, en organismes vivants ou en particules en suspension.

La circulation résiduelle en Baie de Seine est induite par trois phénomènes majeurs : la marée, les apports d'eau douce et les conditions météorologiques (Le Hir et al., 1986).

- ✓ La dynamique de la Baie de Seine est dominée par le courant de marée (Le Hir et al., 1986). La marée n'est pas seulement un phénomène composé de courant instantané, elle induit aussi une courantologie à long terme appelée résiduelle de marée.
- ✓ Les gradients de densité, essentiellement liés à la dessalure des eaux à proximité de l'estuaire sont à l'origine d'une circulation résiduelle (circulation haline différentielle entre le fond et la surface).
- ✓ Certains événements météorologiques intenses (tempêtes) peuvent avoir durant quelques heures ou quelques jours un effet considérable sur le déplacement des masses d'eau.

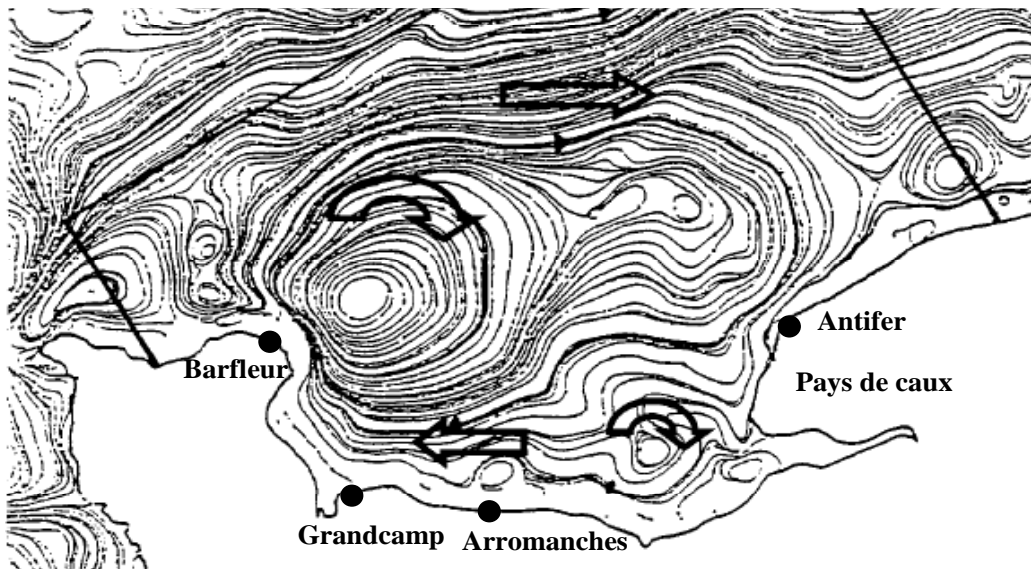


Figure 1-3 : Trajectoires résiduelles lagrangiennes à long terme des masses d'eau en Baie de Seine (Salomon et Breton, 1991 modifié par Cugier et Le Hir, 2002).

L'étude de ces différents phénomènes a mené à l'identification d'un schéma global de la circulation résiduelle moyenne en Baie de Seine (Fig. 1-3), dont les principales caractéristiques sont :

- ✓ La dérive vers l'est des masses d'eau le long de la limite Barfleur-Antifer (partie nord de la baie) qui fait partie de la dérive générale des masses d'eau en Manche. L'intensité maximale des courants diminue d'ouest en est de $1,8 \text{ m.s}^{-1}$ à $0,5 \text{ m.s}^{-1}$.
- ✓ L'existence de plusieurs tourbillons anticycloniques côtiers tels que celui de Barfleur induit par le Cotentin ou celui situé devant le pays de Caux qui

favorise la sortie de la Seine par le nord-ouest. Des circulations anticycloniques peu intenses existent aussi près de la côte du Calvados, au nord de Caen, d'Arromanches et de Grandcamp. Elles engendrent un courant côtier moyen qui provoque un cheminement résiduel vers l'ouest considéré comme une conséquence des faibles profondeurs de ce secteur (Le Hir et al., 1986, Salomon, 1986). Au voisinage d'Antifer un courant côtier entraîne une dérive vers le sud, en direction de l'estuaire de la Seine.

- ✓ Les apports d'eau douce par la Seine induisent de forts gradients de salinité et de température. Selon les conditions météorologiques (vent) et environnementales (débits des rivières) les masses d'eau de la Seine peuvent se déplacer vers l'ouest et influencer le secteur de la Baie des Veys.

Toutefois, contrairement à la partie orientale de la Baie de Seine, dans la zone est Cotentin, la dynamique des masses d'eau est essentiellement influencée par deux phénomènes : la marée et la circulation induite par le vent. En période de vives-eaux, les marées sont caractérisées par un marnage pouvant atteindre 8 m à Grandcamp-Maisy (régime macrotidal). Au large de la baie les courants instantanés de marée sont alternatifs et parallèles au trait de côte (Fig. 1-4). Ils s'orientent vers le sud-est au flot et longent la côte est en descendant de la presqu'île du Cotentin pour pénétrer en Baie des Veys. En période de vives-eaux, le courant de flot peut atteindre une vitesse de 3 m.s^{-1} à l'entrée des chenaux. Durant le jusant, les masses d'eau remontent vers le nord-ouest le long de la côte est du Cotentin. Les vitesses du courant de marée à la sortie de la baie ne dépassent pas $1,5 \text{ m.s}^{-1}$ (Le Gall et Larssonneur, 1972). La résultante de la courantologie générale de la Baie des Veys se caractérise par une circulation résiduelle des masses d'eau orientées vers l'ouest.

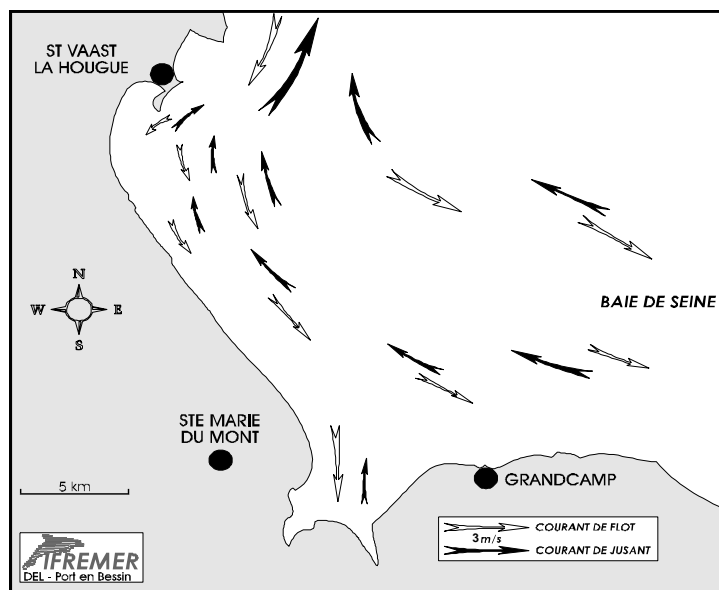


Figure 1-4: Orientation des courants de marée au large de la Baie des Veys au moment du flot et du jusant (d'après Le Gall et Larssonneur, 1972)

Les vents dominants rencontrés en Manche sont essentiellement de secteur ouest, la situation abritée de la Baie des Veys derrière la presqu'île du Cotentin la tient à l'abri de ces vents dominants. Cependant, son orientation nord-est l'expose directement aux vents hivernaux de secteur nord-est en provenance de la Manche centrale ou de la Mer du Nord. 50 % des vents rencontrés dans ce secteur ont une vitesse inférieure à $6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ et 12 % ont des vitesses maximales comprises entre 11 et $30 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$.

D'un point de vue hydrologique, Lecuyer (1986) a montré que seuls les vents d'est sont susceptibles d'améliorer l'état sanitaire en Baie des Veys en favorisant la sortie des eaux douces de la baie, les vents d'ouest ayant un effet néfaste puisqu'ils rabattent les eaux douces sur les parcs. En fond de baie il semble que la diffusion soit générale quel que soit le vent mais plus rapide pour des vents de secteur sud que de secteur nord.

Mais, bien que l'hydrodynamisme de la Baie de Seine soit bien connu, les conditions propres à la Baie des Veys ont été relativement peu étudiées.

3. Caractéristiques hydrobiologiques

Les données utilisées dans la partie traitant de la variabilité temporelle proviennent du Réseau Hydrologique Littoral Normand mis en place par l'Ifremer depuis 2001 (RHLN, Daniel, 2004). Ce réseau assure un suivi des principaux paramètres hydrobiologiques (i.e. sels nutritifs (NH_4 , NO_3 , PO_4 , SiO_2), chlorophylle *a*, Matières En

Suspension, Température, Salinité) pour un grand nombre de points situés sur le littoral bas-normand. Dans le secteur de la Baie des Veys, deux points sont suivis, le point Grandcamp situé au nord-est de la baie et le point Géfosse situé près de la zone des parcs ostréicoles. La fréquence de prélèvement est bi-mensuelle et l'échantillonnage est toujours réalisé au moment de la pleine mer. Les données présentées ici couvrent la période 2001-2006. Dans un souci de simplicité une analyse statistique de la variabilité temporelle des paramètres hydrologique a été réalisée à l'aide d'une représentation sous forme « boxplot ». Pour cela les données présentées ont été moyennées mensuellement. Ce type de représentation à l'avantage de mettre en évidence de manière relativement claire s'il existe ou non une variabilité des données tant à l'échelle saisonnière qu'à l'échelle inter-annuelle. Des mesures à haute fréquence (pas de temps d'acquisition de 10 minutes) de température et de salinité ont été réalisées à l'aide de sondes TPS placées sur la zone des parcs à huîtres. L'analyse de ces données permet d'inclure une échelle de variabilité temporelle à plus court terme (i.e. de l'ordre de l'heure).

Le seul jeu de données permettant d'étudier la variabilité spatiale en Baie des Veys provient de campagnes de mesures réalisées par l'université de Caen entre mai 2002 et octobre 2003 (Jouenne, 2005). Pour les paramètres hydrobiologiques, le protocole d'échantillonnage est le même que celui utilisé dans le cadre du RHLN.

La localisation géographique des points de suivi est indiquée sur la Figure 1-5.

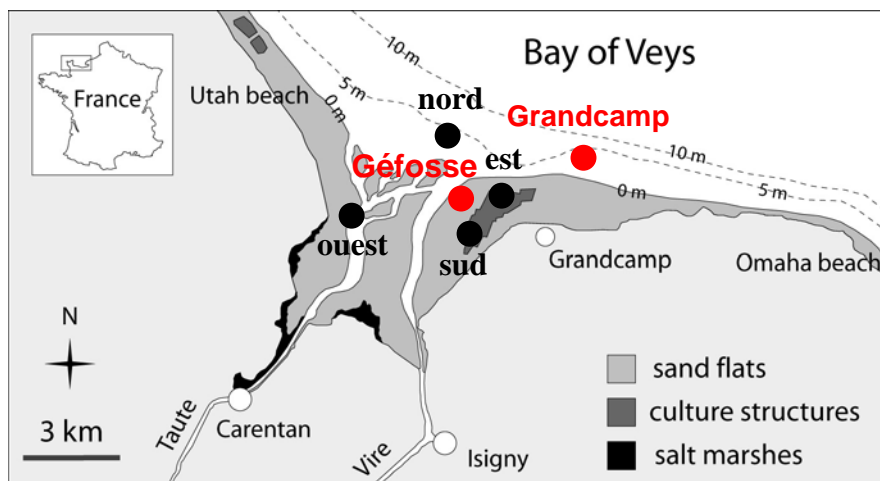


Figure 1-5 : Localisation des deux points de suivi du Réseau Hydrologique Littoral Normand (point rouge, Daniel, 2004) et des quatre points de suivi de l'université de Caen (point noir, Jouenne, 2005).

3.1. Variabilité temporelle

Température et salinité

Le signal de salinité mesuré à pleine mer aux stations Grandcamp et Géfosse présente peu de variabilité saisonnière. La salinité moyenne est de $33,3 \pm 0,8$. Les statistiques réalisées (Fig. 1-6a) indiquent une légère variabilité interannuelle, principalement en période hivernale où la salinité varie entre 32,5 et 33,5. Quelques valeurs extrêmes indiquant des phénomènes de dessalure sont occasionnellement observées (24,4 en janvier 2003 à Grandcamp). Ces dessalures ponctuelles peuvent s'expliquer par des épisodes de crue des rivières, courantes en période hivernale. Les variations saisonnières de la température de l'eau présentent une allure caractéristique des milieux tempérés (Fig. 1-6b) sans variations brutales de température ou présence de valeurs extrêmes. Les plus faibles températures sont observées en hiver avec en moyenne $7,8 \pm 1,2$ °C et les plus fortes sont observées en été avec en moyenne $18,3 \pm 1,1$ °C. Les variations saisonnières inter-annuelles sont très faibles, l'écart à la moyenne dépasse rarement ± 1 °C. Les figures 1-6c et d illustrent les variations temporelles à haute fréquence du signal de salinité et de température mesuré sur la zone des parcs (Ropert, Comm. Pers.). L'analyse de la salinité (Fig. 1-6c) montre la présence d'un schéma récurrent se reproduisant à chaque cycle de marée. Ainsi, de fortes amplitudes de dessalure sont observées lors de chaque marée avec des valeurs minimales comprises entre 10 et 15 et des valeurs maximales autour de 31,5 pour la période étudiée. Ce schéma se reproduit quelle que soit la période étudiée, seule l'amplitude de dessalure varie. Le signal de température présente aussi une variabilité assez forte à l'échelle journalière (Fig. 1-6d) avec des variations pouvant atteindre 2 °C. Contrairement à la salinité qui présentait un signal assez récurrent, les signaux de température observés d'un jour à l'autre sont très différents.

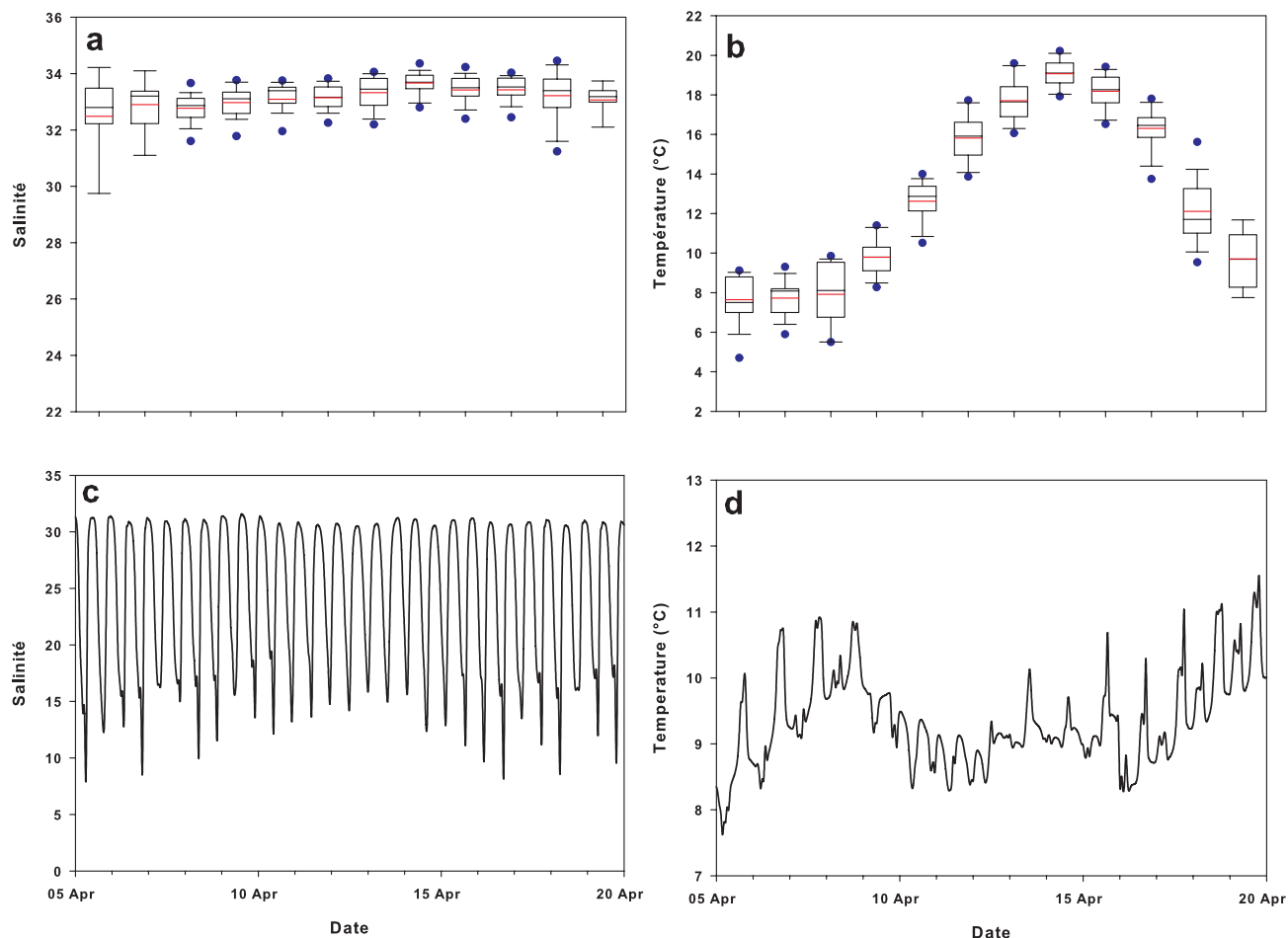


Figure 1-6 : Représentation statistique des valeurs mensuelles de salinité (a) et de température (b) mesurées dans le cadre du RHLN pour la période 2001 – 2006. Pour chaque « boxplot » la boîte noire représente les quartiles et le trait noir situé au centre la médiane. Les traits noirs à chaque extrémité représentent les centiles et les points bleus correspondent aux valeurs minimale et maximale. Le trait rouge représente la moyenne. Variations à haute fréquence (pas de temps d’acquisition de 10 minutes) du signal de salinité (c) et de température (d) mesuré à l’aide d’une sonde TPS placé dans la zone des parcs à huîtres (les périodes d’émersion ne sont pas représentées). La période présentée va du 5 avril 2000 au 20 avril 2000.

Sels nutritifs et producteurs primaires

Le phytoplancton marin constitue l’une des principales ressources trophiques des huîtres cultivées en Baie des Veys (Marín-Leal et al., 2008). Ainsi, la connaissance de la dynamique de ce compartiment situé à la base du réseau trophique de la Baie des Veys est essentielle à la mise en place d’un modèle écologique ayant pour objectif de comprendre les relations existant entre l’huître et son environnement.

La dynamique saisonnière de la chlorophylle *a* (indicateur de la biomasse phytoplanctonique) montre la présence récurrente de deux efflorescences (Fig. 1-7a). La première est la plus importante et se produit au printemps, entre avril et juin, alors que la seconde, plus limitée, a lieu en septembre. L'efflorescence printanière démarre lorsque la lumière devient moins limitante suite à l'allongement de la photopériode et à la diminution de la charge en matière en suspension dans la colonne d'eau (Fig. 1-7b). L'identification des flores phytoplanctoniques effectuée en parallèle des mesures de chlorophylle *a* montre que l'écosystème est largement dominé par le groupe des diatomées (Jouenne et al., 2007, Le Goff et al., 2007). Au cours du pic printanier de chlorophylle, des successions phytoplanctoniques sont observées avec des dominances respectives de plusieurs espèces. Ainsi la première efflorescence observée dans le courant du mois d'Avril est majoritairement composée des espèces *Thalassiosira sp.*, *Skeletonema costatum* et *Chaetoceros sp.*. La seconde efflorescence a lieu en mai et est essentiellement constituée d'espèces du genre *Rhizosolenia*. Cette seconde efflorescence est la plus importante, en effet les concentrations en chlorophylle peuvent atteindre 15 à 20 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ contre seulement 5 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ pour la première. D'une manière générale, ce schéma se reproduit toutes les années, avec les mêmes espèces dominantes, même si les compositions floristiques peuvent varier. Le déclin de l'efflorescence est causé par l'épuisement du silicate qui se produit généralement dans le courant du mois de mai, suivi environ 15 jours plus tard (Le Goff et al., 2007) par l'épuisement du nitrate (Fig. 1-7c et e). Au cours de cette dystrophie, l'apparition d'espèces considérées comme nuisibles, telles que *Phaeocystis* et *Pseudonitzschia*, est couramment observée (Daniel, 2004). La régénération de la silice biogénique commence dès le mois de juillet conduisant à une rapide augmentation des teneurs en silicate dans la colonne d'eau pour atteindre 15 μM à l'automne. Entre les mois de juillet et septembre le milieu est fortement limité par le nitrate (Fig. 1-8), empêchant ainsi un nouveau développement phytoplanctonique et favorisant l'accumulation du silicate régénéré. La régénération de l'ammonium débute fin juillet – début août, provoquant une petite efflorescence automnale composée essentiellement de diatomées et de nanoplancton (Daniel, 2004). Les concentrations en ammonium sont plus élevées en automne (*ca.* 3 μM) qu'en hiver (*ca.* 1 μM) traduisant une importante reminéralisation bactérienne. La régénération du nitrate n'est effective qu'à

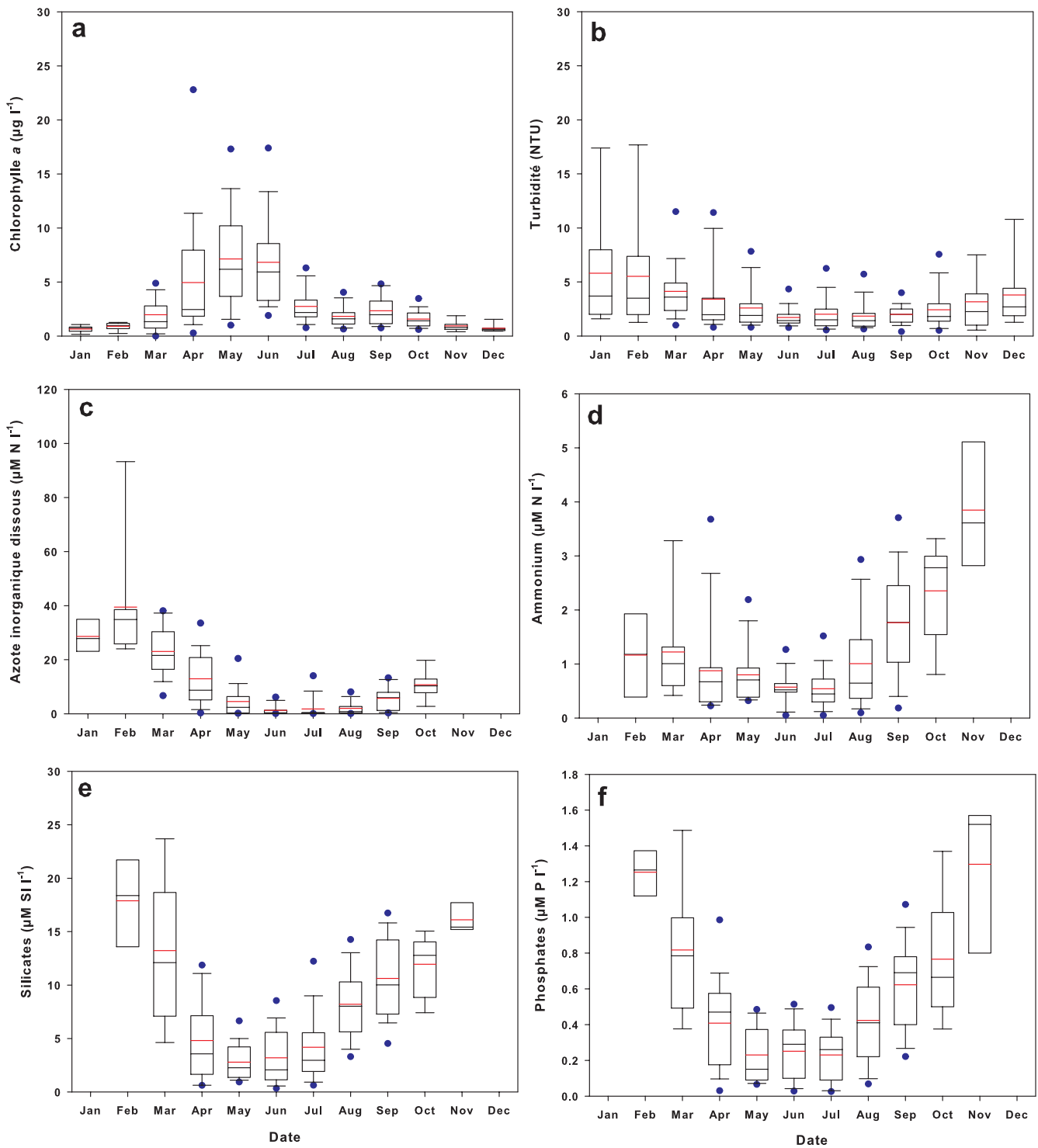


Figure 1-7: Représentation statistique des valeurs mensuelles de chlorophylle *a* (a), de turbidité (b), d'azote inorganique dissous (DIN = $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$) (c), d'ammonium (d), de silicate (e) et de phosphate (f) mesurées dans le cadre du RHLN pour la période 2001 – 2006. Pour chaque « boxplot » la boîte noire représente les quartiles et le trait noir situé au centre la médiane. Les traits noirs à chaque extrémité représentent les centiles et les points bleus correspondent aux valeurs minimale et maximale. Le trait rouge représente la moyenne.

partir de début septembre. En Baie des Veys, le phosphate n'est jamais un élément limitant la croissance du phytoplancton (Daniel, 2004, Jouenne et al., 2007).

Les statistiques descriptives réalisées indiquent une forte variabilité interannuelle du signal de chlorophylle *a* au moment de l'efflorescence printanière. En effet, même si les plus fortes concentrations sont généralement observées en mai, des pics de chlorophylle *a* dépassant les 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$ ont été mesurés en avril et en juin. En ce qui concerne les sels nutritifs, de fortes variations inter-annuelles sont observées quelle que soit la saison. Cependant, la variabilité est quand même la plus marquée en automne et en hiver.

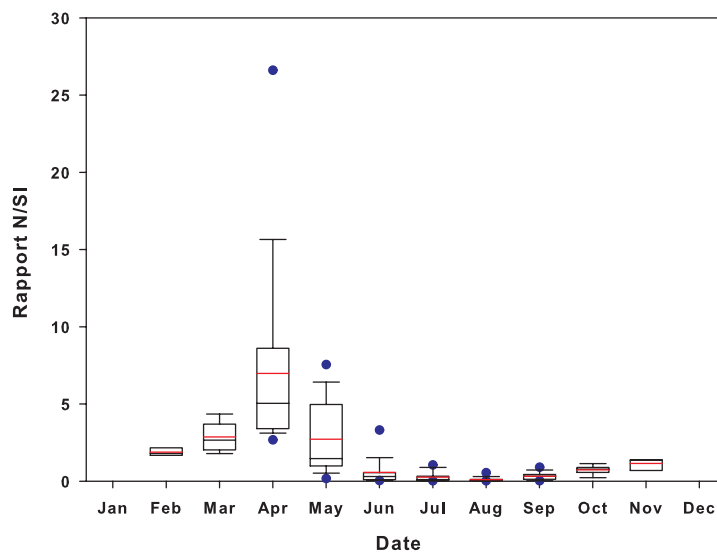


Figure 1-8: Représentation statistique des valeurs mensuelles du rapport N/Si mesurées dans le cadre du RHLN pour la période 2001 – 2006. Pour chaque « boxplot » la boîte noire représente les quartiles et le trait noir situé au centre la médiane. Les traits noirs à chaque extrémité représentent les centiles et les points bleus correspondent aux valeurs minimale et maximale. Le trait rouge représente la moyenne.

3.2. Variabilité spatiale

Du point de vue spatial, il existe peu de données permettant d'appréhender la variabilité des paramètres hydrobiologiques en Baie des Veys. Les principales données disponibles proviennent d'un suivi réalisé sur quatre points de la baie (Fig. 1-5) entre mai 2002 et octobre 2003 avec une fréquence d'échantillonnage bi-mensuelle (Jouenne, 2005).

Les résultats obtenus n'ont pas mis en évidence de variabilité spatiale de la température.

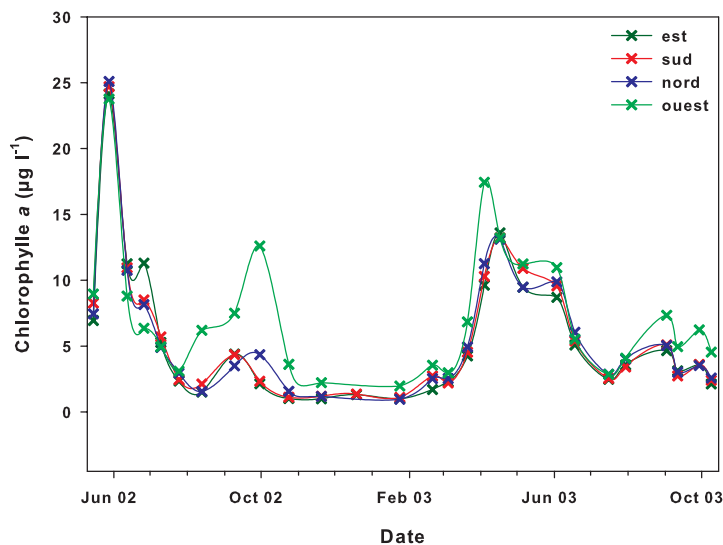


Figure 1-9 : Variabilité spatiale de la concentration en chlorophylle *a* pour les quatre stations situées en Baie des Veys. La localisation des points de suivi est présentée sur la figure 1-5. La période d'échantillonnage s'étend de mai 2002 à octobre 2003 avec une fréquence bi-mensuelle.

Des variations spatiales du signal de chlorophylle *a* sont observées principalement entre le point situé à l'ouest de la baie et les autres points (Fig. 1-9). Au moment des efflorescences automnales de 2002 et 2003 et de celle du printemps 2003, le point ouest présente des concentrations en chlorophylle *a* nettement supérieures aux autres points. Pour les autres paramètres (MES et sels nutritifs), des variations spatiales sont observées essentiellement au cours de l'automne et de l'hiver 2002, lors des périodes de forts apports par les rivières (données non présentées).

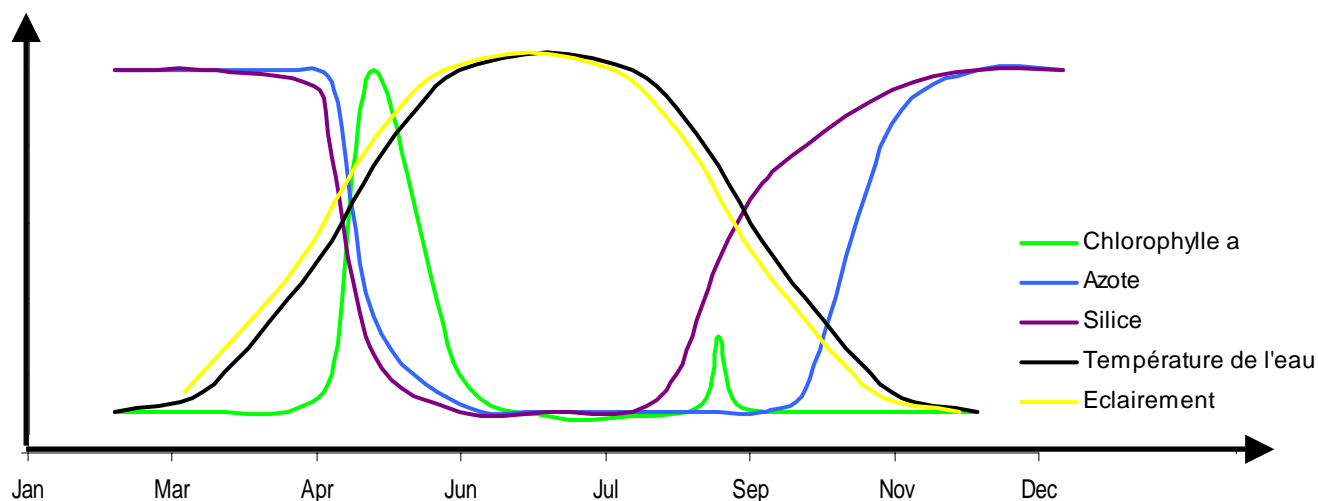


Figure 1-10 : Représentation schématique du cycle hydrobiologique de la Baie des Veys.

4. Structure morphosédimentaire

La Baie des Veys présente une zone intertidale de 37 km² (Sylvand, 1995) caractérisée par un double système de chenaux partageant cette zone en trois secteurs (Fig. 1-11) :

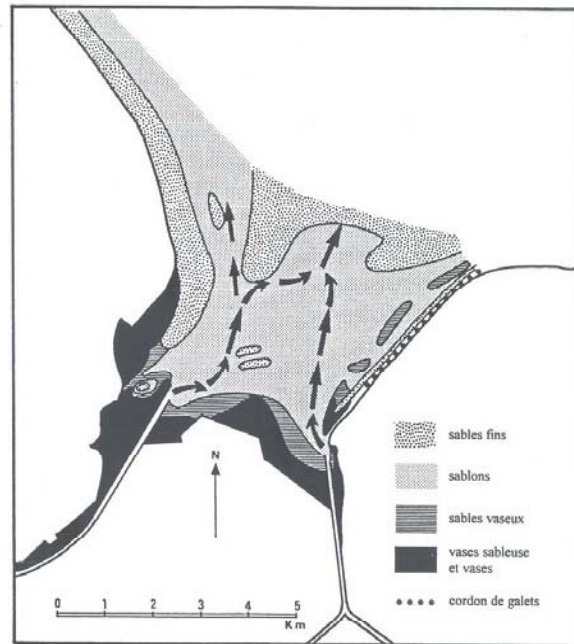


Figure 1-11 : Répartition des dépôts en Baie des Veys en 1992 (Sylvand, 1995).

- ✓ Le flanc ouest est bordé par un couloir de transport (barres de déferlement) qui prolonge la plage d'Utah Beach (est Cotentin). Cette zone est caractérisée par la présence de deux bancs sédimentaires, le banc de la Madeleine au nord et le banc du grand Vey au sud. Ce dernier est une slikke estuarienne sablonneuse plus ou moins envasée limitée vers l'est par le chenal de Carentan.
- ✓ La zone centrale, limitée au sud par la Pointe de Brévands s'étend vers le nord entre les chenaux de Carentan et d'Isigny. Le fond de baie est occupé par des vasières colonisées par un schorre en extension. Au nord de celui-ci s'étend une vaste slikke sablonneuse (banc de la Ravine) enserrée par les passes de Carentan à l'ouest et d'Isigny à l'est.

- ✓ Le flanc est, bordé le long du trait de côte par un cordon de galets, est de nature sablonneuse dans sa partie sud et centrale (banc de la Rouelle). Il est isolé au sud et à l'ouest par le chenal d'Isigny et se prolonge vers le nord-est par un vaste platier rocheux calcaire, les Roches de Grandcamp. C'est sur ce secteur que s'est développé l'essentiel de l'activité conchylicole de la Baie des Veys depuis le milieu des années 1960 (Kopp et al., 1991) (Fig.1-11).

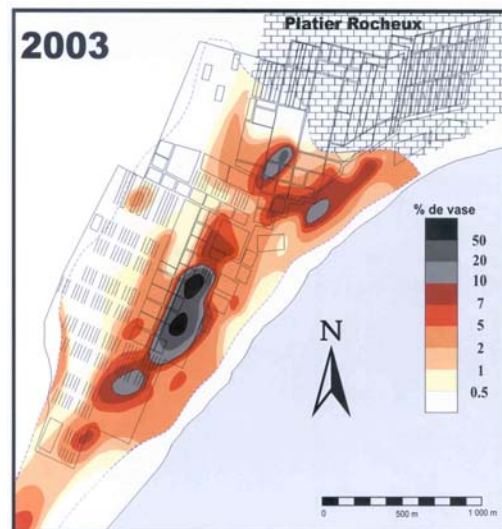


Figure 1-12 : Types sédimentaires cartographiés en 2003 sur la zone des parcs à huîtres, exprimés en pourcentage de vase fine.

Sur la zone des parcs à huîtres, les sédiments les plus fins se répartissent essentiellement dans le secteur situé au plus près de la côte (Fig. 1-12). Dans la partie nord de la zone se trouve le platier rocheux, qui est essentiellement recouvert de sables grossiers contenant relativement peu de vase (< 0,5 %). De la même manière, la partie ouest des parcs qui longe le chenal d'Isigny ne contient quasiment pas de particules fines. Dans le reste de la zone des parcs à huîtres, les sédiments contiennent plus de vases, bien que le niveau reste relativement faible (< 10 %) dans la grande majorité des secteurs. Seule dans la partie sud-est une zone restreinte contenant plus de particules fines est observée (de 20 à plus de 50 %). Cette zone présente une accumulation préférentielle de particules fines laissant augurer des conditions hydrodynamiques différentes dans ce secteur. En effet, la répartition des sédiments dans une zone est en grande partie conditionnée par l'hydrodynamisme de celle-ci. Les zones calmes et protégées, milieux de faible énergie,

permettent le dépôt de particules fines, alors que les milieux de plus forte énergie n'autorisent que le dépôt de particules plus grossières.

L'état des lieux des connaissances effectué dans ce chapitre soulève un certain nombre de questions sur le fonctionnement de cet écosystème et les interactions existant entre les différents compartiments, notamment entre les producteurs primaires (i.e. phytoplancton) et les huîtres cultivées :

- ✓ *Quelle est l'origine de la variabilité inter-annuelle dans les stocks de phytoplancton et de sels nutritifs ?*
- ✓ *Quelle est la part respective des apports terrigènes et océaniques ?*
- ✓ *Quelle est l'influence de la variabilité inter-annuelle des conditions hydrobiologiques sur la physiologie de l'huître ?*
- ✓ *Quelle est l'influence des filtreurs cultivés sur la dynamique de l'écosystème (i.e. phytoplancton et sels nutritifs) ?*

Du point de vu spatial, cette synthèse a mis en évidence que les informations disponibles sur le fonctionnement hydrodynamique de la Baie des Veys sont relativement limitées. Cette connaissance est cependant essentielle à la compréhension de la structuration spatiale des variables organiques et inorganiques dissoutes et particulaires qui sont transportées dans la colonne d'eau ou à la compréhension du fonctionnement du système (productivité du phytoplancton, répartition spatiale de la ressource trophique pour les huîtres...).

- ✓ *Les différences de couverture sédimentaire à l'échelle des parcs à huîtres traduisent-elles l'existence d'une variabilité spatiale des conditions hydrodynamiques ?*
- ✓ *Quelle est l'origine des différences de concentrations en chlorophylle a observées entre les parties est et ouest de la baie ? Existe-t-il une influence des filtreurs en élevage ?*

De plus, cette synthèse met en évidence l'importance de définir les échelles caractéristiques du système. En effet, la plupart des données disponibles proviennent de mesures à basse fréquence (bi-mensuelle) réalisées seulement à pleine mer. Or, il est bien établi que de nombreux processus, comme la production primaire par exemple, présentent une variabilité à plus court terme (de l'ordre de l'heure). La comparaison des signaux de salinité et de température mesurés à haute et à basse fréquence dans la baie a mis en évidence que les mesures à basse fréquence réalisées seulement au moment de la pleine mer ne

permettaient pas d'appréhender la forte variabilité existant à l'échelle du cycle de marée, et que celle-ci nécessite l'acquisition de mesures à haute fréquence. De ce fait, est-il pertinent d'interpréter les différences spatiales observées en se basant essentiellement sur des données à basse fréquence. Ainsi, sans l'utilisation d'un outil adapté à ces différentes échelles de variabilité il ne semble pas possible de savoir si ces observations traduisent le fonctionnement du système ou une mauvaise identification des échelles d'analyses.

Dans ce contexte il est nécessaire de développer des outils présentant des échelles de résolution spatiale et temporelle adaptées à la variabilité du milieu et des processus étudiés. Dans un premier temps l'analyse de la variabilité temporelle à basse fréquence (de l'échelle saisonnière à l'échelle inter-annuelle) a été effectuée avec un modèle à zéro dimension, c'est-à-dire sans discrétisation spatiale. Ce modèle lisse la variabilité spatiale permettant ainsi d'étudier la réponse moyenne de l'écosystème à des variations des facteurs environnementaux. Dans un deuxième temps, un modèle hydrodynamique spatialisé a été mis en place afin d'intégrer la variabilité des processus à haute fréquence et d'étudier s'il existe une hétérogénéité spatiale dans les structures non seulement à l'échelle de la baie, mais aussi à l'échelle des parcs ostréicoles.

Chapitre 2

Structure et fonctionnement des bassins versants

La Baie des Veys est un écosystème estuarien soumis non seulement aux apports terrigènes provenant des différentes rivières débouchant en baie mais aussi à l'influence des apports océaniques de la Baie de Seine. La connaissance de la structure et du fonctionnement des bassins versants est essentielle à la compréhension du fonctionnement interne de la baie, comme cela a été mis en évidence dans le chapitre précédent. De plus, la mise en place d'un modèle biogéochimique dans une zone sous influence estuarienne nécessite d'avoir une connaissance suffisante du fonctionnement des bassins versants qui constituent l'un des forçages principaux du système non seulement en termes d'apports d'eau douce mais aussi en termes d'apports en sels nutritifs et en matière organique et inorganique.

1. Structure des bassins versants

La Baie des Veys forme avec les marais du Cotentin et du Bessin un vaste et remarquable éco-complexe constituant le Parc Naturel Régional des Marais du Cotentin et du Bessin (PNRMCB). Le bassin versant constitué d'un réseau hydrographique dense s'étend sur près de 3500 km². Il parcourt et entretient une surface importante de zones humides qui forment des digitations rayonnant autour de la baie (Fig. 2-1).

L'hydrologie du bassin versant de la Baie des Veys se résume par les apports de 4 rivières principales : l'Aure, la Vire, la Douve et la Taute, qui assurent environ 96 % des apports d'eau douce en baie (Anonyme, 2000).

D'une manière générale, les bassins versants des rivières débouchant en baie présentent des altitudes modérées (inférieures à 120 m), à l'exception de la région de la Vire où elles atteignent 360 m. Le bassin amont de la Douve présente également une zone élevée (177 m) mais moins étendue. En revanche, l'aval des 4 bassins versants présente des zones de polders et de marais caractérisées par de très faibles altitudes. Des portes-à-flots (*i.e.* système de portes automatiques se refermant à marée montante pour empêcher l'intrusion des eaux marines dans les marais et s'ouvrant à basse mer pour laisser s'écouler la rivière), situées aux exutoires des 4 rivières, protègent ces marais des invasions marines.

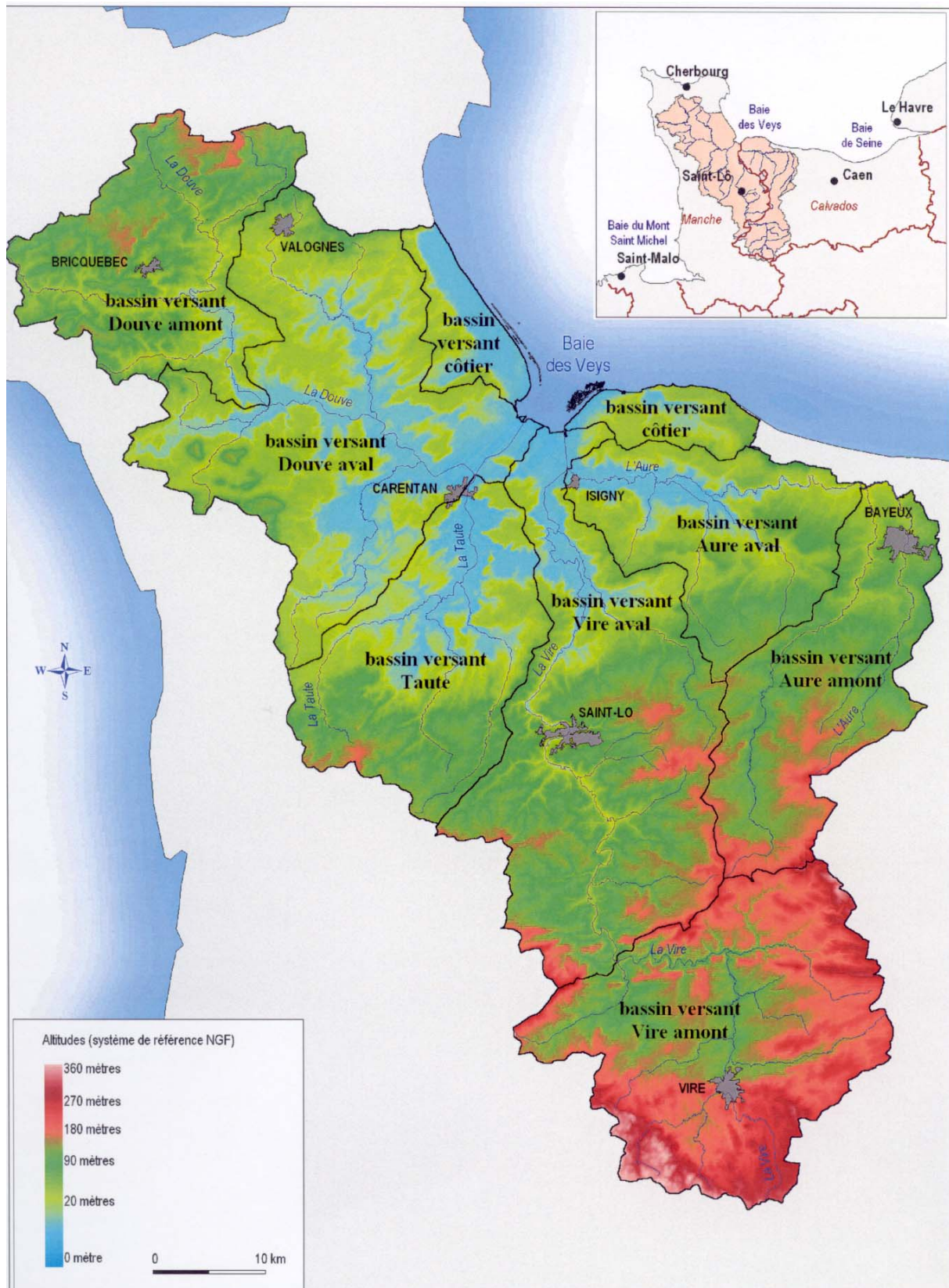


Figure 2-1 : Situation géographique des bassins versants des 4 principales rivières débouchant en Baie des Veys : l'Aure, la Vire, la Douve et la Taute (La Baie des Veys et ses bassins versants, Atlas, DIREN Basse-Normandie et agence de l'eau Seine-Normandie).

Chapitre 2 : Structure et fonctionnement des bassins versants

Le bassin versant de la Baie des Veys peut-être séparé en deux sous-bassins de taille sensiblement égale : le bassin versant est (Aure et Vire) et le bassin versant ouest (Douve et Taute) (Tableau 1).

Tableau 2-1 : Caractéristiques des bassins versants de la Baie des Veys (DIREN Basse-Normandie).

Rivières	Longueur (km)	Dénivelé (m)	Surface (km ²)	Rapport surface bassin versant / total (%)	Débit moyen (m ³ s ⁻¹)	Débit d'étiage (m ³ s ⁻¹)	Débit de crue (m ³ s ⁻¹)
Aure	30	120	705	10,5	11,0	0,4	40 à 50
Vire	125	360	1276	40,8	19,0	0,8	150 à 300
Versant est			1945	51,3			
Douve	72,4	177	1075	35,3	16,5	0,7	60 à 80
Taute	38	104	407	13,4	6,3	0,3	50 à 60
Versant ouest			1477	48,7			
Total			3422	100 %			

Le bassin versant de l'Aure se divise en deux parties, le bassin amont (Aure supérieure et Drôme) qui présente une surface d'environ 382 km² et le bassin aval (Aure inférieure) qui présente une surface d'environ 323 km².

L'Aure possède un système hydrologique relativement complexe. Sa particularité est de se perdre au niveau de la fosse Soucy (est de la baie) où se développe un système karstique évacuant jusqu'à 9 m³.s⁻¹ (Godefroy et Etourneau, 1994) qui sont rejetés en mer aux environs de Port-en-Bessin. Ainsi, le bassin de l'Aure supérieure est dissocié du bassin aval (Aure inférieure) durant la majeure partie de l'année. Ils ne sont connectés qu'en période de hautes eaux par débordement des pertes (Caplet, Comm. pers.).

C'est pourquoi, seul le bassin aval doit être pris en considération pour caractériser les apports d'eau douce en Baie des Veys.

La Vire, avec un bassin versant d'environ 1276 km², est la principale rivière débouchant en Baie des Veys. Elle prend sa source à une altitude d'environ 360 m dans des roches granitiques. La partie aval de la Vire qui va jusqu'au confluent avec l'Aure

traverse les marais du Bessin. Le temps de transfert de la source à l'embouchure est d'environ 18 heures en temps de crue. Son débit spécifique d'environ $14 \text{ l.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ rend compte de terrains relativement imperméables qui restituent une grande partie de l'eau à l'exutoire.

La Douve est le deuxième apport d'eau douce en Baie des Veys. Elle draine un bassin versant d'environ 1075 km^2 , alternant formations sédimentaires et roches du socle primaire.

La Taute est une rivière qui draine un petit bassin versant d'environ 407 km^2 .

Dans leur partie amont ces deux rivières s'écoulent rapidement et sont de type torrentiel.

Puis, leur cours devient plus lent et est de type fluvial dans les marais du Cotentin.

Les nappes de l'isthme du Cotentin sont localisées en majeure partie sous les bassins versants de la Taute et de la Douve.

Le couple Aure/Vire arrive en Baie des Veys par le chenal d'Isigny-sur-mer qui se trouve à une altitude inférieure au zéro des cartes marines, et qui vient déverser ses eaux assez loin en baie. Les eaux du couple Taute/Douve sont canalisées par le chenal de Carentan, qui adopte une forme deltaïque dans le sud-ouest de la baie.

L'existence de marais à l'est comme à l'ouest et la poldérisation d'une partie de l'estuaire sont des caractéristiques importantes de ce bassin versant. Elles induisent la présence d'un grand nombre de petits canaux rattachés à des cours d'eau plus importants qui se jettent dans les chenaux ou directement en baie. Bien que les débits concernant l'ensemble de ces apports ne soient pas identifiés, la proximité de la zone d'estran et les surfaces agricoles ou de marais qu'ils drainent en font potentiellement des éléments influant sur la qualité de la baie.

2. Apports d'eau douce

Sur les 4 rivières principales débouchant en baie, la Vire est celle qui draine le plus grand bassin versant (Tableau 2-1).

Depuis 1993, l'agence DIREN de Basse-Normandie (Direction Régionale de l'Environnement) réalise un suivi journalier des débits de la Vire. En ce qui concerne les trois autres rivières, il existe très peu de mesures des débits. Ces données n'étant pas suffisantes pour reconstituer des chroniques de débits, ceux-ci ont été extrapolés à partir des données journalières de la Vire et du rapport de la surface de leurs bassins versants respectifs.

$$Q_i = Q_{\text{vire}} * \frac{S_i}{S_{\text{vire}}}$$

i représentant la rivière pour laquelle le débit est estimé : Douve, Taute et Aure.

Dans le cas particulier de l'Aure, seule la surface du bassin versant de l'Aure inférieure a été considérée dans la reconstitution. Cependant, aux périodes où le débit de l'Aure supérieure a dépassé $9 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ aux fosses Soucy, l'excédent d'eau se déversant dans l'Aure inférieure a été pris en compte.

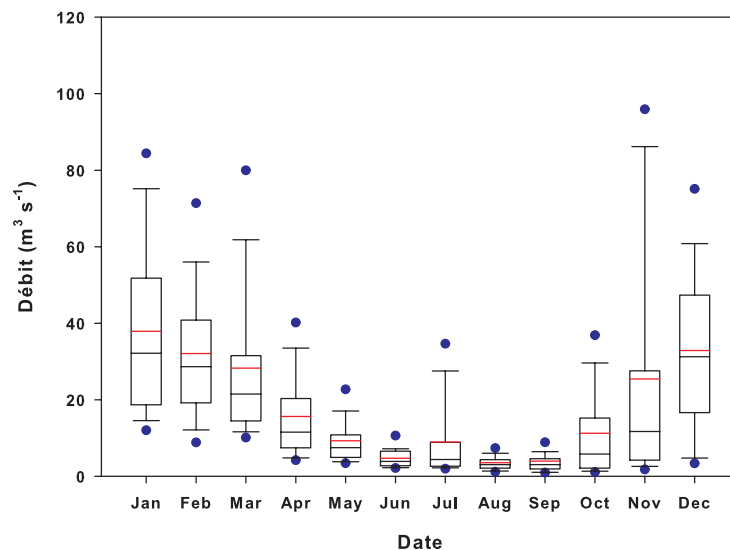


Figure 2-2 : Représentation en boxplot des valeurs mensuelles des débits de la Vire pour la période 2001 – 2006.

La variabilité saisonnière des débits de la Vire (Fig. 2-2) montre que la période de forts apports d'eau douce s'étend de novembre à mars. A cette période, une variabilité inter-annuelle assez forte est observée avec des pics en période de crue pouvant dépasser les $100 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. A l'inverse, entre mai et septembre les apports d'eau douce sont relativement faibles (ca. $5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en moyenne) et présentent une faible variabilité inter-annuelle.

3. Apports terrigènes

Il existe un grand nombre de stations de mesures situées à différents niveaux des bassins versants des quatre rivières se jetant dans la Baie des Veys. Ces stations de mesures ont été mises en place par l'Agence de l'Eau Seine-Normandie dans le cadre du Réseau National de Bassin (<http://www.eau-seine-normandie.fr/>). Les paramètres suivis ainsi que les périodes échantillonnées et les fréquences de mesures sont très variables d'une station à l'autre. Pour chaque rivière, les mesures présentées proviennent de la station du bassin versant située au plus près de l'embouchure et pour laquelle les périodes de suivi ainsi que les paramètres échantillonnés correspondaient aux besoins de notre étude.

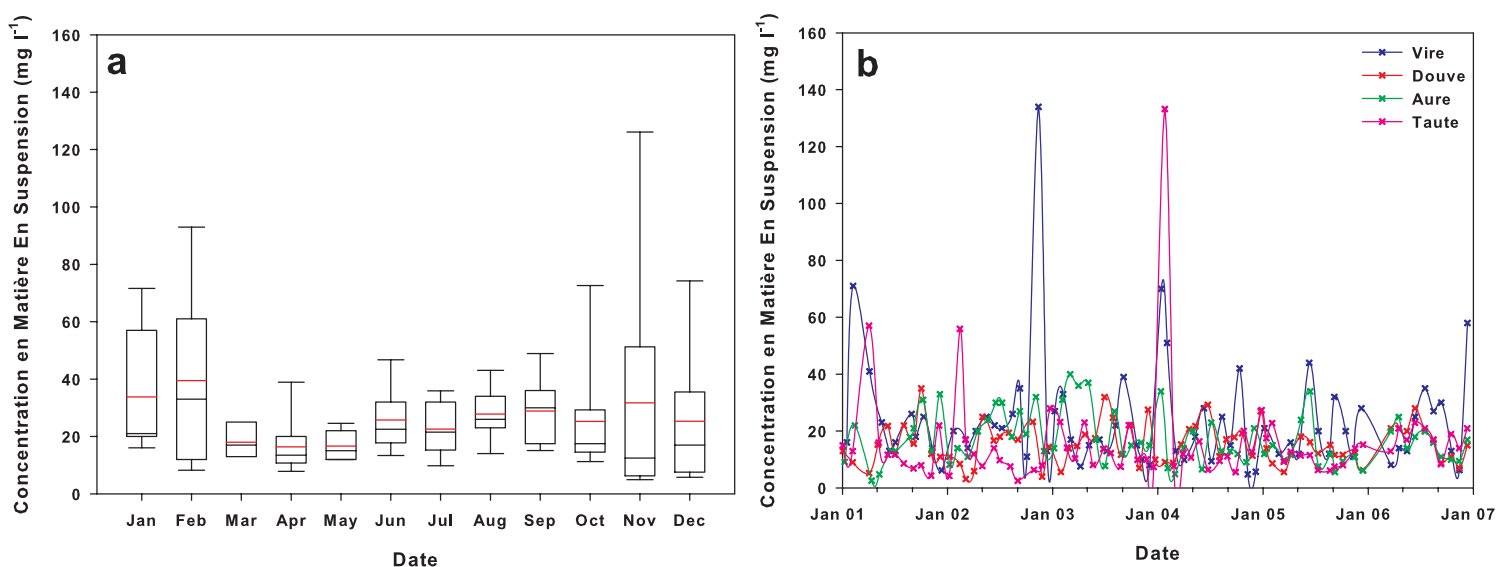


Figure 2-3 : Représentation en boxplot des valeurs mensuelles des teneurs en Matière En Suspension de la Vire pour la période 2001 – 2006 (a). Variations temporelles des teneurs en Matière En Suspension (b) entre 2001 et 2006 pour les quatre rivières se jetant dans la Baie des Veys.

Les variations temporelles des teneurs en Matière En Suspension (MES) sont comparables entre les quatre rivières (Fig. 2-3b). D'une manière générale, celles-ci varient entre 5 et 30 mg l⁻¹, bien que quelques mesures exceptionnelles allant jusqu'à plus de 100 mg l⁻¹ aient été observées en période hivernale. Les boxplots réalisés pour la Vire (Fig. 2-3a) confirment l'absence de schéma saisonnier marqué. Cependant, ils indiquent aussi une variabilité interannuelle assez forte en période hivernale.

Le modèle écologique de la Baie des Veys nécessitera la fourniture des flux terrigènes d'azote et de silicium, puisque ce sont les éléments limitant la croissance phytoplanctonique en Baie des Veys (cf chapitre 1-3).

Le cycle de l'azote est représenté par trois variables : l'azote inorganique dissous (DIN = nitrate + nitrite), l'ammonium et l'azote organique particulaire.

Les variations temporelles de l'azote inorganique dissous mesurées entre janvier 2001 et décembre 2006 montrent l'existence de schémas similaires entre les quatre rivières (Fig. 2-4b) pour lesquelles les concentrations maximales sont mesurées en hiver alors que les concentrations minimales sont mesurées en été. Cependant, bien que l'allure des variations temporelles soit comparable, leur amplitude est très différente selon les rivières. La Vire et l'Aure, qui sont situées toutes deux dans la partie est du bassin versant de la baie, présentent les plus grandes amplitudes de variations avec des concentrations comprises entre 50 et 500 $\mu\text{M N l}^{-1}$, alors, que la Douve et la Taute situées dans la partie ouest du bassin versant présentent des domaines de variation plus étroits, compris entre 100 et 300 $\mu\text{M N l}^{-1}$.

Ainsi, les variations temporelles d'azote inorganique dissous traduisent un schéma saisonnier très marqué et récurrent toutes les années, avec des concentrations maximales en début de printemps et minimales en fin d'été. Ce schéma pourrait être lié aux pratiques agricoles du secteur (i.e. en relation avec les périodes d'épandages par exemple). Contrairement, à l'azote inorganique dissous, le signal temporel de l'ammonium ne présente pas de structure saisonnière clairement identifiable (Fig. 2-4d). D'une manière générale, l'Aure et la Douve présentent des concentrations supérieures à la Vire et la Taute avec des moyennes d'environ $9 \pm 7,5 \mu\text{M N l}^{-1}$ et $6 \pm 4,5 \mu\text{M N l}^{-1}$ respectivement. L'importance des écart-types indique une forte variabilité des concentrations en ammonium. Cependant, la gamme de variation des concentrations en ammonium dans les rivières reste faible en comparaison de celle de l'azote inorganique dissous, qui présente des concentrations dix fois plus importantes. Les variations temporelles de l'azote organique particulaire sont comparables entre les quatre rivières et sont comprises entre 40 et 150 $\mu\text{M N l}^{-1}$ (Fig. 2-4f).

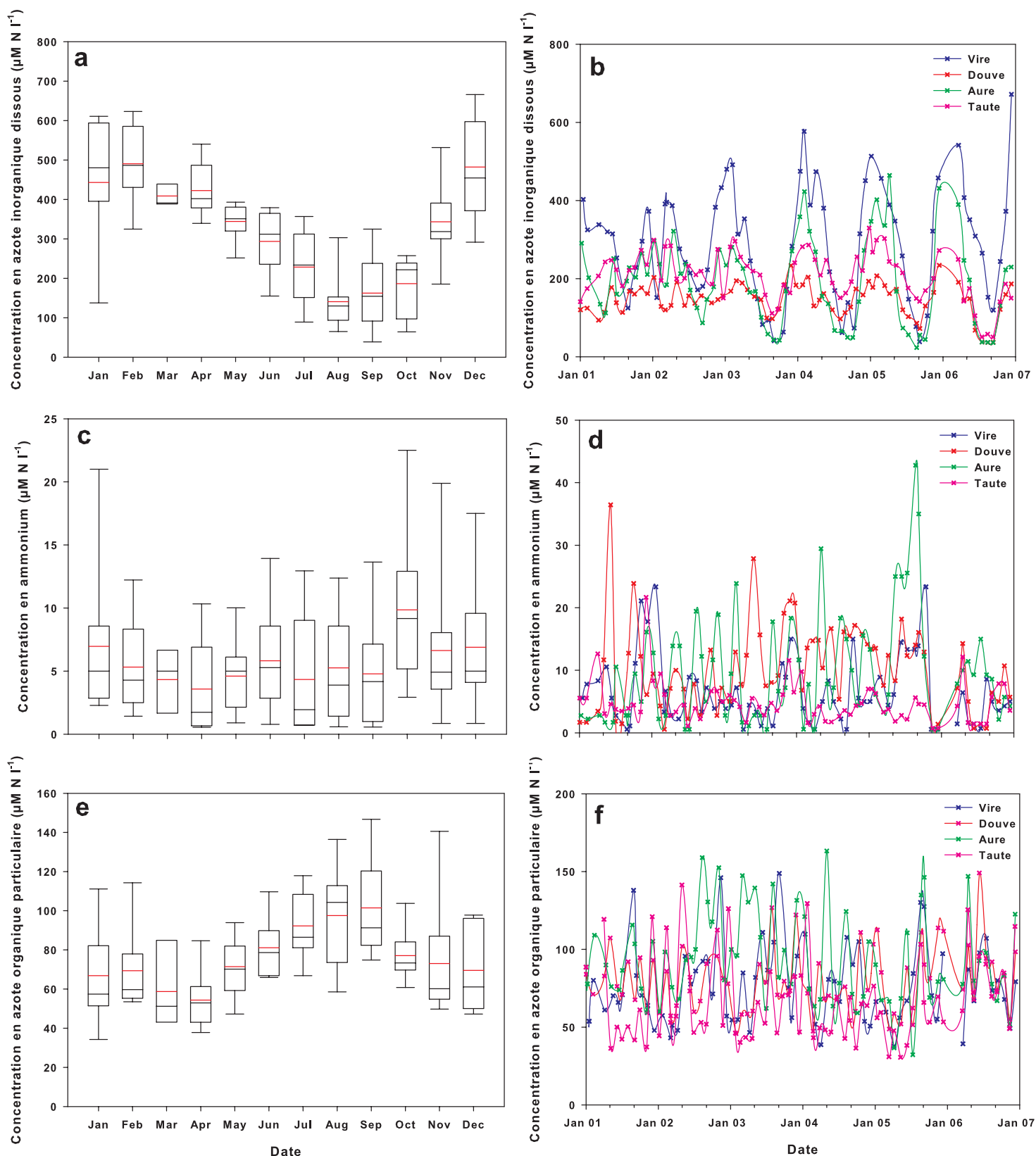


Figure 2-4 : Représentation statistique des valeurs mensuelles des concentrations en azote inorganique dissous (a), en ammonium (c) et en azote organique particulaire (e) de la Vire pour la période 2001 – 2006. Variations temporelles des concentrations en azote inorganique dissous (b), en ammonium (d) et en azote organique particulaire (f) entre janvier 2001 et décembre 2006 pour les quatre rivières se jetant dans la Baie des Veys (Source Agence de l'eau Seine-Normandie).

Les statistiques présentées sur les figures 2-4a, c et e illustrent respectivement la variabilité mensuelle de l'azote inorganique dissous, de l'ammonium et de l'azote organique particulaire pour la période 2001 – 2006. Seules les données concernant la Vire sont présentées à titre d'exemple. Dans l'ensemble les résultats indiquent l'existence d'une variabilité inter-annuelle dans les concentrations, quelles que soient la variable et la période étudiées. Le cycle de la silice est représenté par deux variables : le silicate et la silice organique particulaire. Il n'existe aucune mesure de silice organique particulaire pour les rivières de la Baie des Veys. Le silicate est aussi un paramètre peu mesuré. Il n'existe des données que pour la Vire et l'Aure, dont la fréquence et les périodes d'échantillonnages sont très faibles. Du fait de ce manque de données, des mesures ont été réalisées dans le cadre de cette thèse entre mars 2006 et mars 2007. Plusieurs variables ont été mesurées (DIN, ammonium, azote particulaire, silicate, MES) dans les quatre rivières selon une fréquence hebdomadaire. Guillaud et Bouriel (2007) ont publié une étude sur les relations existant entre le débit des rivières et les concentrations en nitrate dans 25 rivières bretonnes. En se basant sur les méthodes utilisées dans cette étude et sur les données acquises au cours de la thèse nous avons cherché à établir des relations permettant de reconstituer les données manquantes. La meilleure relation a été obtenue entre les débits de la Vire et les concentrations en silicate mesurées dans cette même rivière (Fig. 2-5b). Celle-ci met en évidence des variations assez fortes dans les concentrations mesurées (de 50 à 200 $\mu\text{M Si l}^{-1}$) pour des débits inférieurs à 10 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$. Au-delà de cette valeur les concentrations restent assez constantes et sont comprises entre 150 et 200 $\mu\text{M Si l}^{-1}$. Les données reconstituées à partir de cette relation sont présentées sur la figure 2-5a. Comme cela a été mis en évidence par la relation établie entre débits et concentrations, les données reconstituées reproduisent de manière satisfaisante les variations de concentration entre 150 et 200 $\mu\text{M Si l}^{-1}$; par contre, les mesures situées en-dehors de cette gamme ne sont pas reproduites. Cependant, la majeure partie du signal étant située entre ces deux valeurs, nous avons considéré que la reconstitution des données était suffisamment pertinente.

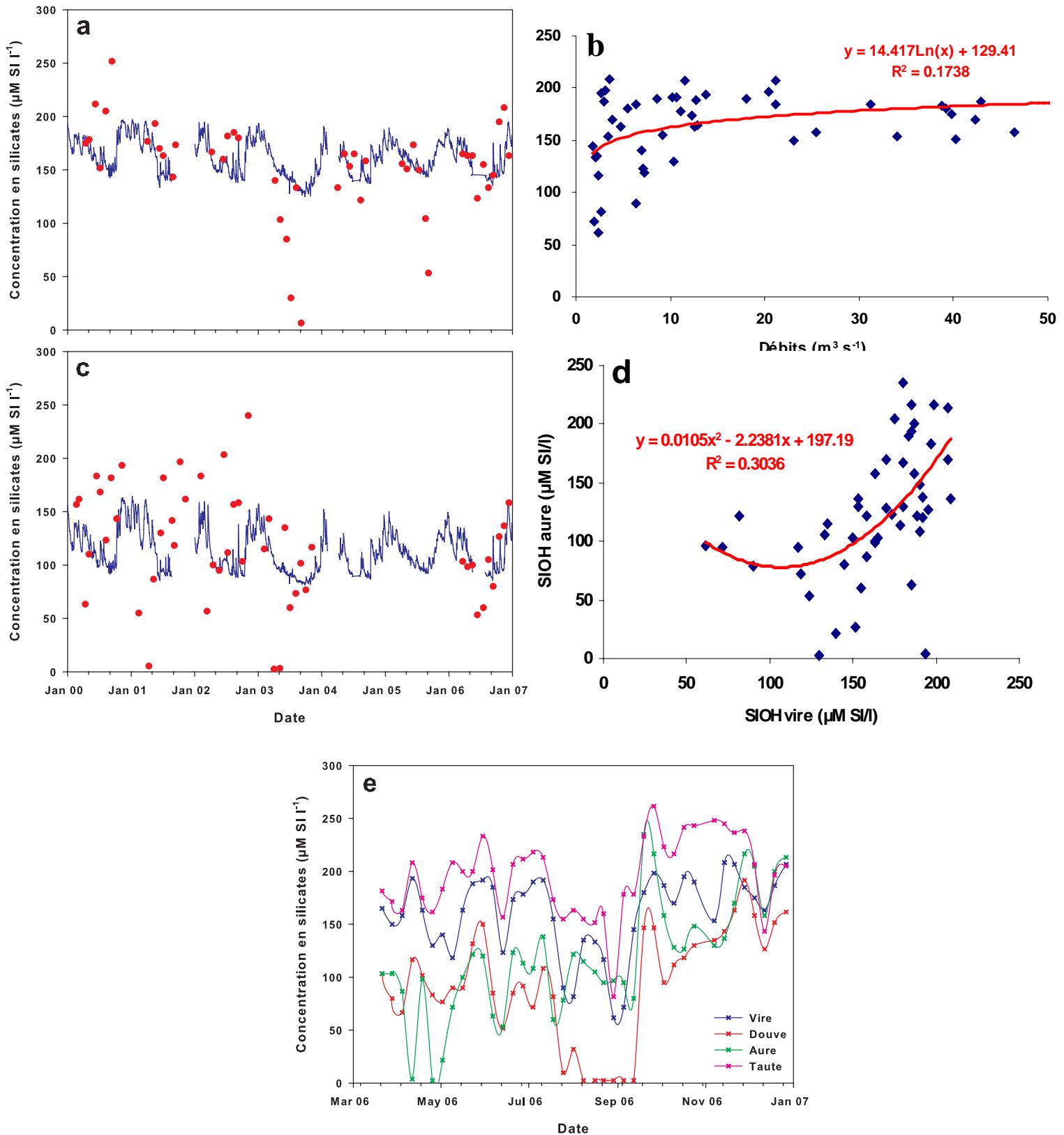


Figure 2-5 : Comparaison des variations temporelles des concentrations en silicate reconstituées pour la Vire (a) et l'Aure (c) au cours de la période 2001 – 2006 (courbe bleue), avec les données disponibles (points rouges). Relation entre les débits et les concentrations en silicate de la Vire (b) et entre les concentrations en silicate de la Vire et de l'Aure (d) utilisées pour reconstituer les séries manquantes. (e) Variations temporelles des mesures en silicate réalisées dans les quatre rivières au cours de l'année 2006.

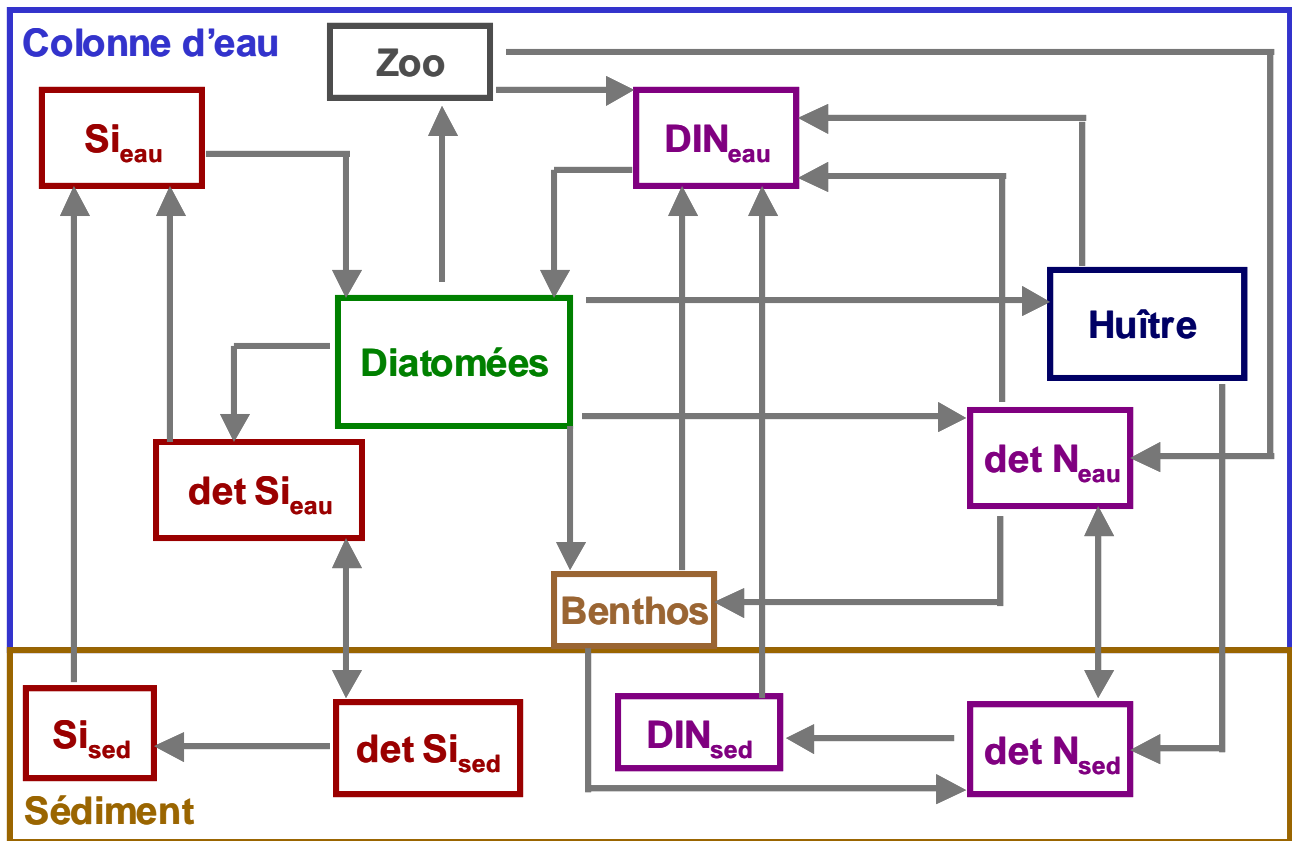
Pour les trois autres rivières, aucune relation satisfaisante n'a pu être établie avec les débits. Ainsi, nous avons regardé s'il existait des relations cohérentes entre les mesures effectuées dans les différentes rivières. Une relation polynomiale a pu être établie entre les concentrations mesurées dans la Vire et dans l'Aure (Fig. 2-5d). La reconstitution des données à partir de cette régression permet de reproduire le signal moyen (entre 90 et 160 $\mu\text{M SI l}^{-1}$), mais elle ne prend pas en compte les valeurs fortes et faibles (Fig. 2-5c). Bien que les quelques mesures disponibles pour l'Aure indiquent une très forte dispersion des données, les variations temporelles obtenues dans le cadre du suivi réalisé au cours de la thèse (Fig. 2-5e) montrent que le signal moyen reste compris entre 100 et 150 $\mu\text{M SI l}^{-1}$. Ainsi, les données reconstituées semblent suffisamment cohérentes pour être utilisées comme forçage du modèle biogéochimique. L'absence totale de données antérieures à la thèse pour les deux autres rivières ne permet pas d'appliquer la même procédure pour effectuer une reconstitution. La comparaison des variations temporelles des mesures acquises au cours de l'année 2006 (Fig. 2-5e) indique que le comportement de la Taute est proche de celui de la Vire et que celui de la Douve est proche de celui de l'Aure. Ainsi, les mêmes données de concentrations en silice ont été utilisées pour la Taute et la Vire d'une part et pour la Douve et l'Aure d'autre part.

L'analyse des données disponibles sur les apports par les bassins versants montre l'existence d'une variabilité saisonnière et inter-annuelle pour la plupart des paramètres. Ces observations soulèvent des questions sur l'influence que peut avoir cette variabilité sur le fonctionnement interne du système et notamment les relations qui pourraient exister avec la variabilité des paramètres hydrobiologiques mise en évidence dans le chapitre précédent. Il serait notamment intéressant de connaître la part respective de l'influence des apports terrigènes par rapport à celle des apports océaniques sur la dynamique de cet écosystème. Dans ce contexte, le développement d'outils de modélisation adaptés semble être l'approche la plus pertinente. En effet, s'il est techniquement assez simple d'estimer la part des apports par les bassins versants via la réalisation de mesures dans les rivières (débits et concentrations), la mise en place du même type d'approche semble beaucoup plus difficile pour quantifier précisément la part des apports océaniques ayant une influence sur le système. Ainsi, la modélisation se place comme un outil d'analyse de l'étude du fonctionnement de l'écosystème, permettant une hiérarchisation des différents forçages agissant sur celui-ci.

Partie II

Interactions Bivalves – Environnement

Modélisation non-spatialisée



Chapitre 3

Le modèle d'écosystème de la Baie des Veys

L'élaboration d'un modèle d'écosystème est basée sur deux critères essentiels. En premier lieu, la prise en compte des connaissances existantes sur le fonctionnement de l'écosystème étudié permet de déterminer les compartiments à modéliser. L'identification de ces compartiments va également dépendre de la question posée et des objectifs scientifiques de l'étude. L'intégration de ces deux aspects permet d'aboutir à une description conceptuelle du système que l'on cherche à modéliser. Puis, les données de forçage et de validation disponibles vont permettre de définir la résolution des principaux processus. Cette étape est essentielle afin de développer un modèle qui soit non seulement réaliste et permette de répondre aux objectifs recherchés, mais aussi, le plus simple possible, afin de s'assurer de sa stabilité. De plus, un modèle simple permet de limiter les temps de calcul, critère qui peut s'avérer d'autant plus important si la finalité de l'étude est de coupler le modèle d'écosystème avec un modèle hydrodynamique fin à 2 ou 3 dimensions.

L'objectif de la thèse est d'étudier la réponse écophysologique de l'huître à des variations des conditions environnementales ; il s'est donc avéré nécessaire de développer deux sous-modèles. Un sous-modèle biogéochimique simulant les ressources trophiques des huîtres et un sous-modèle écophysologique simulant la croissance des huîtres, ainsi que la répartition de l'énergie entre la croissance et la reproduction.

L'objectif de ce chapitre est de décrire l'approche de modélisation choisie et les outils développés. Dans un premier temps, les principaux processus régissant le fonctionnement des écosystèmes côtiers seront présentés. Puis, en prenant en compte ces différents processus ainsi que les connaissances sur le fonctionnement de l'écosystème, décrites dans la première partie de la thèse, la structure du modèle biogéochimique de la baie des Veys sera présentée. Dans un second temps, la structure et le fonctionnement du modèle écophysologique de l'huître choisi pour simuler la croissance et la reproduction seront présentés.

1. Modélisation biogéochimique

Les zones côtières sont des milieux particuliers soumis à la double influence des eaux océaniques d'une part et des eaux douces terrestres provenant des fleuves ou des rivières d'autre part (Kausch, 1990, Nedwell et al., 1999). Cette spécificité fait des zones côtières des milieux de transition entre les océans et les continents. Les apports fluviaux peuvent modifier localement non seulement l'hydrodynamisme (circulation des masses d'eau) mais aussi l'hydrologie de la zone côtière (apports de substances dissoutes et particulaires). Dans certains cas, les forts apports d'eau douce par les rivières induisent des différences de densité par rapport aux eaux océaniques plus salées modifiant ainsi la structure verticale et la circulation des masses d'eau dans la zone côtière. De plus, les eaux douces apportées par les fleuves sont riches en sels nutritifs et en matière organique favorisant ainsi localement la production primaire (Kausch, 1990, Mallin et al., 1993). L'importance de ces apports va dépendre du degré d'urbanisation et d'industrialisation des bassins versants ainsi que des activités agricoles pratiquées (Conley et al., 1993, Nedwell et al., 1999). Dans la plupart des écosystèmes côtiers, les apports par les rivières ont une influence plus ou moins importante sur les cycles des principaux éléments nutritifs participant à la production phytoplanctonique : l'azote, le phosphore et le silicium. Les apports se présentent sous deux formes, soit sous forme inorganique dissoute directement assimilable par les producteurs primaires, soit sous forme organique dissoute ou particulaire. Dans ce cas, la matière organique sera disponible seulement après reminéralisation, soit directement dans la colonne d'eau, soit dans le sédiment après s'être déposée. En plus des éléments nutritifs, les fleuves transportent des quantités plus ou moins importantes de Matière inorganique En Suspension (MES). La présence de MES dans les zones côtières va avoir également une influence sur la production primaire en augmentant la turbidité de la colonne d'eau, diminuant ainsi la disponibilité de la lumière pour les cellules phytoplanctoniques (Kausch, 1990, Ebenhöh et al., 1997). Ainsi, les zones côtières sont des milieux complexes soumis à différentes influences tant du point de vue terrestre qu'océanique. Ces zones sont sous la dépendance d'un certain nombre de processus (e.g. processus sédimentaires, dynamique des MES, cycle de la matière organique...) qu'il est important de prendre en considération dans le cadre du

développement d'un modèle biogéochimique, afin de représenter correctement la dynamique des principaux compartiments (sels nutritifs, phytoplancton).

1.1. Les principaux processus en milieu côtier

La production primaire

Le processus de photosynthèse chez les végétaux permet de créer de la matière organique à partir de l'énergie lumineuse, de différents éléments nutritifs et du CO₂ présent dans le milieu. Pour les différents groupes d'algues retrouvés dans le milieu marin, les principaux éléments nutritifs sont l'azote présent sous trois formes (ammonium, nitrate, nitrite) et le phosphore (Baklouti et al., 2006a). Pour le groupe particulier des diatomées, le silicium représente un élément essentiel, leur permettant de fabriquer leur squelette siliceux (Conley et al., 1993). D'autres composants sont également indispensables à la photosynthèse comme certains oligoéléments tels que les métaux (Zn, Fe...) (Baklouti et al., 2006a). Lancelot et al. (2000) ont intégré la disponibilité en Fer pour modéliser la dynamique phytoplanctonique dans l'océan antarctique, car celle-ci s'est avérée avoir une influence sur la structuration des communautés phytoplanctoniques, qui à leur tour vont influencer la structure de l'ensemble du réseau trophique. Cependant, ces éléments sont plus rarement pris en compte dans la formalisation des processus de production primaire en zone côtière car ils sont rarement limitants (Cugier, 1999).

La photosynthèse permet de convertir la matière minérale en matière organique. Ce processus nécessite la présence de lumière et de certains éléments nutritifs. La limitation de la disponibilité de l'un de ces éléments va induire une limitation de la production primaire. Dans l'ensemble, l'influence de la lumière sur la production primaire est telle qu'aux faibles éclaircissements, la production est proportionnelle à l'énergie lumineuse (Duarte, 2006). Puis, la production augmente avec la disponibilité en lumière jusqu'à un seuil correspondant à la saturation. Au-delà de ce seuil l'augmentation de l'énergie lumineuse peut induire une diminution de la production chez certaines espèces correspondant au phénomène de photo-inhibition (Duarte, 2006). L'allure générale de la courbe de production en fonction de l'irradiance est valable pour les différentes espèces de phytoplancton, cependant, le seuil de saturation et la présence ou non de photo-

inhibition est très variable en fonction de l'espèce (Duarte, 2006). Le cycle saisonnier d'éclairement est le principal facteur de variation de la disponibilité en lumière. L'énergie lumineuse atteignant la surface océanique est atténuée sur la profondeur en fonction des propriétés optiques de l'eau. Ainsi, les cellules présentes dans la colonne d'eau reçoivent une quantité d'énergie lumineuse dépendant de la profondeur et des propriétés d'absorption et de diffusion de l'eau de mer et de son contenu en substances particulaires et dissoutes optiquement actives. Parmi ces différentes substances, on retrouve les cellules phytoplanctoniques elles-mêmes qui, présentes en fortes concentrations, créent un phénomène d'auto-ombrage, des particules non chlorophylliennes d'origine biologique ou terrigène et des matières organiques dissoutes (Prieur et Sathyendranath, 1981). Ainsi, plus la charge de ces matières en suspension est forte, plus l'extinction lumineuse est importante, limitant ainsi l'énergie lumineuse disponible pour la photosynthèse. Bien que ces caractéristiques soient communes à toutes les zones océaniques, la forte turbidité couramment observée dans les zones côtières du fait des apports terrigènes et de l'importance des phénomènes de remise en suspension des sédiments particulièrement dans les zones de faible profondeur, implique que la lumière peut être un facteur limitant fortement la production primaire de ces zones. Un autre facteur pouvant fortement limiter la production primaire est la disponibilité en éléments nutritifs (Nedwell et al., 1999, Baklouti et al., 2006a). La diminution de la concentration en éléments nutritifs du fait de leur consommation par les producteurs primaires peut conduire à une limitation de la production. Le déficit du milieu en un seul de ces éléments peut empêcher la photosynthèse de se produire. Les deux principaux éléments nécessaires au développement de toutes les micro-algues sont l'azote et le phosphore, auxquels s'ajoute le silicium pour les diatomées et quelques espèces de flagellés siliceux. L'azote est présent sous trois formes, nitrate, ammonium et nitrite, les deux premières étant prédominantes. Généralement, l'ammonium est assimilé préférentiellement par le phytoplancton, puis vient le nitrate et en dernier lieu les nitrites. Au même titre que l'absorption de l'énergie lumineuse, l'assimilation d'éléments nutritifs par le phytoplancton augmente avec leur concentration dans le milieu jusqu'à atteindre la saturation. Cette structure est couramment modélisée via une formulation de type Monod (Monod, 1949) : dans ce cas la croissance du phytoplancton est seulement dépendante de la concentration externe en élément nutritif (Zonneveld, 1996). Enfin, la température va avoir une influence sur la

photosynthèse. En général, l'activité photosynthétique augmente avec la température. En absence d'autres limitations, un optimum de production est observé pour une température donnée, celle-ci dépendant de l'espèce phytoplanctonique considérée.

Les processus décrits précédemment vont avoir un effet limitant sur la production primaire, cependant, d'autres processus vont avoir une influence sur la biomasse phytoplanctonique comme la mortalité naturelle, la vitesse de chute ou encore la prédation par les consommateurs primaires (i.e. broutage par le zooplancton, filtration par les suspensivores benthiques...). Les cellules phytoplanctoniques mortes alimentent un pool de matière détritique, qui a tendance à chuter dans la colonne d'eau à des vitesses dépendantes des phénomènes d'agrégation ou de floculation (Kjørboe, 1996). Certaines cellules vivantes chutent également, notamment, les cellules de diatomées sénescents en fin de bloom et ce essentiellement lorsque l'ensemble des éléments nutritifs a été consommé (Cugier, 1999).

La régénération de la matière minérale

Le passage des éléments nutritifs de la forme organique à minérale se fait au travers de processus de régénération (Kjørboe, 1996). L'excrétion animale (zooplancton, invertébrés benthiques) (Newell, 2004) ainsi que l'exudation de matière issue des cellules phytoplanctoniques alimentent le pool de matière organique dissoute de la colonne d'eau (Kjørboe, 1996). Les excréments peuvent être directement sous forme d'ammonium, d'urée ou d'acides aminés. Dans le cas de l'ammonium, la régénération est directe et provient essentiellement de l'excrétion animale, c'est-à-dire qu'une partie de l'azote qui est ingéré par les consommateurs primaires sous forme phytoplanctonique retourne dans le milieu directement sous forme minérale (Newell, 2004). Un second processus de régénération de la matière organique se fait au travers de la boucle microbienne (Fenchel et al., 1998). L'action des bactéries se fait d'une part à travers l'hydrolyse de la matière organique particulaire (organismes morts) en matière organique dissoute, et d'autre part à travers la minéralisation de cette dernière en matière minérale (phosphore minéral dissous et ammonium) (Fenchel et al., 1998). L'ammonium peut-être directement assimilé par le phytoplancton ou oxydé par les bactéries sous forme de nitrite puis de nitrate correspondant au processus de nitrification.

Pour certains éléments nutritifs comme le phosphate par exemple, des processus d'adsorption et de désorption règlent les échanges entre l'eau et le matériel particulaire (Froelich, 1988, Aminot et Andrieux, 1996, Andrieux-Loyer et al., 2008). Ces processus permettent de réguler les concentrations en substances dissoutes dans la phase liquide. La désorption du phosphore sous certaines conditions physico-chimiques du milieu peut constituer une source potentielle de nutriments pour la colonne d'eau.

Le sédiment peut avoir un rôle de stockage important pour la matière organique ; celle-ci peut soit être directement remise en suspension dans la colonne d'eau, soit être reminéralisée puis diffuser vers la colonne d'eau (Nedwell et al., 1999). La régénération de la matière minérale dans le sédiment est moins rapide que dans la colonne d'eau du fait d'un ralentissement de l'activité bactérienne à cause des faibles concentrations en oxygène (Cugier, 1999). Les principaux processus physiques d'échanges entre l'eau et le sédiment sont la diffusion et l'érosion/dépôt (Kausch, 1990). La diffusion dépend du gradient de concentration qui existe entre l'eau interstitielle et l'eau de fond. L'érosion du sédiment est réalisée sous l'action des courants et de la houle. Ce phénomène s'accroît dans les régions peu profondes. Lors des phénomènes d'érosion, la matière organique particulaire contenue dans les sédiments et la matière dissoute contenue dans l'eau interstitielle sont remises en suspension dans la colonne d'eau. A l'inverse des phénomènes de dépôt de matière organique particulaire dans le sédiment se produisent en fonction de la vitesse de chute des particules et si les conditions hydrodynamiques le permettent. Enfin, la bioturbation des sédiments superficiels par les organismes benthiques favorisent les échanges à l'interface eau/sédiment (Boudreau, 1996). Les organismes benthiques autotrophes et hétérotrophes ont également un rôle majeur dans l'utilisation et la régénération des éléments biogéochimiques en milieu côtier.

1.2. Choix des variables d'état du modèle biogéochimique

L'état des lieux des connaissances réalisé dans la première partie de la thèse a permis d'appréhender le fonctionnement de l'écosystème de la baie des Veys. La synthèse précédente décrivant les principaux processus régissant le fonctionnement des zones côtières met en évidence les processus et les variables essentiels à considérer pour modéliser un écosystème côtier. De ce fait, la compilation de ces deux sources

d'informations nous a permis de définir le schéma conceptuel du modèle biogéochimique de la baie des Veys (Fig. 3-1).

Le modèle biogéochimique utilisé dans ce travail est basé sur le modèle NPZD (Nutriments – Phytoplancton – Zooplancton – Détritique) développé par Guillaud et al. (2000) et Cugier et al. (2005) pour la Baie de Seine. Ce modèle a été appliqué à la Baie des Veys et dans ce but, des simplifications ou des ajouts ont été réalisés en fonction des spécificités de cet écosystème.

Comme cela a été décrit dans la partie précédente, deux éléments nutritifs principaux peuvent avoir un effet limitant sur la croissance du phytoplancton, l'azote et le phosphore auxquels s'ajoute le silicium pour les diatomées. Au cours des précédentes études réalisées sur la production primaire de la Baie des Veys, il n'a jamais été mis en évidence une limitation de la croissance phytoplanctonique par le phosphore (Jouenne, 2005). C'est pourquoi, le cycle du phosphore n'a pas été pris en compte dans cette étude. Concernant l'azote et le silicium, le modèle prend en compte les fractions inorganiques dissoutes et organiques particulières dans la colonne d'eau et dans le sédiment (Fig. 3-1).

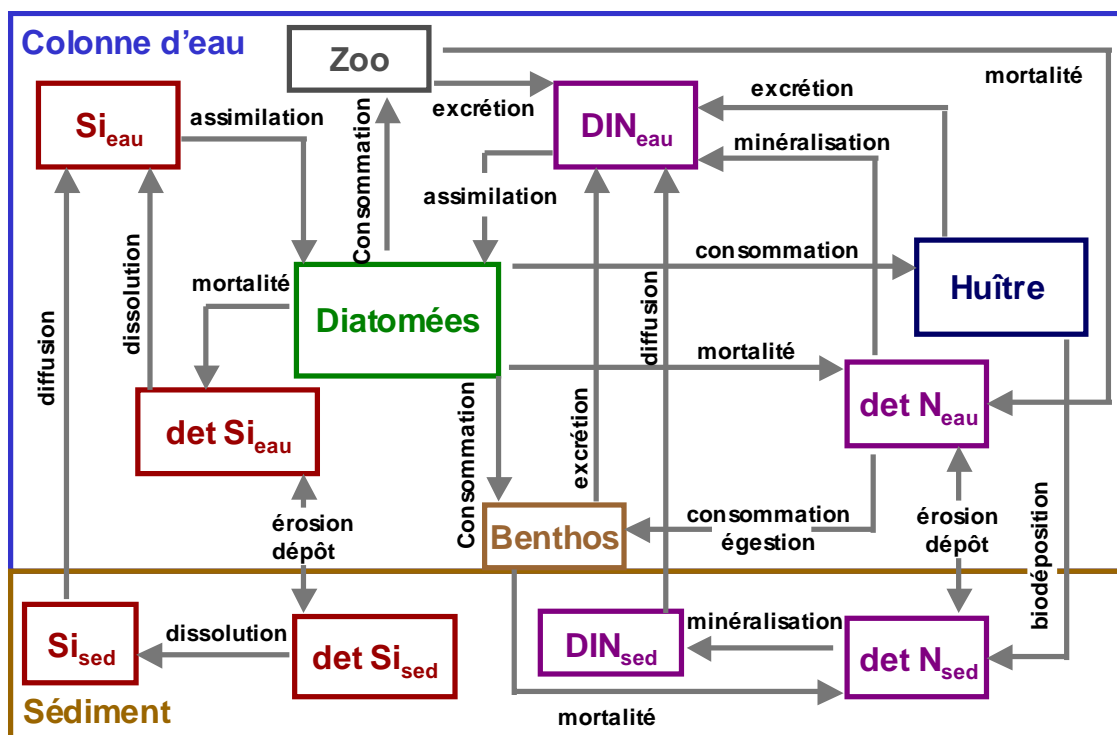


Figure 3-1 : Schéma conceptuel du modèle biogéochimique. La signification des symboles des variables d'état est indiquée dans le tableau 3-1. La variable DIN (azote inorganique dissout) correspond à la somme des variables ammonium et nitrate.

Classiquement, deux classes de phytoplancton sont modélisées, les diatomées et les dinoflagellés. Plusieurs études (i.e. Jouenne et al., 2007, Le Goff et al., 2007) ont clairement mis en évidence une dominance des diatomées dans ce secteur, que ce soit au printemps ou en automne quand elle est présente. Ainsi, seule la classe des diatomées a été considérée. Occasionnellement, des développements assez importants d'algues du genre *Phaeocystis* sont observés en Baie de Seine et par conséquent en Baie des Veys. Ceux-ci sont assez limités dans le temps et ne durent jamais plus de 15 jours. Au vu de la présence limitée de ce compartiment et des objectifs de ce travail il ne nous a pas semblé essentiel de simuler explicitement ce groupe de micro-algues.

Dans ce travail le phytoplancton est considéré comme étant la seule source de nourriture pour les huîtres. Une étude récente (Marín-Leal et al., 2008) a été réalisée sur la caractérisation des ressources trophiques de l'huître creuse cultivée en Baie des Veys, par utilisation d'isotopes stables naturels. Les résultats ont mis en évidence la contribution de différentes sources au régime trophique des huîtres ainsi que l'existence d'une variabilité temporelle dans la contribution de chacune de ces sources. Le phytoplancton est la ressource trophique principale des huîtres, avec une contribution moyenne d'environ 54 %. Les variations temporelles montrent que la contribution du phytoplancton est la plus importante au printemps (ca. 77 %). Les autres sources participant au régime alimentaire des huîtres sont la matière organique d'origine terrigène (ca. 25 %), les détritiques de macroalgues sédimentés (ca. 11 %) et le microphytobenthos (ca. 11 %). Dans un premier temps, seul le phytoplancton a été considéré comme ressource trophique pour les huîtres, car sa contribution moyenne sur l'année est majoritaire et dominante au moment du printemps qui constitue la principale période de croissance pour les huîtres.

La présence de filtreurs sauvages comme les moules, les coques ou encore des vers polychètes (e.g. *Lanice conchilega*) a été rapportée sur la zone des parcs ostréicoles et dans d'autres parties de la baie (Ropert, 1999). Ainsi, la pression de broutage exercée sur le phytoplancton est représentée par trois groupes de consommateurs primaires : les huîtres cultivées dont la modélisation sera décrite dans le paragraphe 3-2, le zooplancton et les filtreurs suspensivores benthiques sauvages.

Le modèle a été divisé en deux compartiments, la colonne d'eau et le sédiment. Les différentes variables d'états du modèle biogéochimique modélisées dans ces deux compartiments ainsi que leurs unités sont indiquées dans le Tableau 3-1.

Tableau 3-1 : Variables d'état du modèle biogéochimique.

Symboles	Variables d'état	Unités
Colonne d'eau		
NH _{4eau} *	Ammonium pélagique	μmol N l ⁻¹
NO _{3eau} *	Nitrate pélagique	μmol N l ⁻¹
detN _{eau}	Azote organique détritique pélagique	μmol N l ⁻¹
Si _{eau}	Silice dissoute pélagique	μmol SI l ⁻¹
detSi _{eau}	Silice biogénique pélagique	μmol SI l ⁻¹
Diatomées	Phytoplancton (diatomées)	μmol N l ⁻¹
Zoo	Zooplancton	μg poids sec l ⁻¹
Huître	Huître	g poids sec l ⁻¹
Sédiment		
NH _{4sed} *	Ammonium benthique	μmol N l ⁻¹
NO _{3sed} *	Nitrate benthique	μmol N l ⁻¹
detN _{sed}	Azote organique détritique benthique	μmol N l ⁻¹
Si _{sed}	Silice dissoute pélagique	μmol SI l ⁻¹
detSi _{sed}	Silice biogénique benthique	μmol SI l ⁻¹
Benthos	Filtreurs suspensivores benthiques sauvages	g C m ⁻²

* La dénomination DIN utilisée dans la thèse correspond à la somme des variables ammonium et nitrate.

1.3. Equations, processus et paramètres

Le modèle biogéochimique prend en compte les fractions inorganiques dissoutes et organiques particulières dans la colonne d'eau et dans le sédiment. La minéralisation de la matière organique est décrite par une simple formulation de dépendance à la température sans détailler les différentes étapes chimiques. La minéralisation dans le sédiment présente une cinétique plus faible que dans la colonne d'eau. Les échanges diffusifs entre les pools inorganiques dissous de la colonne d'eau et du sédiment sont pris en compte, au même titre que les processus de sédimentation et d'érosion entre les compartiments organiques particuliers de la colonne d'eau et du sédiment.

Le taux de croissance du phytoplancton est le produit d'un taux de croissance maximal modulé par l'effet température et par l'effet minimum entre la limitation par la lumière et la limitation par les nutriments (loi de Liebig). Une autre approche aurait consisté à

considérer un effet cumulatif des différentes limitations sur la croissance en calculant une limitation globale correspondant au produit des différents effets limitants (Jørgensen, 2001). Dans une étude en milieu contrôlé Davidson et Gurney (1999) ont testé ces deux types d'approches et ils ont montré que l'utilisation de la loi de Liebig menait aux meilleurs résultats.

L'effet température est de type exponentiel (Eppley, 1972) et suit une loi de type $Q_{10} = 2$ dans la gamme comprise entre 0 et 25°C. L'effet d'inhibition des fortes températures est négligé. La fonction de Smith (Smith, 1936) est utilisée pour décrire le contrôle de la lumière sur la photosynthèse. Le flux lumineux disponible pour la photosynthèse est considéré environ égal à la moitié du flux solaire total (Brock, 1981). L'intensité lumineuse décroît avec la profondeur en suivant une formulation exponentielle dépendante du coefficient d'extinction de la lumière. Le calcul du coefficient d'extinction prend en compte la partie minérale (Matière En Suspension inorganique) et la partie organique incluant le phénomène d'auto-ombrage (Prieur et Sathyendranath, 1981). L'assimilation des nutriments par le phytoplancton dépend seulement de la concentration externe en nutriment et suit une cinétique de type Michaelis-Menten. Le contenu intracellulaire en nutriment (quotas) n'est pas considéré, ainsi, il n'y a pas de séparation entre l'assimilation et la croissance (Droop, 1973). La mortalité du phytoplancton, ainsi que les processus de minéralisation de la matière organique, de nitrification et de dissolution de la silice biogénique dans la colonne et dans le sédiment sont dépendants de la température (Jørgensen, 2001). En dehors de l'influence des huîtres cultivées qui sera développée par la suite, la pression de broutage sur le phytoplancton est représentée par deux groupes, le zooplancton et les filtreurs benthiques sauvages. La mortalité, la croissance et l'excrétion du zooplancton et des suspensivores sauvages sont fonction de la température. La croissance des suspensivores benthiques est également modulée par la nourriture et un facteur d'auto-limitation qui est fonction de la densité de la population. Cette formulation provient des travaux de Le Pape (1996) et Le Pape et Ménesguen (1997) et est conforme aux équations générales développées par Wiegert et al. (1981) simulant l'assimilation d'une proie 'i' par un prédateur 'j'. Dans les travaux de Le Pape (1996), quatre groupes d'animaux benthiques sont modélisés : la méiofaune, les déposivores-herbivores, les suspensivores et les carnivores-poissons. Dans le cadre de cette thèse, seul le compartiment des suspensivores a été intégré dans le but de prendre en compte la

présence des filtreurs sauvages existant sur la zone, comme cela a été expliqué précédemment.

L'évolution temporelle de chaque variable d'état est décrite par une équation différentielle qui est la somme des processus impliqués dans l'évolution de cette variable. Pour les variables communes aux compartiments colonne d'eau et sédiment, deux équations différentielles sont présentées en fonction des spécificités de chaque compartiment. Dans la colonne d'eau, les variables sont exprimées par volume d'eau. Dans le sédiment, les variables dissoutes sont exprimées par volume d'eau interstitielle, alors que les variables particulières sont exprimées par volume de matière sèche. Le passage d'une unité à l'autre se fait grâce à la porosité. La porosité du sédiment (poro) exprime le rapport du volume d'eau sur le volume total (volume d'eau + volume de matière sèche).

Les équations différentielles de chaque variable d'état sont présentées au Tableau 3-2, les processus au Tableau 3-3 et les paramètres au Tableau 3-4.

Le modèle biogéochimique a été développé et utilisé via le logiciel interactif ELISE « Environnement Logiciel Interactif pour la Simulation d'Ecosystèmes » (Ménèsguen, 1991).

Tableau 3-2 : Equations différentielles du modèle biogéochimique.

Colonne d'eau

Ammonium

$$\frac{dNH_{4eau}}{dt} = k_{Nmineau} \cdot \det N_{eau} - r_{NH_4} \cdot \mu_P \cdot P - k_{nitriteau} \cdot NH_{4eau} + excr_{zoo} \cdot r_{\frac{N}{dw}} \cdot Zoo + excr_B \cdot \frac{B}{12 \cdot r_{\frac{c}{N}}}$$

Nitrate

$$\frac{dNO_{3eau}}{dt} = k_{nitriteau} \cdot NH_{4eau} - r_{NO_3} \cdot \mu_P \cdot P$$

Azote organique détritique

$$\frac{d\det N_{eau}}{dt} = m_P \cdot P - k_{Nmineau} \cdot \det N_{eau} + m_{zoo} \cdot r_{\frac{N}{dw}} \cdot Zoo + (1 - Ass) \mu_{zoo} \cdot r_{\frac{N}{dw}} \cdot Zoo + \mu_B (\pi_{PB} \cdot f_{PB} \cdot \varepsilon_{PB} - \pi_{\det NB} \cdot f_{\det NB} (1 - \varepsilon_{\det NB})) \frac{B}{12 \cdot r_{\frac{c}{N}}}$$

Silice dissoute

$$\frac{dSi_{eau}}{dt} = k_{disseau} \cdot \det Si_{eau} - r_{\frac{Si}{N}} \cdot \mu_P \cdot P$$

Silice biogénique

$$\frac{d\det Si_{eau}}{dt} = m_P \cdot r_{\frac{Si}{N}} \cdot P - k_{disseau} \cdot \det Si_{eau} + \mu_{zoo} \cdot r_{\frac{Si}{N}} \cdot r_{\frac{N}{dw}} \cdot Zoo + \mu_B \cdot \pi_{PB} \cdot f_{PB} \cdot \frac{B}{12 \cdot r_{\frac{c}{N}}}$$

Phytoplancton (diatomées)

$$\frac{dP}{dt} = (\mu_P - m_P) P - \mu_{zoo} \cdot r_{\frac{N}{dw}} \cdot Zoo - \mu_B \cdot \pi_{PB} \cdot f_{PB} \cdot \frac{B}{12 \cdot r_{\frac{c}{N}}}$$

Zooplancton

$$\frac{dZoo}{dt} = \mu_{zoo} \cdot Ass \cdot Zoo - excr_{zoo} \cdot Zoo - m_{zoo} \cdot Zoo$$

Sédiment

Ammonium

$$\frac{dNH_{4sed}}{dt} = k_{Nminsed} \cdot \det N_{sed} \cdot \frac{1 - poro}{poro} - k_{nitriksed} \cdot NH_{4eau}$$

Nitrate

$$\frac{dNO_{3sed}}{dt} = k_{nitriksed} \cdot NH_{4eau}$$

Azote organique détritique

$$\frac{d\det N_{sed}}{dt} = m_B \cdot \frac{B}{12 \cdot r_{\frac{c}{N}}} - k_{Nminsed} \cdot \det N_{sed}$$

Silice dissoute

$$\frac{dSi_{sed}}{dt} = k_{diss sed} \cdot \det Si_{sed} \cdot \frac{1 - poro}{poro}$$

Silice biogénique

$$\frac{d\det Si_{sed}}{dt} = - k_{diss sed} \cdot \det Si_{sed}$$

Filtreurs suspensivores benthiques

$$\frac{dB}{dt} = \mu_B (\pi_{PB} \cdot f_{PB} (1 - \varepsilon_{PB}) + \pi_{\det NB} \cdot f_{\det NB} (1 - \varepsilon_{\det NB})) B - m_B \cdot B - excr_B \cdot B$$

Tableau 3-3 : Processus du modèle biogéochimique.

Symboles	Processus	Equations	Références
f_T	Effet température	$\exp(k_t \cdot T)$	Eppley, 1972
I_z	Lumière à la profondeur z	$I_{surf} \cdot \exp(-k_z \cdot z)$	
k_z	Coefficient d'extinction	$0,0625 \cdot MES + 0,05 \cdot P^{0,8}$	Gohin et al., 2005
Phytoplancton			
f_{LP}	Limitation de la croissance par la lumière	$\int \frac{I_z / I_{opt}}{\sqrt{1 + (I_z / I_{opt})^2}} \cdot dz$	Smith, 1936
f_{NP}, f_{SiP}	Limitation de la croissance par les nutriments	$\frac{N}{N+k_N}, \frac{Si}{Si+k_{Si}}$	Formulation de Michaelis-Menten
μ_P	Taux de croissance du phytoplancton	$\mu_{maxP} \cdot f_T \cdot \min(f_{NP}, f_{SiP}, f_{LP})$	
m_P	Mortalité des diatomées	$m_{P0} \cdot f_T$	
W_P	Vitesse de chute	$W_{Pmin} \cdot \min(f_{NP}, f_{SiP})^{0,2} + W_{Pmax} \cdot (1 - \min(f_{NP}, f_{SiP}))^{0,2}$	
Matière organique			
k_{Nmin}	Minéralisation de la matière organique	$k_{Nmin0} \cdot f_T$	Fransz et al., 1991
k_{nitrif}	Nitrification	$k_{nitrif0} \cdot f_T$	
k_{diss}	Dissolution de la silice	$k_{diss0} \cdot f_T$	
r_{NH_4}, r_{NO_3}	Fraction de l'ammonium et du nitrate consommée par P	$\frac{NH_4}{NH_4 + NO_3}, \frac{NO_3}{NH_4 + NO_3}$	
Zooplancton			
μ_{zoo}	Taux de croissance du zooplancton	$\mu_{maxzoo} \cdot f_T \left[1 - \exp \left(-\gamma_{zoo} \left(\frac{P}{r_{Nchloro}} - Pr_{th} \right) \right) \right]$	
$excr_{zoo}$	Excrétion du zooplancton	$excr_{zoo0} \cdot f_T$	
m_{zoo}	Mortalité du zooplancton	$f_T \cdot \max(m_{minzoo}, m_{fzoo} \cdot Zoo)$	
Filtreurs suspensivores sauvages			
f_{iB}^*	Effet limitant de la rareté de la proie 'i'	$\max \left(0, \min \left(1, \frac{X_i - s \min_i}{s \max_{iB} - s \min_i} \right) \right)$	
f_B^*	Effet limitant de la densité du prédateur	$\max \left(\frac{m_{B0} + excr_{B0}}{\tau_B (1 - \epsilon_B)}, 1 - \left(1 - \frac{m_{B0} + excr_{B0}}{\tau_B (1 - \epsilon_B)} \right) \left(\min \left(1, \frac{B - s \min_B}{s \max_B - s \min_B} \right) \right) \right)$	
ϵ_B^*	Taux d'égestion moyen du prédateur	$\frac{\sum_i (f_{iB} \cdot \epsilon_{iB})}{\sum_i f_{iB} \sum_i \epsilon_{iB}}$	
μ_B^*	Taux de croissance du benthos	$\tau_B \cdot f_T \cdot f_B$	
m_B	Mortalité du benthos	$m_{B0} \cdot f_T$	
$excr_B$	Excrétion du benthos	$excr_{B0} \cdot f_T$	

* Les prédateurs correspondent aux différents compartiments benthiques (Le Pape, 1996), dans cette étude seul les suspensivores sont pris en compte (B). Les proies 'i' correspondent aux différentes sources de nourriture disponibles pour les prédateurs. Dans cette étude il s'agit du phytoplancton (P) et de la matière organique détritique de la colonne d'eau ($detN_{eau}$). X_i représente la biomasse de la proie 'i'.

Tableau 3-4 : Paramètres du modèle biogéochimique.

Symboles	Paramètres	Valeurs	Unités	Références
k_t	Effet exponentiel de la température	0,07	°C ⁻¹	Eppley, 1972
Diatomées				
$\mu_{\max P}$	Taux de croissance maximum à 0°C	0,55	j ⁻¹	Guillaud et al., 2000
$I_{\text{opt}P}$	Intensité lumineuse optimale	55	W m ⁻²	Guillaud et al., 2000
K_{NP}	Constante de demi-saturation pour N	2	μmol dm ⁻³	Eppley et al., 1969
K_{SiP}	Constante de demi-saturation pour Si	1	μmol dm ⁻³	Paasche, 1973
$W_{P\min}$	Vitesse de chute minimum	0,7	m j ⁻¹	Videau, 1996
$W_{P\max}$	Vitesse de chute maximum	2,1	m j ⁻¹	Videau, 1996
m_{P0}	Taux de mortalité à 0°C	0,035	j ⁻¹	calibration
$r_{Si/N}$	Rapport Si/N	0,3	mol mol ⁻¹	Aminot et al., 1997
$r_{N/\text{chloro}}$	Rapport N/chlorophylle <i>a</i>	0,7	mol g ⁻¹	Aminot et al., 1997
Zooplankton				
$\mu_{\max \text{zoo}}$	Taux de croissance maximum à 0°C	0,3	j ⁻¹	Le Pape, 1996
Ass	Taux d'assimilation	0,6	su	Azam et al., 1983
γ_{zoo}	Pente de la fonction d'Ivlev	0,15	dm ³ μg ⁻¹	Hoch, 1995
Pr_{th}	Seuil de prédation	0,5	μg dm ⁻³	calibration
$excr_{\text{zoo}0}$	Taux d'excrétion à 0°C	0,01	j ⁻¹	Le Pape, 1996
$m_{\min \text{zoo}}$	Taux de mortalité minimum à 0°C	0,06	j ⁻¹	Le Pape, 1996
$m_{f\text{zoo}}$	Taux de mortalité dépendant de la biomasse à 0°C	0,0005	j ⁻¹ μg ⁻¹ dm ³	Le Pape, 1996
$r_{N/\text{dwzoo}}$	Rapport N/poids sec	0,0031	μmol μg ⁻¹	Le Fèvre et al., 1993
Benthos				
τ_B	Taux maximum d'ingestion des suspensivores à 0°C	0,03	j ⁻¹	Le Pape et al., 1999
π_{PB}	Affinité des suspensivores pour le phytoplancton	0,85	su	Le Pape et al., 1999
$\pi_{\text{det}NB}$	Affinité des suspensivores pour le détritique	0,15	su	Le Pape et al., 1999
ε_{PB}	Taux d'égestion du phytoplancton par les suspensivores	0,4	su	Le Pape et al., 1999
$\varepsilon_{\text{det}NB}$	Taux d'égestion du détritique par les suspensivores	0,8	su	Le Pape et al., 1999
$s_{\min P}$	Seuil de prédation du phytoplancton	0,25	μmol N l ⁻¹	Le Pape et al., 1999
$s_{\min \text{det}N}$	Seuil de consommation du détritique	0,2	μmol N l ⁻¹	Le Pape et al., 1999
$s_{\max iB}$	Maximum consommé par les suspensivores	5	μmol N l ⁻¹	Le Pape et al., 1999
$s_{\min B}$	Seuil minimum d'autoinhibition des suspensivores	5	gC m ⁻²	Le Pape et al., 1999
$s_{\max B}$	Seuil maximum d'autoinhibition des suspensivores	20	gC m ⁻²	Le Pape et al., 1999

m_{B0}	Taux de mortalité des suspensivores à 0°C	0,001	j^{-1}	Le Pape et al., 1999
$excr_{B0}$	Taux d'excrétion des suspensivores à 0°C	0,003	j^{-1}	Le Pape et al., 1999
Matière organique détritique				
$k_{minN_{eau0}}$	Taux de reminéralisation de N à 0°C dans la colonne d'eau	0,02	j^{-1}	Guillaud et al., 2000
$k_{nitri_{eau0}}$	Taux de nitrification à 0°C dans la colonne d'eau	0,2	j^{-1}	Chapelle, 1995
$k_{disse_{eau0}}$	Taux de redissolution de Si à 0°C dans la colonne d'eau	0,07	j^{-1}	Guillaud et al., 2000
$k_{minN_{sed0}}$	Taux de reminéralisation de N à 0°C dans le sédiment	0,005	j^{-1}	Guillaud et al., 2000
$k_{nitri_{sed0}}$	Taux de nitrification à 0°C dans le sédiment	0,1	j^{-1}	Chapelle, 1995
$k_{disse_{sed0}}$	Taux de redissolution de Si à 0°C dans le sédiment	0,005	j^{-1}	Guillaud et al., 2000

2. Modélisation écophysologique

2.1. La théorie DEB

Des similarités de croissance observées parmi des organismes très différents suggèrent l'existence de principes d'organisation communs. L'un des principaux objectifs de la théorie DEB est d'identifier les principaux processus physiologiques que tous les organismes ont en commun afin de développer une approche applicable de manière simple à tous ces organismes. La description complète de la théorie est donnée dans Kooijman (2000).

La théorie DEB se base sur un certain nombre de règles mécanistiques simples provenant de connaissances physiologiques permettant de décrire l'acquisition et l'utilisation d'énergie tout au long du cycle de vie d'un individu en fonction des conditions environnementales (la nourriture et la température). Cette théorie est basée sur un ensemble d'hypothèses dont la formulation mathématique permet de décrire et de quantifier les flux entrants et sortants de matière et d'énergie, en respectant les lois fondamentales de la thermodynamique (Kooijman, 2000). En d'autres termes, le modèle décrit la manière dont l'énergie provenant de la nourriture est utilisée pour la maintenance, la croissance, le développement et la reproduction. L'énergie assimilée à

partir de la nourriture est tout d'abord intégrée dans un compartiment de réserve (Fig. 3-2). La réserve désigne l'ensemble des constituants de l'organisme disponibles pour un usage métabolique (e.g. mélange de différentes sortes de protéines, lipides...). Puis, une part fixe de cette énergie est allouée à la croissance et à la maintenance, alors que la part restante est allouée au développement chez les juvéniles et à la reproduction chez les adultes. La part de l'énergie servant à la croissance est intégrée dans le volume structurel de l'organisme. La structure regroupe l'ensemble des constituants nécessaires au fonctionnement de l'organisme et nécessitant un entretien. Ce dernier correspond au processus de maintenance (dégradation/synthèse des protéines...). La part de l'énergie allouée au développement chez les juvéniles est divisée entre le développement et la maintenance associée, nécessaire à la complexification de l'individu. Lorsque la maturité est atteinte cette énergie est allouée à la reproduction et stockée sous forme de réserves. Dans la théorie DEB, il n'y a pas de maintenance associée à la réserve ; ainsi le compartiment de réserve à proprement dit, ainsi que le compartiment gonade, ne nécessitent pas de processus d'entretien.

Le détail des différents processus ainsi que les spécificités du modèle DEB appliqué à l'huître sont développés dans le paragraphe suivant.

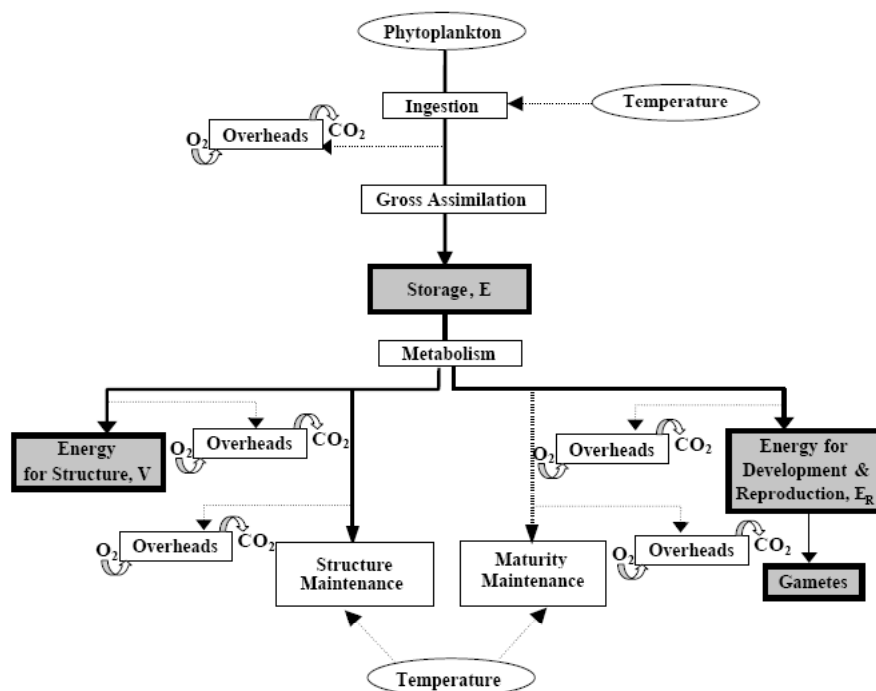


Figure 3-2 : Schéma conceptuel du modèle écophysio-énergétique (modèle DEB appliqué à l'huître creuse, d'après Pouvreau et al. (2006)).

2.2. Equations, processus et paramètres

Le modèle DEB utilisé dans la thèse a été développé sur la base de la théorie DEB (Kooijman, 2000) présenté dans le paragraphe précédent. Le modèle DEB appliqué à l'huître creuse a été extensivement décrit dans Pouvreau et al. (2006) et dans Bourlès et al. (sous presse). Les différents éléments de cette partie sont issus de ces travaux.

Le modèle inclut les paramètres de base du modèle DEB et quelques paramètres additionnels nécessaires à la modélisation de la bioénergétique de l'huître creuse. Les équations différentielles des variables d'état sont présentées au Tableau 3-5, les processus au Tableau 3-6 et les paramètres au Tableau 3-7.

Un individu est représenté par trois variables d'état, la réserve (E), le volume structurel (V) et la maturité/reproduction (E_R). A partir de ces trois variables, deux variables additionnelles sont calculées, la longueur de la coquille (L) qui est proportionnelle au volume structurel (V), et le poids sec (DW) qui est fonction du stock d'énergie des trois variables d'état (V , E , et E_R) (Tableau 3-5).

L'acquisition de nourriture dépend de la densité de nourriture dans le milieu et de la surface d'assimilation de l'organisme. Le taux d'ingestion (\dot{p}_X) est fonction d'un taux d'ingestion maximum par unité de surface et est limité par la disponibilité de la nourriture formalisée selon une loi de type Michaelis-Menten (f). L'assimilation est proportionnelle à l'ingestion et représente une part fixe de l'énergie ingérée (AE). La dynamique des réserves (E) est décrite par la différence entre l'énergie assimilée (\dot{p}_A) et l'énergie utilisée (\dot{p}_C). Une fraction fixe de l'énergie utilisée (κ) est allouée à la croissance et à la maintenance somatique, en considérant que les processus de maintenance sont prioritaires. La part restante ($1-\kappa$) est allouée au développement et à la maintenance du développement avant le stade de maturité, puis, à la reproduction après le passage de la maturité. La transition entre les stades juvénile et adulte intervient lorsqu'une certaine valeur seuil caractéristique de la puberté est atteinte (V_p). A ce moment, l'énergie qui était investie en vue du développement de l'individu est alors stockée en vue de la première reproduction. L'énergie allouée à la reproduction étant stockée sous forme de réserves il n'y a pas de maintenance associée à la reproduction. La maintenance (\dot{p}_M) représente tous les processus nécessaires au bon fonctionnement de l'organisme, comme par exemple

dans le cas de l'huître, l'osmo-régulation, le renouvellement des protéines de structures, le niveau de tension des muscles ou encore les mouvements permettant la fermeture de la coquille, la production de mucus et de coquille.

Les processus physiologiques tels que l'assimilation et la maintenance sont fonction de la température du corps. En considérant une gamme de tolérance à la température spécifique de l'espèce, les taux physiologiques augmentent exponentiellement avec la température selon la relation d'Arrhenius ($k(T)$).

Les règles d'utilisation de l'énergie stockée dans le compartiment reproduction ne sont pas incluses dans la théorie DEB et sont ainsi spécifiques de chaque espèce. Pour l'huître creuse les règles suivantes ont été appliquées et proviennent des travaux de Pouvreau et al. (2006).

En cas d'absence prolongée de nourriture dans le milieu et si la densité de réserves passe en-dessous d'un certain seuil, l'énergie stockée sous forme de réserves pour la reproduction est ré-allouée et utilisée pour satisfaire les besoins de maintenance, ce qui correspond au phénomène de résorption gonadique. Si l'énergie disponible pour la reproduction est à son tour totalement épuisée, le coût de la maintenance est alors directement pris sur le volume structurel de l'individu. L'énergie allouée à la reproduction est convertie en gamètes au moment de la reproduction. Cette conversion a une certaine efficacité (κ_R). Puis, ce compartiment est totalement vidé au moment de la ponte. Le déclenchement de la ponte est régi par deux paramètres : le rapport gonado-somatique (i.e. le rapport entre l'énergie allouée à la reproduction et l'énergie totale de l'animal, GI, Tableau 3-7) et la température de l'eau (T_s , Tableau 3-7). Afin de déclencher la ponte, ces deux paramètres doivent atteindre des valeurs seuils qui ont été déterminées en fonction du cycle de vie de l'espèce étudiée.

Tableau 3-5 : Equations différentielles du modèle écophysologique (Kooijman, 2000).

Variables d'états

Réserves

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C$$

Volume structurel

$$\frac{dV}{dt} = (\kappa \cdot \dot{p}_C - \dot{p}_M) / [E_G]$$

Reproduction

$$\frac{dE_R}{dt} = (1 - \kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J$$

Variables additionnelles

Poids sec

$$DW = \kappa_R \frac{E_R}{\mu_E} + \frac{E}{\mu_E} + 0,15 \frac{V}{E_G}$$

Longueur

$$L = \frac{V^{1/3}}{\delta_m}$$

Tableau 3-6 : Processus du modèle écophysologique (Kooijman, 2000).

Symboles	Processus	Equations
$\dot{k}(T)$	Effet température	$\dot{k}_1 \cdot \exp\left\{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right\}$
f	Réponse fonctionnelle	$\frac{X}{X + X_K}$
\dot{p}_X	Ingestion	$\{\dot{p}_{Xm}\} f V^{2/3}$
\dot{p}_A	Assimilation	$\{\dot{p}_{Am}\} f V^{2/3}$
AE	Efficacité d'assimilation	$\frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{\{\dot{p}_{Xm}\}}$
\dot{p}_C	Catabolisme	$\frac{[E]}{[E_G] + \kappa[E]} \left(\frac{[E_G] \{\dot{p}_{Am}\} V^{2/3}}{[E_m]} + [\dot{p}_M] V \right)$
\dot{p}_J	Coût de maintenance pour le développement	$\left(\frac{1-\kappa}{\kappa}\right) \text{Min}(V, V_P) [\dot{p}_M]$

Tableau 3-7 : Paramètres du modèle écophysio­logique (Pouvreau et al., 2006 et Bourlès et al., sous presse).

Symboles	Paramètres	Valeurs	Unités	Références
Paramètres principaux				
T_A	Température d'Arrhenius	5800	K	Van der Veer et al. (2006)
T_I	Température de référence	20	°C	
X_K	Coefficient de demi-saturation	-	-	Calibration
$\{\dot{p}_{xm}\}$	Taux d'ingestion maximum par unité de surface	560	J cm ⁻² j ⁻¹	Van der Veer et al. (2006)
AE	Efficacité d'assimilation	0,75	sd	Van der Veer et al. (2006)
$[\dot{p}_M]$	Coût de maintenance par unité de volume	24	J cm ⁻³ j ⁻¹	Van der Veer et al. (2006)
$[E_M]$	Densité de réserves maximum	2295	J cm ⁻³	Van der Veer et al. (2006)
$[E_G]$	Coût de structure par unité de volume	1900	J cm ⁻³	Van der Veer et al. (2006)
V_p	Volume structurel à maturité sexuelle	0,4	cm ⁻³	Bourlès (unpubl. data)
κ	Part de pc allouée à la maintenance et à la croissance	0,45	sd	Van der Veer et al. (2006)
κ_R	Part de l'énergie utilisée pour la formation des gamètes	0,9	sd	Pouvreau et al. (2006)
δ_M	Coefficient de structure	0,175	sd	Van der Veer et al. (2006)
Paramètres additionnels				
μ_E	Contenu énergétique des réserves (en poids sec sans cendres)	17,5	J mg ⁻¹	Deslous-Paoli and Héral (1988)
GI	Indice gonado-somatique pour le déclenchement de la ponte	40	%	Bourlès (unpubl. data)
T_S	Seuil de température pour le déclenchement de la ponte	19	°C	Bourlès (unpubl. data)

(N.B. : Les notations utilisées pour le modèle écophysio­logique sont conformes à celles de la théorie DEB (Kooijmann, 2000). Les crochets ([]) indiquent une référence au volume de l'animal, les parenthèses ({ }) font référence à la surface de l'animal et les points (\dot{p}) indiquent que la grandeur étudiée est exprimée par unité de temps).

Les connaissances générales du fonctionnement des écosystèmes côtiers peu profonds associées aux connaissances particulières du fonctionnement de la baie des Veys nous ont permis de définir les variables et processus essentiels à prendre en compte dans le développement du modèle biogéochimique afin de répondre aux objectifs de la thèse, mais aussi d'optimiser leur nombre afin de conserver les capacités du modèle en terme de stabilité et de temps de calcul.

Les connaissances acquises dans une précédente étude (Marín-Leal, 2007) ont permis d'identifier le phytoplancton comme principale ressource trophique des huîtres en baie des Veys. Bien que ce compartiment ne soit pas la seule ressource trophique des huîtres, dans un premier temps, nous avons opté pour la simplicité en considérant le phytoplancton comme unique ressource trophique. Ce point sera discuté dans l'analyse des résultats obtenus avec le modèle d'écosystème dans sa version 0D (chapitre 5).

Le modèle écophysiological utilisé a bénéficié des travaux de Pouvreau et al. (2006) et de Bourlès et al. (sous presse) qui travaillent au développement d'un modèle DEB générique pour l'huître creuse, c'est-à-dire applicable aux différents sites ostréicoles français sans changements dans la formulation des processus ou dans les valeurs de paramètres. Ce modèle a pu facilement être utilisé dans le cadre de la thèse bien qu'un travail spécifique ait dû être réalisé afin de déterminer la meilleure façon d'estimer la quantité de nourriture disponible (chapitre 5).

Dans cette partie la structure des deux sous-modèles utilisés à été présentée en détail, le couplage entre ces deux sous-modèles, c'est-à-dire la prise en compte des interactions huîtres/environnement via les processus de filtration, production de fécès et de pseudo-fécès, excrétion, est présenté en détail dans le matériel et méthodes du chapitre 5.

Ainsi, ce modèle bien qu'appliqué à la Baie des Veys présente une structure générique tout à fait utilisable pour la plupart des écosystèmes côtiers. Cependant, en fonction des objectifs de modélisation et des résultats attendus certains compartiments supplémentaires pourraient s'avérer nécessaires, comme par exemple le cycle du phosphore si cet élément s'avère avoir un effet limitant sur la production primaire.

Chapitre 4

On the interest of using field primary production data
to calibrate phytoplankton rate processes in
ecosystem models

Karine Grangeré, Sébastien Lefebvre, Alain Ménesguen, Fabien Jouenne. Article publié dans *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

Abstract

In many ecosystem models based on empirical formulations, parameters generally are calibrated in order to achieve the best fit between measured and simulated chlorophyll *a* standing stocks. An accurate calibration of rate processes as primary production rarely is taken into account. In this paper, we test the usefulness of calibration of phytoplankton photosynthetic processes in an ecosystem model using field primary production data. We used 18 months of photosynthetic process data from the Baie des Veys ecosystem (France, Normandy). Five empirical formulations of photosynthesis - irradiance curve models amongst the most widely used were tested. In each formulation, the variability of photosynthetic parameters (i.e. the light-saturated rate of photosynthesis (P_{\max}^B) and the initial slope of the photosynthesis-light curve (α^B)) was considered depending on environmental factors (temperature and nutrient availability). The fit of the five equations as well as the calibration of parameters on field measurements (i.e. the light-saturated rate of photosynthesis (P_{ref}^B), the initial slope of the photosynthesis-light curve (α_{ref}^B), the half-saturation constant for nitrogen (K_N) and silicates uptake (K_{Si}) and the coefficient in the exponential thermal effect (K_T)) was performed using the whole available data set of P vs E curves (n=143, P vs E curves). Then, the Smith formulation allowing to the best simulation of the Baie des Veys primary production and corresponding parameters were introduced in an ecosystem box model. This formulation lead directly to a satisfactory representation of the Baie des Veys phytoplankton dynamics without additional calibration. Results obtained were compared with a more classical approach in which ecosystem models were calibrated using published values of parameters. This comparison showed that for the two years studied, annual primary production estimated through the ecosystem model was 13 and 26 % higher with our approach than with the more classical approach. This work emphasizes the importance of accurately representing rate processes in ecosystem models in order to adequately simulate production as well as standing stocks.

Keywords : photosynthesis-irradiance curve, empirical formulations, mechanistic formulations, parameter optimisation, chlorophyll *a* to carbon ratio, diatoms, France, Normandy, Baie des Veys

Résumé

Dans la plupart des modèles d'écosystèmes basés sur des formulations empiriques des processus, les paramètres sont généralement calibrés de manière à obtenir le meilleur ajustement entre les stocks de chlorophylle *a* mesurés et simulés. Une calibration précise des processus est rarement prise en compte. Dans ce travail, nous avons testés l'intérêt de calibrer les processus photosynthétiques du phytoplancton dans un modèle d'écosystème en utilisant des mesures de production primaire réalisées in situ. Ce travail a été réalisé à partir d'un jeu de données de processus photosynthétiques mesurés dans l'écosystème de la Baie des Veys durant 18 mois consécutifs. Cinq formulations empiriques de courbes photosynthèse – irradiance parmi les plus utilisées dans la littérature ont été testées. Dans chaque formulation, les processus photosynthétiques (i.e. la capacité photosynthétique maximale (P_{max}^B) et la pente initiale de la courbe photosynthèse – irradiance (α^B)) varient en fonction des facteurs environnementaux (température et disponibilité en nutriment). L'ajustement des cinq équations ainsi que la calibration des paramètres photosynthétiques à partir des mesures in situ (i.e. la capacité photosynthétique maximale (P_{ref}^B), la pente initiale de la courbe photosynthèse-irradiance (α_{ref}^B), la constante de demi-saturation pour l'assimilation de l'azote (K_N) et des silicates (K_{Si}) et le coefficient de l'effet température (K_T)) a été réalisé en utilisant l'ensemble du jeu de données de courbes P vs E disponible (n=143, P vs E curves). Puis, la formulation de Smith conduisant à la meilleure simulation de la production primaire en Baie des Veys, ainsi que les paramètres correspondant ont été introduits dans un modèle d'écosystème en boîte. Cette approche conduit directement à une représentation satisfaisante de la dynamique du phytoplancton en Baie des Veys, sans calibration additionnelle des paramètres. La comparaison des résultats obtenus avec ceux provenant d'une approche plus classique dans laquelle les paramètres du modèle d'écosystème sont calibrés en utilisant des valeurs de la littérature a mis en évidence que pour les deux années étudiées, la production primaire annuelle estimée était 13 et 26 % plus forte en utilisant notre approche. Ce travail a mis en évidence l'importance de représenter de manière précise les processus dans les modèles d'écosystèmes afin de simuler de manière satisfaisante aussi bien la production primaire que la biomasse de chlorophylle *a*.

Mots-clés : Courbe photosynthèse – irradiance, formulations empiriques, formulations mécanistiques, optimisation des paramètres, rapport chlorophylle – carbone, diatomées, France, Normandie, Baie des Veys.

1. Introduction

Dynamic simulation models are commonly used to study ecosystem functioning (e.g. Fasham et al., 1990; Baretta et al., 1994; Ménesguen and Hoch, 1997; Baklouti et al., 2006a). Outputs of ecosystem models depend mainly on the formulation of the biogeochemical processes. However, lack of knowledge about underlying mechanisms usually leads to an empirical description of phytoplankton production processes. An adequate description of phytoplankton dynamics is essential because phytoplankton forms the base of the open water food web. Different empirical formulations of the same processes are usually found in the literature. For example, some typical formulations of the effect of light limitation on growth rate are provided by Webb et al. (1974), Platt et al. (1975), and Steele (1962). The latter is commonly used in ecosystem models (Ebenhöh et al., 1997).

In order to estimate an adequate set of parameters to calibrate an empirical relationship, it is necessary to conduct extensive field experiments and laboratory measurements on the process under study. Thus, a major deficiency of this strategy is that it requires a sizeable sampling effort on the ecosystem studied, because it is difficult to extrapolate parameters estimated for a given ecosystem to other ecosystems with different functioning (Baird et al., 2003). Consequently, for each empirical relationship, a wide range of parameter values exist in the literature. For example, numerous published values of the half-saturation constant for nitrogen uptake range from 0.02 to 10.2 $\mu\text{mol N l}^{-1}$ (Sarhou et al., 2005). An alternative solution is to introduce a mechanistic model of phytoplankton physiology in biogeochemical models. Mechanistic relationships describe the fundamental dynamic laws involved in photosynthesis, nutrient uptake, and protein synthesis; therefore, these models are based on biochemical knowledge. This approach has the advantage of reducing the need for extrapolation of model parameters (Baklouti et al., 2006b). Phytoplankton mechanistic models are not usually used in ecosystem models, however, because these complex processes are more difficult to calibrate and markedly increase computational time (Flynn, 2003b).

In most ecosystem models, calibration is generally performed on standing stocks (phytoplankton biomass) rather than rate processes (primary production) (Brush et al.,

2002). This is mainly due to the lack of data in many ecosystem studies. Thus, an adequate fit of a simple model to existent data sets of biomass does not guarantee that its behaviour is reliable under other conditions (Flynn, 2003b). Furthermore, if rate processes are not reproduced adequately, the fit obtained between model and measurements could result from parameter adjustment during calibration more than model dynamics. Phytoplankton biomass is directly related to other components of the ecosystem, such as dissolved nutrients or predators (zooplankton, suspension-feeders), and therefore has a direct influence on the dynamics of the whole ecosystem. Brush et al. (2002) argue that to reproduce ecosystem dynamics, it is of critical importance to accurately simulate rate processes as well as values of state variables. According to Lawson et al. (1996), accurate estimation of rate processes in models of phytoplankton production involves data availability at 2-week intervals. That condition is rarely met for marine systems (Flynn, 2003b).

Photosynthetic processes have been extensively studied in laboratory experiments in order to better understand the underlying mechanisms. The response of photosynthesis to irradiance is commonly modelled as a photosynthesis-irradiance (P vs E) response curve (Jassby and Platt, 1976; Sakshaug et al., 1997), which describes the specific photosynthetic rate as a saturating function of irradiance (Geider et al., 1997). Numerous studies describe the mechanistic bases of the P vs E relationship (e.g. Geider et al., 1997; Baklouti et al., 2006b). Two parameters describe the response of photosynthesis to irradiance: P_{\max}^B , the maximum photosynthetic rate and α^B , the maximum light utilization coefficient. Relatively few ecosystem models introduced explicitly the P vs E relationship, even though this is the process measured experimentally, mainly due to the lack of data for calibration and validation (Flynn, 2003a). Indeed, most field studies on primary production were undertaken to understand ecosystem function, not to acquire data for parameterization of a primary production model.

Another limitation to the use of photosynthetic processes in ecosystem models is that phytoplankton productivity usually is measured as carbon assimilation rate, while biomass is often measured as chlorophyll *a* concentration because it is the most widely-used index of phytoplankton abundance in oceans (Geider, 1987; Geider et al., 1997; Flynn, 2003b). In phytoplankton models, growth rate usually is considered to be a function of light, nutrients, and temperature. Transformation of productivity and biomass

into population growth rate requires a conversion factor between these different units of measurement, specifically, the cellular ratio of chlorophyll *a* to carbon: Chl *a*:C (Cloern et al., 1995). In many ecological studies on phytoplankton, the Chl *a*:C ratio has been assumed to be a constant, even if this is far from the observed reality (Geider et al., 1997). Classical values used in these studies are those suggested by Strickland (1960), 0.03 g Chl *a*:g C⁻¹ for nutrient-rich waters and 0.016 g Chl *a*:g C⁻¹ for nutrient-poor waters; however, constant fluctuations in cellular chlorophyll quotas prevent use of a simple conversion from chlorophyll to biomass (Flynn, 2003b; Baklouti et al., 2006b), which varies from 0.003 to >0.1 g Chl *a*:g C⁻¹ in phytoplankton cultures (Geider, 1987) and is expected to vary equally in nature (Geider et al., 1997). The Chl *a*:C ratio does not vary randomly. It is highly responsive to irradiance, nutrient availability, and temperature (Geider, 1987; Cloern et al., 1995; Geider et al., 1998). Thus, adequate accounting for changing Chl *a*:C ratios in models is important in order to accurately simulate phytoplankton dynamics as a function of external forcing functions like irradiance, nutrients, and temperature.

The main objective of the present paper was to improve the simulation of primary production processes in ecosystem models using photosynthetic parameters calibrated on field measurements. First, an empirical model of P vs E curve was selected and calibrated using a comprehensive field data set of photosynthetic parameters acquired over 18 months. Second, calibrated rate-process parameters of the P vs E curve model were introduced in an ecosystem model in order to simulate phytoplankton production as well as chlorophyll *a* standing stock. Finally, the results of our approach were compared with simulations obtained using a more classical approach based on parameters obtained from the literature.

2. Methods

2.1. Study site

The Baie des Veys estuary is located in the north of France in the western part of the Baie de Seine in Normandy (Fig. 4-1). It is a macrotidal estuary, with a maximal tidal range of 8 m and a small intertidal area of 37 km² (Desprez et al., 1986). Freshwater

enters the southern part of the bay from four rivers that drain a catchment (watershed) basin of 3,500 km². The main river, the Vire, has an annual mean discharge of 20 m³ s⁻¹. The main source of nutrients in the bay comes from the rivers. These inputs induce high primary production during spring, with diatoms predominating (Jouenne et al., 2007).

2.2. Data set

Available data came from a study conducted between May 2002 and October 2003 in the Baie des Veys (Jouenne et al., 2007). In that study, samples were collected fortnightly at five stations (four located in the bay and one in the estuary, Fig. 4-1) and at two depths at each station: surface and the depth having 20% of the incident light intensity. Measured parameters were Chl *a* concentration (B^{Chl *a*}), temperature (T), light, and nutrients (dissolved inorganic nitrogen (N), silicate (Si), phosphate (P)) and the light attenuation coefficient (k). Photosynthesis light curves (hereafter P vs E curves), based on ¹⁴C incubations, were measured for each sample (n=143). Additional details of the data are in Jouenne et al. (2007).

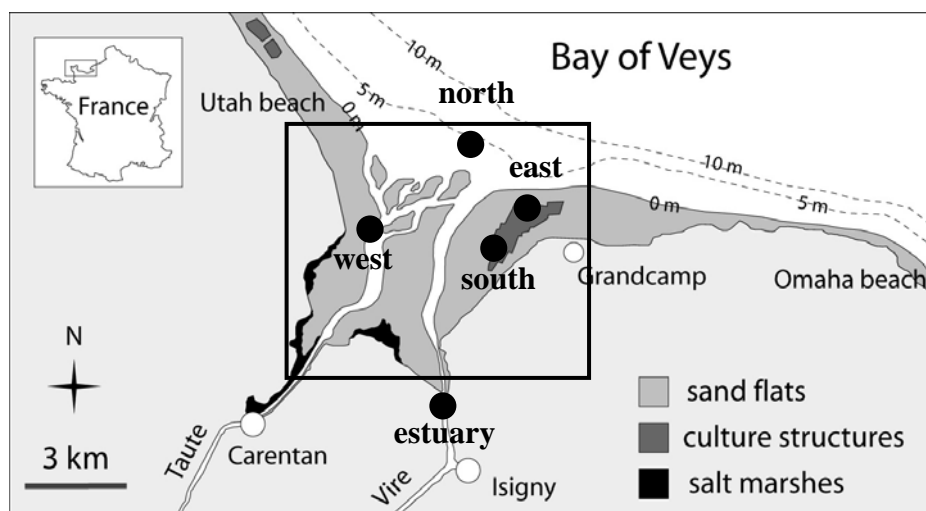


Figure 4-1: Map of the study area, the Baie des Veys estuary (modified after Dubois et al., 2007). The black box corresponds to the geographical area used in the box model of the Baie des Veys. The five points represent the sampling stations. Four are located in the bay and one in the estuary.

2.3. Comparison of P vs E curve models and processes calibration

The functions describing control of photosynthesis by light generally are defined to reproduce the usual shape of the experimental P vs E curve, which implies that it must have zero primary production at zero irradiance (Baklouti et al., 2006b). Five formulations were selected among the most widely-used expressions for the light-saturation functions (Table 4-1). According to Jassby and Platt (1976), these formulations all are described in terms of α^B and P^B_{max} , which represent the maximum light utilization coefficient and the maximum photosynthetic rate, respectively. Therefore, all equations are presented in equivalent form and may legitimately be compared with respect to their success in fitting the experimental data (Jassby and Platt, 1976). In the five formulations tested the influence of factors such as temperature and nutrients can be represented mathematically through their effect on the photosynthetic parameters, α^B and P^B_{max} (Jassby and Platt, 1976). According to Geider et al. (1997), nutrient-limitation and temperature affect phytoplankton physiology by imposing a limit on the light-saturated photosynthesis rate. Thus, P^B_{max} is considered to be a multiplicative function of temperature and nutrient availability (Eq. 6, Table 4-2). The nutrient-limitation of P^B_{max} was represented with Monod's (1949) equation, which implies that P^B_{max} depends only on the external nutrient concentration. In this study, only nutrients that imply a growth limitation were considered, nitrogen (N) and silicates (Si) (Jouenne et al., 2007). At each time-step, the lowest of the calculated nutrient limitation factors was used. The effect of temperature on P^B_{max} was described with a Q_{10} law (Eppley, 1972). Geider et al. (1997) and Behrenfeld et al. (2004) suggest that the initial slope of the P vs E curve may be variable depending on variations of environmental conditions. Therefore, as for P^B_{max} , α^B was described as a multiplicative function of temperature and nutrient-limitation (Eq. 7, Table 4-2).

The fit of the five equations as well as the calibration of parameters (i.e. the light-saturated rate of photosynthesis (P^B_{ref}), the initial slope of the photosynthesis-light curve (α^B_{ref}), the half-saturation constant for nitrogen (K_N) and silicates uptake (K_{Si}) and the coefficient in the exponential thermal effect (K_T)) on field measurements was performed using all available data at every stations and at every dates.

Table 4-1: Mathematical formulations of the photosynthesis rate limitation. All equations have been expressed in terms of the photosynthetic parameters P_{\max}^B , which is the maximum photosynthetic rate (in mg C mg Chl a^{-1} h $^{-1}$) and α^B , which is the maximum light utilization coefficient in (mg C mg Chl a^{-1} h $^{-1}$ ($\mu\text{E m}^{-2}$ s $^{-1}$) $^{-1}$). P^B (in mg C mg Chl a^{-1} h $^{-1}$) is the primary production rate standardized to chlorophyll a biomass B (mg Chl a). E is the incident light intensity available for phytoplankton ($\mu\text{E m}^{-2}$ s $^{-1}$). The determination coefficient corresponds to an estimation of the goodness-of-fit between measured and simulated primary production.

Index	Equation	Reference	R ²
(1)	$P^B = P_{\max}^B \left[1 - \exp\left(\frac{-\alpha^B E}{P_{\max}^B}\right) \right]$	Webb et al. (1974)	0.500
(2)	$P^B = P_{\max}^B \tanh\left(\frac{\alpha^B E}{P_{\max}^B}\right)$	Platt et al. (1975)	0.497
(3)	$P^B = P_{\max}^B \frac{\alpha^B E}{(P_{\max}^B + \alpha^B E)}$	Monod (1950)	0.487
(4)	$P^B = P_{\max}^B \left[\frac{\alpha^B E}{\sqrt{(P_{\max}^B)^2 + (\alpha^B E)^2}} \right]$	Smith (1936)	0.494
(5)	$P^B = \alpha^B E \exp\left(1 - \frac{\alpha^B E}{P_{\max}^B}\right)$	Steele (1962)	0.472

The fit of P vs E curve against field P vs E measurements was carried out using a nonlinear optimisation algorithm, the simplex method (Nelder and Mead, 1965). The convergence test aimed at minimizing the sum of the squared residuals. Initial conditions for parameters were chosen randomly and the optimisation procedure was run 100 times to get the best fit and to avoid local minima. A bootstrap method was applied 500 times in order to evaluate the variability of estimated parameter values. Simple linear regressions were used to estimate the quality of the parameter optimisation and to quantify the relationships between the measured and simulated P vs E curves as well as between the measured and simulated Chl a standing stocks. The goodness-of-fit was tested according to the determination coefficient of the regression $Y=aX+b$ as suggested by Mesplé et al. (1996), where values of X are observed values and values of Y are predicted ones.

2.4. Application in the ecosystem model

The best one of the five tested P vs E curve models (see § 2.3) and estimated parameters from field measurements was implemented in an ecosystem model. The simulation obtained was compared with a more classical approach using parameters based on published values and a validation performed on standing stocks. In order to clarify the comparison, the former simulation was called the “process simulation” and the latter was called the “reference simulation” throughout the paper.

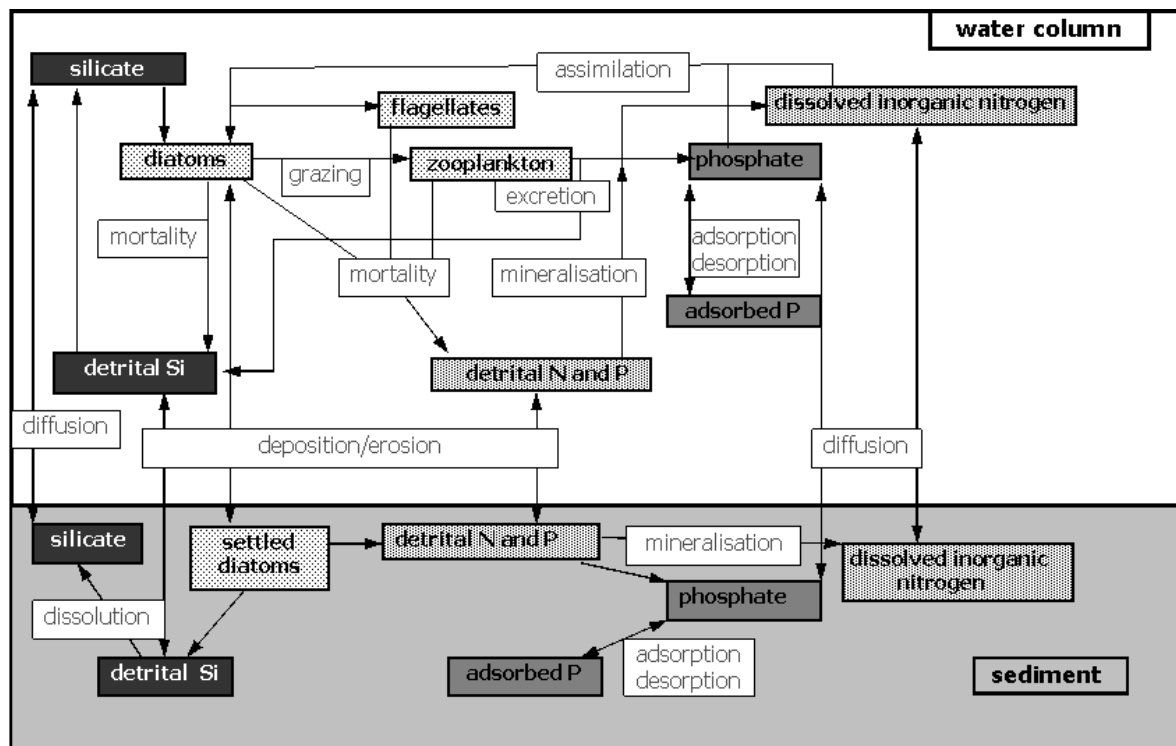


Figure 4-2: Conceptual diagram of the biogeochemical model for the Baie des Veys ecosystem.

The physical sub-model is a box model without spatial discretisation. The theoretical position of the box is indicated on Fig. 4-1. The box corresponds to the mean features of the area under study. The surface is 50 km², the depth is 5 m and the average residence time is 5 days (Grangeré, unpublished data). In the Baie des Veys ecosystem no significant spatial differences was highlighted in the dynamic of the main state variables (i.e. chlorophyll *a*, nutrient concentrations) (Jouenne, unpublished data). Thus, the use of a single box model allowed to simulate the average pattern of the main state variables in the modelled domain.

The biogeochemical model used in this study was developed by Ménesguen and Hoch (1997), Guillaud et al. (2000), and Ménesguen et al. (2007). It is a classical NPZD model (Nutrients, Phytoplankton, Zooplankton, and Detritus) expressed in nitrogen units. The model has 11 state variables and its conceptual structure is presented in Fig. 4-2. All formulations and parameters for phytoplankton growth used in the “process simulation” and in the “reference simulation” are indicated in Table 4-2. All other state variable equations and parameters used in this study are the same than in Guillaud et al. (2000). We decided to use this ecosystem model, because it was implemented in the Baie de Seine which is close to the Baie des Veys.

In the “process simulation”, the Smith’s model and corresponding parameters were used (see § 2.3., Table 4-2 and result section § 3.1.). The introduction of photosynthetic processes estimated from field measurements in an ecosystem model needs the use of a conversion factor between primary production (P^B) and growth rate (μ): the chlorophyll *a* to carbon ratio (Chl *a*:C) (Eq. 11, Table 4-2). Two approaches were tested, in a first attempt, a constant value for the Chl *a*:C ratio was used (Chl *a*:C = 0.03 mg Chl *a* mg C⁻¹), then, a variable Chl *a*:C ratio was implemented. Different ways are used to introduce a variable Chl *a*:C ratio in biogeochemical models, from basic empirical correlations (Cloern et al., 1995) to analytical formulations based on underlying mechanisms (Geider et al., 1996, 1998). Multi-nutrient models based on an empirically-derived Chl *a*:C ratio should be adequate in models for most oceanographic modelling scenarios (Flynn, 2003b); therefore, the empirical formulation of the Chl *a*:C ratio proposed by Cloern et al. (1995) was used:

$$Chl a:C = 0.003 + 0.0154 \exp(0.050T) \exp(-0.059E) \min(f_N, f_{Si}) \quad (13)$$

where T is the temperature (°C), f_N and f_{Si} are the nitrogen and silicates limitation, respectively (Eq. 9, for values see Table 4-2). E is the daily irradiance (E m⁻² d⁻¹) averaged over the depth of the mixed layer (H) as follows:

Table 4-2: Comparison between formulations and parameters used in the “process simulation” and in the “reference simulation”. P_{\max}^B is the maximum photosynthetic rate for a given temperature and nutrient concentration, with P_{ref}^B as the reference value of P_{\max}^B at 0°C under nutrient-replete conditions. α^B is the initial slope of the P vs E curve, with α_{ref}^B as the reference value of α^B at 0°C under nutrient-replete conditions. N and Si are nitrogen and silicates concentrations respectively, and, K_N and K_{Si} are the half-saturation constants for nitrogen and silicates uptake respectively. E is the daily irradiance and E_{opt} is the optimal light intensity. T is the Celsius temperature and K_T is the coefficient in the exponential thermal effect. μ_{\max} is the maximum growth rate at 0°C.

	Process simulation	Reference simulation
Photosynthesis rate limitation (Smith, 1936)	$P^B = P_{\max}^B \left[\frac{\alpha^B E}{\sqrt{(P_{\max}^B)^2 + (\alpha^B E)^2}} \right] \quad (4)$	$f_E = \frac{E}{E_{\text{opt}}} \sqrt{1 + \left(\frac{E}{E_{\text{opt}}} \right)^2} \quad (8)$
	$P_{\max}^B = P_{\text{ref}}^B \min(f_N, f_{Si}) f_T \quad (6)$	
	$\alpha^B = \alpha_{\text{ref}}^B \min(f_N, f_{Si}) f_T \quad (7)$	
Nutrient limitation	$f_N = \frac{N}{N + K_N} \quad f_{Si} = \frac{Si}{Si + K_{Si}} \quad (9)$	
Temperature effect	$f_T = \exp(K_T T) \quad (10)$	
Growth rate	$\mu = P^B \text{ Chl } a:C \quad (11)$	$\mu = \mu_{\max} f_T \min(f_E, f_N, f_{Si}) \quad (12)$
Parameter calibration	Optimisation using field measurements (this study)	Published parameters (Guillaud et al., 2000)
Photosynthetic parameters	$P_{\text{ref}}^B = 0.84 \pm 0.13 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$ $\alpha_{\text{ref}}^B = 0.0091 \pm 0.0014 \text{ (mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ (}\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}\text{)}^{-1}\text{)}$	$\mu_{\max} = 0.55 \text{ d}^{-1} \text{ (0.4-3.3)*}$ $E_{\text{opt}} = 55 \text{ W m}^{-2}$
Nutrient parameters	$K_N = 0.5 \pm 0.2 \mu\text{mol N l}^{-1}$ $K_{Si} = 3.5 \pm 1.1 \mu\text{mol SiOH l}^{-1}$	$K_N = 2 \mu\text{mol N l}^{-1} \text{ (0.02-10.2)*}$ $K_{Si} = 1 \mu\text{mol SiOH l}^{-1} \text{ (0.2-22)*}$
Temperature parameter	$K_T = 0.12 \pm 0.017 \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$	$K_T = 0.07 \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$

*Values indicated into brackets correspond to the range available in the literature (Sarthou et al., 2005).

$$E = \left(\frac{E_0}{kH} \right) [1 - \exp(-kH)] \quad (14)$$

where E_0 ($E \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) is daily irradiance just below the surface and H is the mean depth of the Baie des Veys water column, $H = 5 \text{ m}$, k (m^{-1}) is the spectrally averaged light attenuation coefficient.

In the “reference simulation”, the only difference between equations used in this study and those published by Guillaud et al. (2000) is the formulation of the light limitation on phytoplankton growth. According to results obtained in the section on the comparison of primary production equations (see § 4.1.), we decided to implement Smith’s equation instead of Steele’s as used by Guillaud et al. (2000) (Table 4-2). The influence of nutrient limitation was also described using Monod’s formulation, considering nitrogen and silicate. Temperature effect is also described using the Q_{10} law. Growth rate was expressed using a threshold approach depending on the most limiting function between light limitation and nutrient limitation (Liebig’s law, Eq. 12, Table 4-2). Parameter used for primary production are the same than those used in Guillaud et al. (2000) and came from published values (Table 4-2). In their study, validation of the biogeochemical model was performed by estimating the general standard deviation between simulated and observed standing stocks (i.e. chlorophyll a and nutrients).

Two boundaries were considered: the northern one receives inputs from the Baie de Seine, whereas the southern one receives inputs from the rivers. Landward boundary conditions were derived from measurements in the four tributaries. Nutrients (inorganic nitrogen and silicate) were measured monthly by the “Agence de l’eau Seine-Normandie”, and river discharges were measured daily by the “Direction Régionale de l’ENvironnement (DIREN)”. Seaward boundary conditions for nutrients and organic matter came from outputs of the three-dimensional model of the Baie de Seine developed by Cugier et al. (2005). A constant value of $0.5 \mu\text{mol N l}^{-1}$ corresponding to average winter concentrations was imposed as the boundary condition for diatom biomass in order to ensure that the phytoplankton dynamics simulated by the box model resulted from the internal functioning rather than dynamics forced by the boundary conditions.

3. Results

3.1. Comparison of primary production models and processes calibration

The fit of the five formulations tested was performed for the whole available data set of P vs E curves. For each formulation a linear regression was performed between measured and simulated primary production. The estimation of determination coefficients displayed on Table 4-1 indicates that the best fits of the primary production equations to the P vs E curves were obtained with the formulations of Webb et al. (1974), Platt et al. (1975), and Smith (1936). Conversely, the worst fits were given by Monod's (1950) and Steele's (1962) equations. The modelled P vs E curves displayed on Fig. 4-3 were chosen in order to illustrate the fit of the five formulations against an example of field P vs E curve. As a whole, results showed an adequate fit for Webb et al., Platt et al. and Smith equations. In contrast, at intermediate irradiance (200 – 600 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Monod's equation under-estimated the production, whereas at high irradiance ($> 800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), it reached its plateau too slowly (Fig. 4-3). Similarly, Steele's curve under-estimated production at low irradiance ($< 300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$), over-estimated production between 300 and 800 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and showed decreased production at high irradiance ($> 800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) corresponding to photoinhibition (Fig. 4-3).

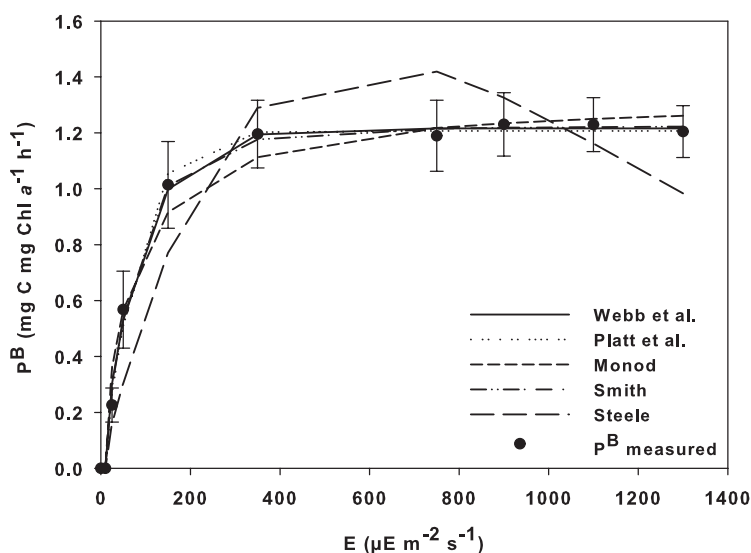


Figure 4-3: Fits of the five studied equations for one example of photosynthesis versus irradiance (P vs. E) response curve measured on April 14, 2003 in the Baie des Veys ecosystem. At this sampling date, available P vs E curves were averaged spatially and vertically for the four bay stations (average values and standard deviations were indicated).

In this example, the maximum photosynthetic rate (P^B_{max}) was similar for the Webb et al., Platt et al., and Smith equations (ca. 1.22 mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1}$), whereas it was higher for the Monod and Steele equations (ca. 1.33 and 1.46 mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1}$ respectively, Fig. 4-3). The maximum light utilization coefficient (α^B) showed that extreme values always were obtained for the Steele and Monod equations, ca. 0.0024 and 0.0198 (mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1} (\mu E m^{-2} s^{-1})^{-1}$) respectively against ca. 0.0122 (mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1} (\mu E m^{-2} s^{-1})^{-1}$) for the Webb et al., Platt et al., and Smith equations. As a whole these results are in accordance with the trend obtained when fitted formulations against the whole data set (see determination coefficients, Table 4-1). The correlation between measured and simulated production was presented for the optimisation performed using Smith's equation (Fig. 4-4). Results showed a good agreement between measured and simulated production for the low production value, whereas, the highest measured production was not well simulated ($P^B > 6$ mg C mg Chl $a^{-1} h^{-1}$). The same trends were obtained for the other P vs E formulations (data not shown).

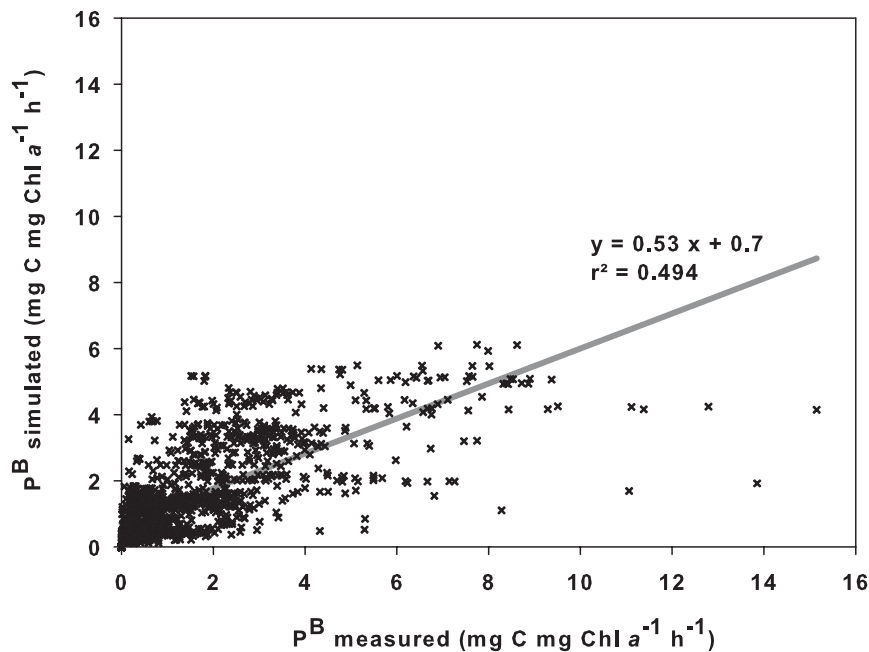


Figure 4-4: Relationship between primary production measured in the Baie des Veys estuary and simulated from the Smith (1936) equation. The solid line represents the linear regression between both variables (n=1335).

In order to highlight when discrepancies occurred, temporal variations of predicted P^B_{max} and α^B were calculated according to equations 6 and 7 (Table 4-2) date by date using calibrated rate-process parameters (Table 4-2) and field measurements of

nutrients (N and Si) and temperature (T). Predicted P_{\max}^B and α^B were compared with observed P_{\max}^B and α^B extracted from field P vs E curves using the basic Smith's model. Good agreement occurred between observed and predicted P_{\max}^B and α^B . The seasonal trends of both observed and predicted P_{\max}^B and α^B were similar, with maxima in summer and minima in winter; however, some discrepancies were obtained mainly during summer when rates of production were the highest (Figs. 4-5 a and b, respectively). At this period, the simulation under-estimated observed P_{\max}^B and α^B .

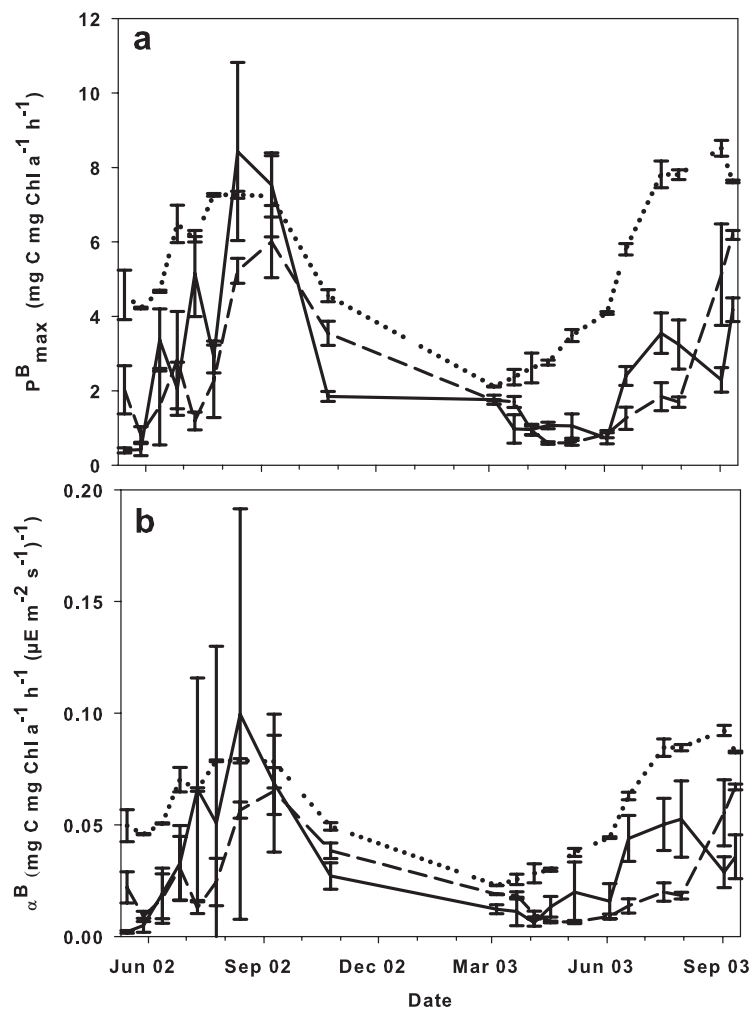


Figure 4-5: Variation of (a) the maximum photosynthetic rate (P_{\max}^B) and (b) the maximum light utilization coefficient (α^B) in the Baie des Veys between May 2002 and October 2003. Solid lines represent data. Dashed lines represent simulations with temperature and nutrient limitations. Dotted lines represent simulations with temperature limitation but without nutrient limitation. At each sampling time, data were averaged spatially and vertically for the four bay stations (average values and standard deviations were indicated).

3.2. Application of the primary production model and parameters in the ecosystem model

Application of the Chl *a*:C ratio formulation developed by Cloern et al. (1995) to the data set measured in the Baie des Veys showed the variability of the Chl *a*:C ratio over the sampling period (Fig. 4-6). Significant differences were highlighted between bay stations and estuary stations. In the estuary, the Chl *a*:C ratio ranged from 0.025 to 0.04 mg Chl *a* mg C⁻¹, whereas the ratio had a greater range in the bay, from 0.005 to 0.03 mg Chl *a* mg C⁻¹. In the bay, maximal Chl *a*:C ratios occurred in spring and summer and minimal values in autumn and winter, whereas in the estuary, the opposite pattern was highlighted. The estimated Chl *a*:C ratios for bay stations based either on the variables simulated by the ecosystem model or on measured data displayed the same pattern in 2002 and 2003 (Fig. 4-6).

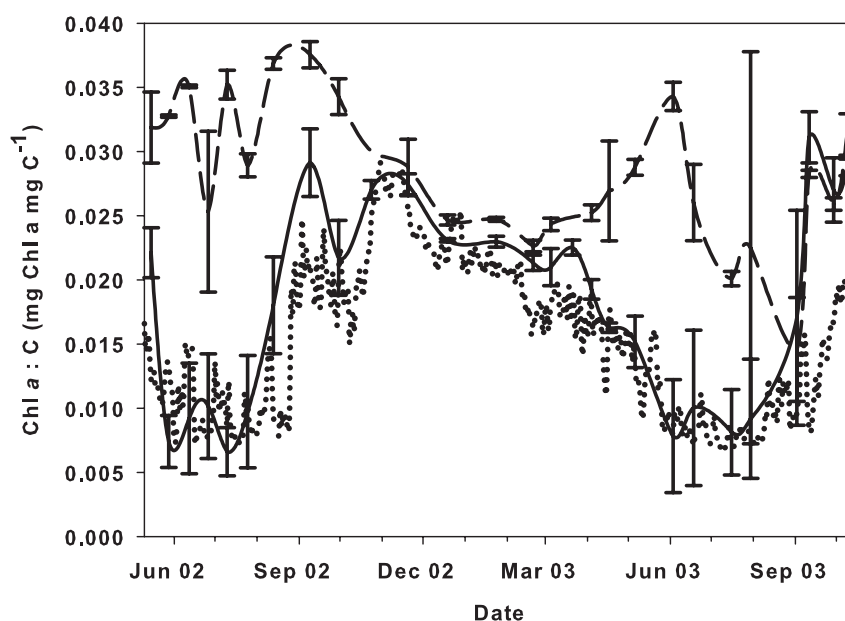


Figure 4-6: Variation of Chl *a*:C ratio calculated from data measured in the Baie des Veys (solid line) and in the estuary (dashed line) for May 2002 through October 2003 using the formulation developed by Cloern et al. (1995). At each time, data were averaged spatially and vertically for the four bay stations and vertically for the estuary station (average values and standard deviations were indicated). Simulation of the time course of the Chl *a*:C ratio in 2002 and 2003 (dotted line) within the ecosystem model using the Cloern formulation implemented into the ecosystem model.

When entered into the ecosystem model, the parameters estimated from P vs E curve measurements (i.e. “process simulation”, Table 4-2) along with the variable Chl *a*:C

ratio (Fig. 4-7b, d) gave phytoplankton dynamics close to those obtained with the reference simulations for both years (Fig. 4-7.a, c). However, the estimation of the determination coefficient for the process and the reference simulation indicated that the representation of standing stocks is better in the reference simulation ($r^2=0.55$ for 2002 and $r^2=0.66$ for 2003) than in the process simulation ($r^2=0.49$ for 2002 and $r^2=0.47$ for 2003).

In 2002, the process simulation enabled to simulate the autumn phytoplankton bloom with a slightly over-estimated magnitude, which was not shown by the reference simulation. The use of a fixed Chl *a*:C ratio led to an over-estimation of the phytoplankton biomass in spring 2002 (Fig. 4-7b), whereas the best simulation was obtained using this fixed value in 2003 (Fig. 4-7d).

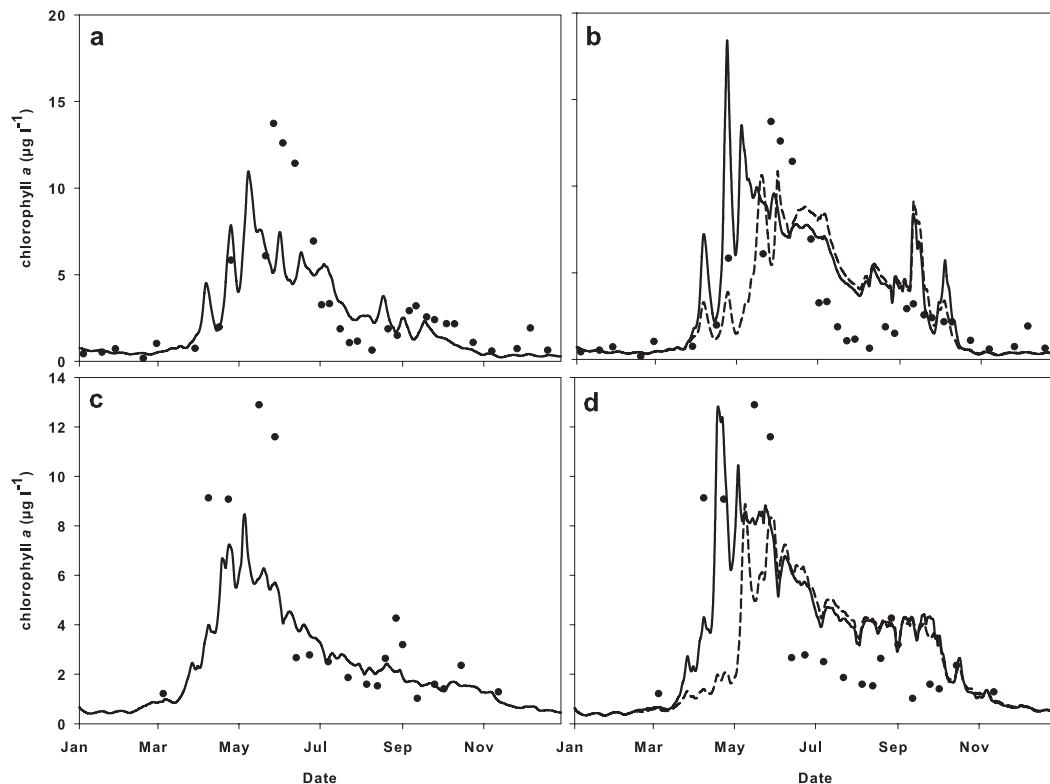


Figure 4-7: Simulation of the time course of the Baie des Veys chlorophyll *a* concentrations in 2002 (a) and (b) and 2003 (c) and (d). In the reference simulations (a) and (c) the model was fit using published parameter values so that simulated chlorophyll *a* was closest to measured chlorophyll *a*. In the process simulations (b) and (d), models were fit using parameters estimated from rate processes. Dashed lines correspond to a variable Chl *a*:C ratio and solid lines correspond to a fixed Chl *a*:C ratio of 0.03 mg Chl *a* mg C⁻¹. Dot corresponds to chlorophyll *a* measurements performed at the north station.

4. Discussion

Mechanistic or empirical relationships can be used to model ecological processes in an ecosystem. Mechanistic formulations are not commonly used in ecosystem modelling because all underlying mechanisms are not yet adequately documented. Empirical relationships are based on field and laboratory measurements. Baklouti et al. (2006b) argue that empirical formulations are more appropriate in data-rich areas than in under-sampled marine systems. The large data set available for the Baie des Veys estuary for 1.5 years enabled us to choose an empirical formulation rather than a complex mechanistic formulation to model phytoplankton processes. Data collection at fortnightly intervals (Jouenne et al., 2007) allowed adequate estimation of most of the process rates, as shown by Lawson et al. (1996). To our knowledge, no previous study provides a calibration for empirical formulations of primary production using a field data set of photosynthetic processes in natural phytoplankton assemblages. Jassby and Platt (1976) used a comparable data set in order to examine the behaviour of different formulations of the P vs E curves, but did not use it to calibrate rate processes. Struski and Bacher (2006) calibrated an empirical model of primary production based on biomass, photic depth and incident irradiance using field measurements of photosynthetic processes; however, the data set included only three sampling periods. Other studies were based only on monoalgal cultures in laboratory conditions (e.g. Geider et al., 1997 and references therein).

4.1. Selection and calibration of the primary production model

4.1.1. Choice of the best formulation

The first task was to choose the best empirical formulation of the photosynthesis vs irradiance response curve (P vs E curve) for the Baie des Veys ecosystem. Five of the most frequently-used empirical formulations of the P vs E curves were compared in their ability to describe the available data set. The Webb et al. (1974), Jassby and Platt (1976), and Smith (1936) formulations described the observed P vs E curves reasonably well. Monod's (1950) and Steele's (1962) formulations did not adequately describe

photosynthesis as a function of irradiance in this ecosystem. Furthermore, the Steele formulation indicated photoinhibition at high irradiance; however, measurements of primary productivity in the Baie des Veys never showed the existence of photoinhibition in this ecosystem (Jouenne et al., 2007). Steele's formulation is commonly used in ecosystem models to describe phytoplankton growth (Ebenhöh et al., 1997). Generally, results obtained with this formulation were consistent even if there was no photoinhibition in the ecosystem studied. Because of the strong influence of suspended particulate matter in coastal waters (Ebenhöh et al., 1997), irradiance seldom reaches levels at which photoinhibition occurs. Photoinhibition is a built-in feature of Steele's formulation, and the photosynthetic responses above and below the inhibition threshold are not independent (Jassby and Platt, 1976). In our study, Steele's equation over-estimated production for an intermediate irradiance. Because of this, we assume that in classical ecosystem models, the good fits obtained between measured and simulated biomass mainly resulted from parameter adjustment rather than adequate reproduction of rate processes (Brush et al., 2002). The aim of this work was to introduce a primary production model in an ecosystem model, thus, our final choice of Smith (1936) was motivated by the existence of an analytical solution for the depth-averaging effect, which avoids numerical integration (Duarte, 2006). Indeed, processing time is a major problem to consider in complex ecosystem models, particularly if the biogeochemical model is coupled with a two- or three-dimensional hydrodynamic model (Robson, 2005). However, the constant improvement of computational ability is gradually reducing this difficulty (Flynn, 2003b).

4.1.2. Parameter estimation and validation

In empirical relationships, parameter estimation is not easy because parameter values depend mainly on the ecosystem under study and on the available data set. Thus, estimations vary widely in the literature (Sarhou et al., 2005). We decided to estimate parameters on rate processes (primary production) rather than standing stocks (chlorophyll *a*) in order to ensure that phytoplankton production was estimated as well as biomass (Zonneveld, 1998; Brush et al., 2002). In our opinion, this is an intermediate step

between pure empirical formulations on biomass alone, and full mechanistic formulations as in Geider et al. (1996, 1998); however, our alternative solution can be used only for ecosystems where adequate photosynthetic process data are available. In this study parameter calibration was performed considering a reference temperature equal to 0°C. To our knowledge, no data for $P_{\text{ref}}^{\text{B}}$ and $\alpha_{\text{ref}}^{\text{B}}$ at 0°C exist in the literature. We extrapolated our results to 20°C in order to compare them with other published data as follows:

$$P_{\text{ref } 20^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} = P_{\text{ref } 0^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} \exp(K_{\text{T}} T) \text{ and } \alpha_{\text{ref } 20^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} = \alpha_{\text{ref } 0^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} \exp(K_{\text{T}} T)$$

with $P_{\text{ref } 0^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} = 0.84 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$, $\alpha_{\text{ref } 0^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} = 0.0091 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$, $K_{\text{T}} = 0.12^{\circ}\text{C}^{-1}$ and $T = 20^{\circ}\text{C}$.

Results obtained for $P_{\text{ref } 20^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} = 9.26 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$ and $\alpha_{\text{ref } 20^{\circ}\text{C}}^{\text{B}} = 0.1 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ were similar to that reported by Lefebvre et al. (2007) for the diatom *Skeletonema costatum*. In a review of Geider et al. (1997 and references therein), values for diatom species ranged from 0.085 to 0.217 h^{-1} for the carbon-specific light-saturated photosynthesis rate and from 0.013 to 0.087 $\text{mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ for the Chl *a*-specific initial slope (values calculated from Geider et al. (1997)). These values are consistent with our results; $P_{\text{ref}}^{\text{B}}$ varied between 0.092 and 0.278 h^{-1} , depending on the value of the Chl *a*:C ratio used (Chl *a*:C ranged from 0.01 to 0.03 $\text{mg Chl } a \text{ mg C}^{-1}$) and $\alpha_{\text{ref}}^{\text{B}} = 0.1 \text{ mg C mg Chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$. In the literature, a positive correlation between $P_{\text{max}}^{\text{B}}$ and α^{B} commonly is observed (Behrenfeld et al., 2004) although this covariability has received little attention. Indeed, the Chl *a*-specific initial slope (α^{B}) usually is considered to be a constant. Several authors (Keller, 1989; Sakshaug et al., 1989; Geider et al., 1997) suggest that α^{B} can vary with changes in environmental variables. The similarity obtained between the temporal variations of $P_{\text{max}}^{\text{B}}$ and α^{B} (Figs. 4-5 a and b) led us to introduce a variable α^{B} depending on nutrient availability and temperature. The formulation of α^{B} uses the same equation and parameters as does $P_{\text{max}}^{\text{B}}$ (Eqs. 6 and 7, Table 4-2). According to Geider et al. (1997) environmental conditions can influence the initial slope within a species. But they also suggest that the initial slope vary more amongst species. We modelled a community, thus, we assumed that the simulation of the variations of the initial slope depending on environmental conditions enabled to take into account change in the community structure along with change within species. In contrast, in more classical approach where a fixed optimal light intensity is used to model

communities like diatoms or flagellates, changes in community structure are not taken into account.

Parameter values for the half-saturation constants for nutrient uptake (nitrogen and silicate) are consistent with values available in the literature. This is not surprising due to the wide range of values published (Keller, 1989). In a review, Sarthou et al. (2005) indicated that the half-saturation constant for nitrogen (K_N) varies between 0.02 and 10.2 μM , with an average of $1.6 \pm 1.9 \mu\text{M}$, and the half-saturation constant for silicate (K_{Si}) varies between 0.2 and 22 μM , with an average of $3.9 \pm 5 \mu\text{M}$. In ecosystem models, the range of parameter values used is narrower. Generally, K_N ranges from 0.1 to 2 μM and K_{Si} from 0.3 to 2.5 μM (e.g. Keller, 1989; Fasham et al., 1990; Baretta-Bekker et al., 1994; Ménesguen and Hoch, 1997). This indicates a high sensitivity of the models to these parameters. These results highlight the importance of accurately estimating parameters for a given ecosystem.

One limitation of our work comes from the empirical formulation of processes, because the model should perform well only if the empirical model behaviour does not deviate far from the calibration data set (Baird et al., 2003). In order to avoid dependency between model and measurements, it is only possible to use a mechanistic approach like quota models, because parameters then are constrained by theoretical interpretations of processes, not by the data set. The use of quota models has the advantage of linking growth with the internal availability of nutrients by integrating intracellular storage pools (Droop, 1973, 1974). This approach allows separation of uptake from growth. Nutrient uptake depends hyperbolically on the nutrient concentration external to the cell (Zonneveld, 1996) using Monod uptake kinetics (Monod, 1950), whereas growth depends only on the intracellular quotas of nutrients (Droop, 1973). The concept of quota models is considered more realistic because if there are no more nutrients in the environment, growth can continue with nutrients previously accumulated in the cells (Collins, 1980; Haney and Jackson, 1996). This can explain the discrepancies between the maximum measured and simulated photosynthetic rates in summer. The simulation of $P^{\text{B}}_{\text{max}}$ without nutrient limitation (Fig. 4-5a) showed an adequate fit in late summer 2002. This indicated that the production in summer mainly was influenced by temperature, not by nutrient availability. Some nutrient inputs from river pulses or from sediment remineralisation can

provide sufficient nutrients to sustain phytoplankton production. This assumption agrees with Jouenne et al. (2007), who observed that in summer 2002 and 2003, the Baie des Veys ecosystem was dominated by large diatoms with high biovolumes ($> 150,000 \mu\text{m}^3 \text{ cell}^{-1}$), which were favoured by their capacity to store nutrients (Pannard et al., 2007). In contrast, the simulation of PB_{max} without nutrient limitation in 2003 over-estimated production, which indicated low nutrient availability. Because at that time communities also were dominated by large cells, we assume that use of a quota model would improve simulation of production in late summer 2002 and 2003 by considering nutrients stored in the cells. However, if species diversity is the major source of variability, the many species-specific parameters make it difficult to use such complex quota models for mixed-species populations in natural water bodies (Keller, 1989; Baird et al., 2001).

4.2. Application of processes in the ecosystem model of the Baie des Veys estuary

Use of measured photosynthetic processes in an ecosystem model requires a conversion factor between phytoplankton productivity and growth rate; the cellular ratio of chlorophyll *a* to carbon (Chl *a*:C). The variability of the Chl *a*:C ratio, which indicates the algal photoacclimative status (Geider et al., 1998), is related to irradiance, nutrient availability, and temperature (e.g. Geider, 1987; Cloern et al., 1995; Geider et al., 1998).

First, we opted for simplicity using a fixed Chl *a*:C ratio ($0.03 \text{ mg Chl } a \text{ mg C}^{-1}$). Those results inadequately simulated phytoplankton dynamics in 2002 (Fig. 4-7b); however in 2003, the best simulation of the spring bloom was obtained with this constant ratio (Fig. 4-7d). The Chl *a*:C ratio in the Baie des Veys ecosystem estimated from the formulation developed by Cloern et al. (1995) showed seasonal variability for the two years studied (Fig. 4-6). Thus, it is surprising that the best fit was obtained using a fixed value in 2003 (Fig. 4-7d). The comparison between the estimated Chl *a*:C ratios based either on the variables simulated by the ecosystem model or on measured data displayed the same pattern. This indicates an adequate implementation of the Chl *a*:C ratio into the ecosystem model: the year 2003 was a dry one characterized by low river inputs and higher water temperature (Jouenne et al., 2007). These exceptional environmental conditions led to a shift in the development of the phytoplankton spring bloom which occurred one month sooner in 2003 (April) than in 2002 (May), a more normal year (Fig.

4-7). For the two years studied the use of a fixed Chl *a*:C ratio led to a development of the spring bloom around April. The observed shift in phytoplankton dynamics can explain why in 2003 the best simulation was obtained with the fixed value of the Chl *a*:C ratio. These results also indicate that the formulation of the Chl *a*:C ratio developed by Cloern et al. (1995) did not explain all the variability in the data. This formulation was established using published studies performed on cultures grown in the laboratory at steady-state under controlled conditions of light, temperature and nutrient. The correlation obtained by Cloern et al. (1995) between calculated and measured Chl *a*:C ratio showed that 60 % of the variance contained in the data sets was explained by this relation. Although Cloern's empirical formulation takes into account a certain diversity of size (14 monoalgal cultures), these differences can partly explain why all the variability in the chlorophyll *a* dynamics was not adequately reproduced using a variable Chl *a*:C ratio in a community of mixed-species populations. From our point of view, the implementation of the empirical relationship of the Chl *a*:C ratio developed by Cloern et al. (1995) is relevant in a biogeochemical model based on empirical formulation of rate processes. Finkel (2001) showed that the Chl *a*:C ratio is highly correlated with cell size in marine diatoms. This feature is not explicitly included in the empirical formulation of Cloern et al. (1995). An interesting improvement will be to take into account the cell size dependence on the Chl *a*:C ratio, however, we thought that before making more complex the formulation of the Chl *a*:C ratio it will be more pertinent to develop size-resolved ecosystem models rather than biomass ecosystem models (Baird and Suthers, 2007).

The process simulation using parameters estimated from primary production measurements displays similar patterns than the reference simulation for chlorophyll *a* standing stocks (Fig. 4-7). Furthermore, the use of our method led directly to a satisfactory representation of the Baie des Veys phytoplankton dynamics without additional calibration of parameters. However, the metric of model assessment (i.e. see determination coefficients § 3.2.) indicated that the representation of standing stocks is better in the reference simulation than in the process simulation. In the reference simulation we used the same parameters than those from Guillaud et al. (2000). The maximum growth rate and the optimal light intensity usually were calibrated in modelling studies. In contrast, the half-saturation constants for nitrogen and silicates uptake came

from cultured experiments performed in controlled conditions for several marine phytoplankton species. The use of these parameters led to an adequate simulation of chlorophyll *a* and nutrients standing stocks (i.e. “reference simulation”). However, these parameters were adjusted from other ecosystems or estimated in laboratory experiments, thus it is not possible to ensure that underlying mechanisms are adequately simulated. Indeed, due to the high range of published parameter values (Sarhou et al., 2005) we assumed that the use of another parameter set could lead to the same representation of chlorophyll *a* standing stocks. Generally, in most modelling studies validation was performed by estimating the difference between measured and simulated standing stocks. In this approach, productivity rates were not explicitly taken into account. Thus, it is not possible to determine if the good fit obtained is the result of an adequate representation of processes or only a consequence of parameter adjustment (Brush et al., 2002). Because in ecosystems all compartments are closely linked, an adequate representation of chlorophyll *a* standing stocks could be just as well the result of a misrepresenting of primary production compensated by a misrepresenting of other processes (e.g. mortality rates, grazing by zooplankton, etc.) as the result of an adequate representation of primary production. In the process simulation, phytoplankton rate processes were estimated directly on field primary production measurements: thus, we can consider that primary production processes are adequately simulated by the ecosystem model. Estimation of annual primary production through the ecosystem model gave a rate of 139 g C m⁻² y⁻¹ in the process simulation versus 110 g C m⁻² y⁻¹ in the reference simulation for 2002, and a rate of 104 g C m⁻² y⁻¹ in the process simulation versus 92 g C m⁻² y⁻¹ in the reference simulation for 2003. Calibration of parameters on rate processes lead to increases of the estimated annual primary production of 13 % and 26 % compared with those obtained in the reference simulation. This indicates that parameters used in the reference simulation induce an under-estimation of the Baie des Veys annual primary production. Thus, because the simulations of chlorophyll *a* standing stock were almost similar in the two approaches, our results highlighted some differences in the underlying photosynthetic processes. This point is critically important because an adequate representation of standing stock without validation of productivity rate may imply a misrepresentation of other features of the ecosystem in compensation (Flynn, 2005).

5. Conclusion

This study was undertaken to improve the representation of phytoplankton rate processes in ecosystem models using field measurements of primary production. We provided an approach based on empirical relationships to calibrate and assess primary production processes in an ecosystem model without using complex mechanistic formulations. The introduction of parameters estimated from productivity data in an ecosystem box model led directly to an adequate simulation of phytoplankton dynamics. Furthermore, estimations of the annual primary production were 13 % and 26 % higher in our approach compared with the reference simulation. Nevertheless, some underestimation of production remained in late summer for the two years studied. In our opinion, this discrepancy was explained by the formulation of nutrient limitation, which did not account for the existence of intracellular nutrient storage pools. An improvement would be use of a more mechanistic approach like quota models in order to consider the effect of nutrients on assimilation and growth. However, the introduction of quota models in ecosystem models is not easy, especially for ecosystems with numerous microalgal successions. In order to account for populations or communities structure, it will be necessary to develop more complex ecosystem models like size-resolved models (e.g. Baird and Suthers, 2007), or population models (e.g. Baird and Emsley, 1999) rather than biomass models. Similarly, the use of a variable Chl a :C ratio is essential to adequately reproduce the seasonal pattern of phytoplankton dynamics; nevertheless, in numerous ecosystem models, only a simple conversion factor is used. The formulation in our study was empirical because it was based on phytoplankton grown under steady-state conditions in the laboratory. Future dynamic ecosystem models will become more realistic when using a mechanistic approach that describes the underlying mechanisms of photoacclimation, such as those developed by Geider et al. (1998). In our opinion, our approach has the main advantages of being less difficult to undertake than the implementation of complex mechanistic formulations into ecosystem models. However, our results were strongly dependent on the large available data set of P vs E curves. Although similar data set are not usually available in all ecosystems, we thought that the constant increase of monitoring network could lead to more measurements of primary

production. Thus, in ecosystems with a similar data set, our approach could be used to improve calibration of processes in dynamic simulation models. In other cases, we believe that the use of mechanistic formulations of processes in ecosystem models is essential in order to adequately represent rate processes as well as standing stocks.

Chapitre 5

Modelling the influence of environmental factors on
year-to-year variability of the physiological status
of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an
estuarine embayment

Karine Grangeré, Alain Ménesguen, Sébastien Lefebvre, Cédric Bacher, Stéphane Pouvreau. Article publié dans Journal of Sea Research.

Abstract

It is well known that temporal changes in bivalve body mass are strongly correlated with temporal variations in water temperature and food supply. In order to study the influence of the year-to-year variability of environmental factors on oyster growth, we coupled a biogeochemical sub-model, which simulates trophic resources of oysters (i.e. phytoplankton biomass via chlorophyll *a*), and an ecophysiological sub-model, which simulates growth and reproduction (i.e. gametogenesis and spawning), using mechanistic bases. The biogeochemical sub-model successfully simulated phytoplankton dynamics using river nutrient inputs and meteorological factors as forcing functions. Adequate simulation of oyster growth dynamics requires a relevant food quantifier compatible with outputs of the biogeochemical sub-model (i.e. chlorophyll *a* concentration). We decided to use the phytoplankton carbon concentration as quantifier for food, as it is a better estimator of the energy really available to oysters. The transformation of chlorophyll *a* concentration into carbon concentration using a variable chlorophyll *a* to carbon ratio enabled us to improve the simulation of oyster growth especially during the starvation period (i.e. autumn and winter). Once validated, the coupled model was a suitable tool to study the influence of the year-to-year variability of phytoplankton dynamics and water temperature on the gonado-somatic growth of the Pacific oyster. Four years with highly contrasted meteorological conditions (river inputs, water temperature and light) 2000, 2001, 2002 and 2003, were simulated. The years were split into two groups, wet years (2000 and 2001) and dry years (2002 and 2003). Significant variability of the response of oysters to environmental conditions was highlighted between the four scenarios. In the wet years, an increase in loadings of river nutrients and suspended particulate matter led to a shift in the initiation and the magnitude of the phytoplanktonic spring bloom, and consequently to a shift in oyster growth patterns. In contrast, in the dry years, an increase in water temperature -especially during summer- resulted in early spawning. Thus, the gonado-somatic growth pattern of oysters was shown to be sensitive to variations in river loadings and water temperature. In this context, the physiological status of oysters is discussed using a relevant indicator of energy needs.

Keywords : Biogeochemical model, Dynamic Energy Budget model, temperature, food supply, phytoplankton carbon concentration, physiological status, France, Normandy, Baie des Veys.

Résumé

Il a été largement documenté que les changements temporels dans la masse de chair des bivalves sont fortement corrélés aux variations de la température de l'eau et la disponibilité en nourriture. Afin d'étudier l'influence de la variabilité inter-annuelle des facteurs environnementaux sur la croissance des huîtres, nous avons réalisé un couplage entre un sous-modèle biogéochimique qui simule les ressources trophiques des huîtres (i.e. la biomasse phytoplanctonique sous forme de chlorophylle *a*), et un sous-modèle écophysiological qui simule la croissance et la reproduction (i.e. gamétogénèse et ponte) en utilisant des processus mécanistiques. Le sous-modèle biogéochimique simule de manière satisfaisante la dynamique du phytoplancton en utilisant les apports par les rivières et les conditions météorologiques comme variables forçantes. Une représentation satisfaisante de la dynamique de la croissance des huîtres nécessite de déterminer un proxy pertinent de la nourriture disponible qui soit compatible avec les résultats du modèle biogéochimique (i.e. concentration en chlorophylle *a*). Nous avons choisi d'utiliser la concentration en carbone du phytoplancton pour représenter la quantité de nourriture disponible, car c'est un meilleur estimateur de l'énergie réellement disponible pour les huîtres. La transformation de la chlorophylle *a* en carbone réalisée en utilisant un rapport chlorophylle *a* sur carbone variable nous a permis d'améliorer la simulation de la croissance particulièrement au cours de la période d'amaigrissement (i.e. automne et hiver). Une fois validé, le modèle couplé a permis d'étudier l'influence de la variabilité inter-annuelle de la dynamique du phytoplancton et de la température de l'eau sur la croissance gonado-somatique de l'huître. Pour cela, quatre années présentant des conditions météorologiques très contrastées (apports par les rivières, température de l'eau, lumière) 2000, 2001, 2002 et 2003 ont été simulées. Une variabilité significative de la réponse des huîtres a été mise en évidence entre les quatre scénarios. Pour les années humides, une augmentation des apports par les rivières en nutriments et matière en suspension a conduit à un décalage dans l'initiation et l'amplitude de l'efflorescence phytoplanctonique printanière, et par conséquent à un changement des schémas de croissance de l'huître. A l'inverse, pour les années sèches l'augmentation de la température de l'eau –surtout pendant l'été- induit une ponte plus précoce. Les résultats ont mis en évidence une sensibilité de la croissance gonado-somatique de l'huître aux variations des apports par les rivières et à la température de l'eau. Dans ce contexte, les variations de l'état physiologique de l'huître ont été discutées en utilisant un indicateur des besoins énergétiques.

Mots-clés : Modèle biogéochimique, modèle de budget d'énergie dynamique, température, disponibilité en nourriture, concentration en carbone phytoplanctonique, état physiologique, France, Normandie, Baie des Veys.

1. Introduction

Environmental conditions are one of the identified causes of year-to-year variability of individual growth and population dynamics of estuarine benthic species. Several studies have described the influence of year-to-year environmental variability of reproductive success and biomass of macrobenthic animals living on tidal flats (e.g. Beukema, 1982, Beukema et al., 1993, 1998, Zwarts, 1991). For example, it was clearly established for numerous benthic species that cold winters enable better reproduction leading to improved recruitment success in the following summer than mild winters (Beukema et al., 1993, 1998, Philippart et al., 2003). A negative relationship was also found between temperature and bivalve mass loss in winter (Zwarts, 1991). Beukema and Cadée (1991) highlighted a strong correlation between temporal fluctuations in the growth pattern of *Macoma balthica* and the abundance of planktonic diatoms. It is well known that temporal variations in the body weight of numerous bivalves depend on a combination of temperature and food supply (Zwarts, 1991, Honkoop and Beukema, 1997). In estuarine ecosystems, temporal variations in food supply (i.e. phytoplankton) are highly correlated with variations in river nutrient loadings (Carmichael et al., 2004) and consequently with meteorological conditions through rainfall. However, the influence of year-to-year variability of environmental conditions (water temperature, watershed supplies or primary production) on the physiological status (growth and reproduction) of cultivated oysters has seldom been studied. For instance, some year-to-year differences in growth and mortality patterns of cultivated oysters were positively linked with the river flows in the Baie des Veys ecosystem (Normandy, France; Samain and Mc Combie, 2008, pp. 21-22). The underlying hypothesis to this phenomenon is that the increase of nutrient inputs induces an increase of phytoplankton concentrations leading to a shift in oyster physiological status.

Because of the numerous processes involved, it is impossible to study the physiological response of bivalves to variations in environmental factors only using field measurements. Further insight can be gained by using a modelling tool that integrates the physiological processes of oysters (determined experimentally) and environmental processes that control oyster development. Numerous ecophysiological models describing growth and reproduction of a number of bivalve species are available in the literature.

Some are net-production models (e.g. Barillé et al., 1997a, Solidoro et al., 2000, Ren and Ross, 2001, Hawkins et al., 2002), others are based on more mechanistic rules: the dynamic energy budget theory (e.g. Ren and Ross, 2005, Pouvreau et al., 2006). Although these approaches differ in how they use the energy acquired from the environment, a common feature to all the models is that they are forced by environmental variables (i.e. food supply and temperature). In contrast, studies describing the coupling of an ecosystem model and a bivalve ecophysiological model are less numerous. Most of these studies were conducted with the aim of improving the management of shellfish aquaculture and fishery (Dowd, 1997, Pastres et al., 2001, Marinov et al., 2007, Sato et al., 2007) or to assess the carrying capacity of cultivated ecosystems (Raillard and Ménesguen, 1994, Duarte et al., 2003, Grant et al., 2007, Ferreira et al., 2008, Spillman et al., 2008). These models link biogeochemical models of varying complexity with net production models that primarily describe the growth of total soft body weight. Reproduction and spawning are seldom explicitly modelled. Generally, spawning is considered to be a simple loss of total soft tissue weight (Hawkins et al., 2002) and its timing is often imposed as a function of field knowledge rather than of mechanistic knowledge (e.g. Raillard et al., 1993).

Whereas temperature is a well studied forcing variable, the measure of the availability of food in the environment in quantity and in quality is still a matter of debate, as is incorporation in models. Pouvreau et al. (2006) developed an ecophysiological model based on the Dynamic Energy Budget theory (Kooijmann, 2000) to simulate the growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in different environmental conditions (i.e. food supply and temperature). Their model allowed adequate simulation of oyster growth and reproduction both in controlled and natural conditions using chlorophyll *a* measurements as a proxy for food. However, in spite of these satisfactory simulations, some discrepancies (e.g. the need to adjust the half-saturation coefficient for food uptake in each experiment) led the authors to question the choice of chlorophyll *a* as quantifier for phytoplankton abundance (Pouvreau et al., 2006). In recent studies (i.e. Bourlès et al., 2009-this issue), a new food quantifier based on cell counts (cell number per volume) was successfully applied to the oyster DEB model for different cultivated areas with different field conditions. However, as outputs of biogeochemical models are generally based on Chl *a* and not yet on cell counts, coupling bivalve ecophysiological models and biogeochemical models does not allow the use of this kind of food quantifier.

The aim of this study was to assess the influence of inter-annual variability in environmental conditions (i.e. temperature and river inputs) on ecosystem dynamics and particularly on the physiological processes of cultivated oysters in the Baie des Veys ecosystem, an estuarine embayment in Normandy (France). Simulations were performed for four years with highly contrasted environmental conditions and were interpreted using the ratio between energy demand and energy input as an indicator of the oyster physiological status.

For this purpose, we coupled a biogeochemical sub-model that simulates trophic resources of oysters and an ecophysiological sub-model that simulates oyster growth and reproduction. In a first attempt, the ecophysiological sub-model was implemented using chlorophyll *a* as quantifier for food. Then, results were compared with simulations obtained using a new food quantifier; the phytoplankton carbon concentration which is a good estimate of the food that is really available to herbivores. Simulations of the coupled model performed using the best food quantifier were compared with available data to validate the simulation of phytoplankton and oyster growth dynamics. Once validated, this coupled model provided a suitable tool to explore the physiological response of oyster to year-to-year variations in environmental conditions.

2. Methods

2.1. Study site and environmental dynamics

The Baie des Veys is located on the French coast of the English Channel, in the western part of the Baie de Seine (Fig. 5-1). It is an estuarine bay under a macrotidal regime (the maximum tidal range reaches 8 m and the mean depth is around 5 m) with an intertidal zone of around 37 km². The intertidal area supports considerable oyster farming activity (10 500 tons of biomass) in an area of approximately 160 ha. In its southern part, the bay receives freshwater inputs from four rivers that drain a catchment area of approximately 3 500 km². The total mean discharge is around 53 m³ s⁻¹ (ranging from 2.2 m³ s⁻¹ at lowest water level to 400 m³ s⁻¹ during floods). The Vire is the main river and supplies 40% of total inputs. The primary production dynamics of the Baie des Veys

ecosystem was described in Jouenne et al. (2007). These results indicate that river nutrient inputs lead to a phytoplanktonic bloom during spring, with a prevalence of diatoms. This bloom is initially limited by a decrease in silicon availability in late spring, followed by a decrease in nitrogen concentration two weeks later. Generally, *Phaeocystis* cells were seen to develop between the periods of silicon and nitrogen limitation in spring.

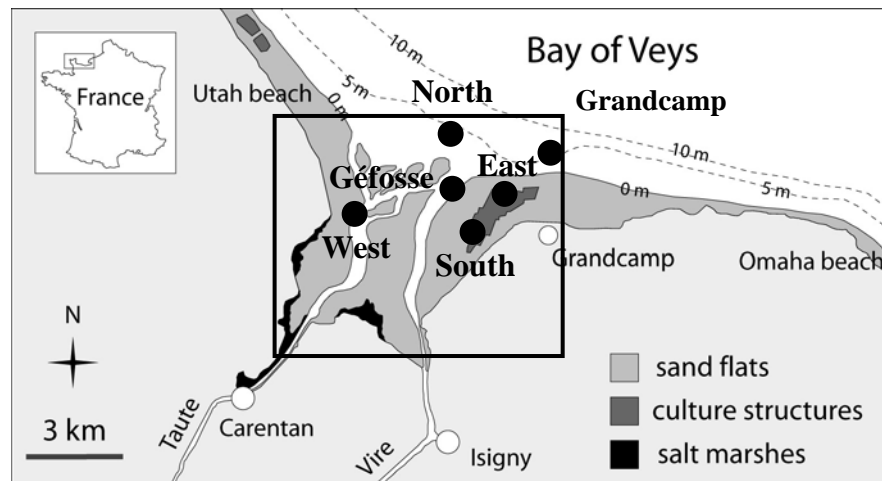


Figure 5-1: Map of the study area, the Baie des Veys estuary (modified after Dubois et al., 2007). The black box corresponds to the geographical area used in the box model of the Baie des Veys. The six points represent the sampling stations.

2.2. Modelling strategy

The first step was to build a biogeochemical model to adequately simulate trophic resources of oysters (i.e. primary production) and water temperature as a function of environmental conditions (river inputs, meteorology). Our biogeochemical model was based on models previously developed by Ménesguen et Hoch (1997), Guillaud et al. (2000) and Cugier et al. (2005) (see § 2.3). The second step was to build an ecophysiological model to simulate oyster growth and reproduction as a function of trophic resources and water temperature. For this purpose, we used the oyster DEB model developed by Pouvreau et al. (2006) which was modified in order to improve the coupling with the biogeochemical model (see § 2.6 and 2.7). The final step was to couple the two sub-models to create a suitable tool to simulate temporal variations in oyster physiological status as a function of environmental conditions (river inputs, water temperature). The coupled model was called the ecosystem model throughout the paper.

The coupling had to take into account interactions between the oysters and the environment. It was essential to choose the best food quantifier compatible with the biogeochemical model. Thus, the ecophysiological model was initially validated separately using different food quantifiers based on field measurements (i.e. chlorophyll *a*, phytoplankton carbon concentration). Then the oyster model was implemented in the biogeochemical model using the best food quantifier identified.

2.3. The biogeochemical model

The physical sub-model is a simple one-box model. The box corresponds to the mean features of the area whose location can be seen in Fig. 5-1. The surface area is 50 km², the depth 5 m, and the residence time 5 days (Grangeré, unpublished data). Residence time was obtained using a hydrodynamic model especially developed for this area. The value used in this study corresponds to an average residence time calculated from different scenarios of environmental conditions (river flows, wind speed and direction). Salinity and temperature measured out in the bay revealed neither thermal nor haline stratification (Jouenne et al., 2007). Furthermore, the strong hydrodynamic regime observed close to the bay and the shallow bathymetry led us to assume that the water column is vertically mixed. Consequently, only one vertical layer is taken into account in the model. The evolution of state variables in the sediment is simulated using a sediment box. Physical exchanges between water and sediment are mainly diffusion for dissolved variables and erosion/deposition for particulate variables.

The biogeochemical sub-model used in this study is based on a NPZD model (nutrients, phytoplankton, zooplankton and detritus) expressed in nitrogen units. The conceptual structure of the model is presented in Fig. 5-2 and state variables are listed in Table 5-1. According to Jouenne et al. (2007), in this ecosystem, two nutrients limit phytoplanktonic growth: nitrogen and silicon. In the model, Dissolved Inorganic Nitrogen (DIN) is split into two state variables: nitrate and ammonium. To the best of our knowledge, no study has revealed any influence of phosphorus on primary production in the Baie des Veys. Thus, the model simulates only the nitrogen and silicon biogeochemical cycles in the water column and the sediment. The dominance of diatoms in this ecosystem

(Jouenne et al., 2007) led us to select only this phytoplanktonic group. Calibration and validation of primary production processes were performed using field measurements of primary production detailed in another study (Grangeré et al., 2009).

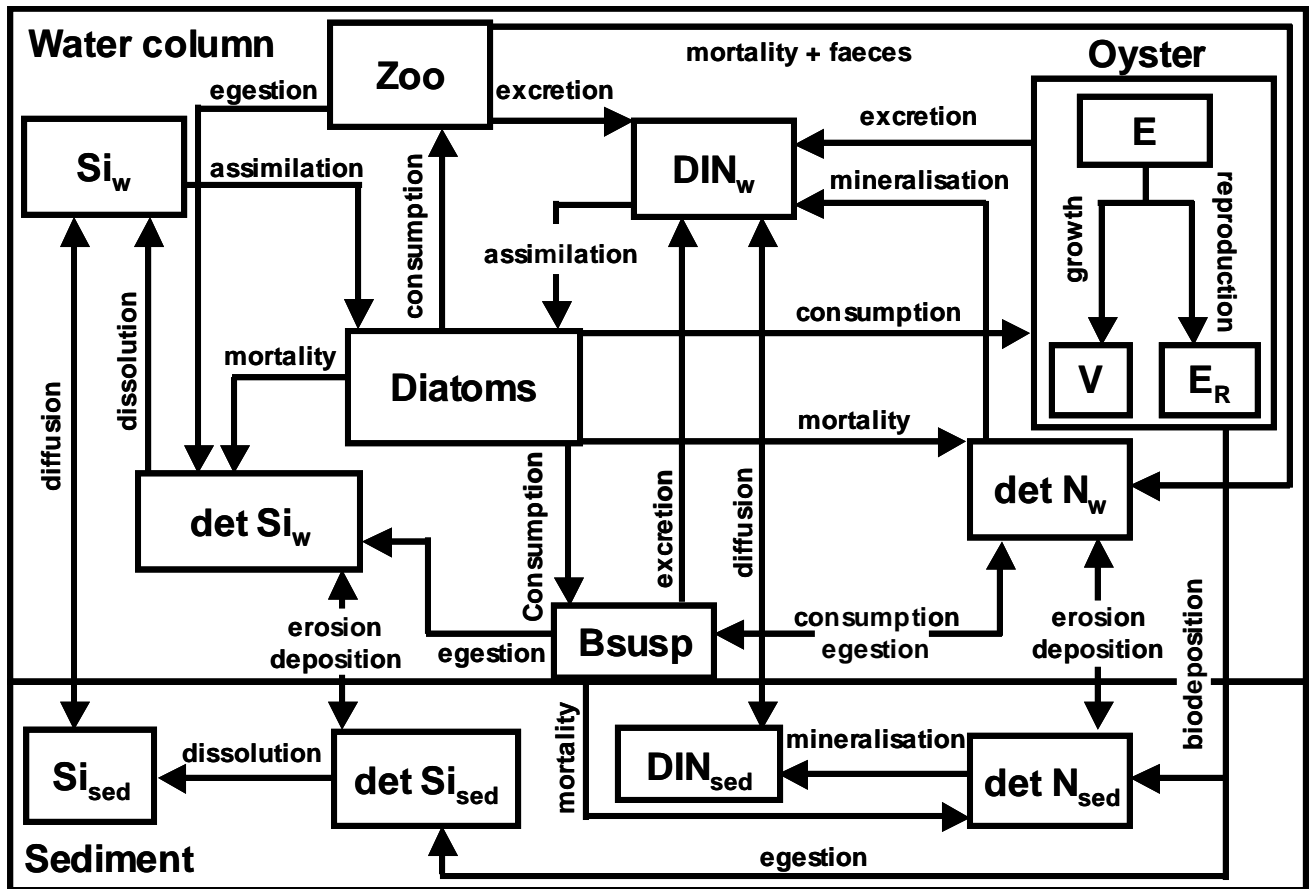


Figure 5-2: Conceptual diagram of the coupling of the biogeochemical sub-model and the ecophysiological sub-model for the Baie des Veys estuary.

Both the grazing of diatoms by zooplankton in the water column and the consumption of phytoplankton by cultivated oysters are modelled. The influence of oysters on the environment (consumption, biodeposition and excretion) and the modelling of oyster growth and reproduction are detailed from sections 2.5 to 2.7. In the benthic trophic layer, wild benthic suspension feeders are taken into account in order to reproduce existing trophic competition between wild and cultivated filter-feeders. The model also simulates salinity, temperature and Suspended Particulate Inorganic Matter (SPIM). SPIM is essential to accurately estimate the light extinction coefficient in these turbid coastal waters.

Further details on differential equations, processes and parameters, on nutrients, phytoplankton and zooplankton can be found in Guillaud et al. (2000) and in Cugier et al. (2005), and on wild benthic suspension feeders in Le Pape et al. (1999).

Table 5-1: State variables of the biogeochemical model.

Symbols	State variable	Unit
Biogeochemical model		
DIN _w	Pelagic dissolved inorganic nitrogen	μmol N l ⁻¹
detN _w	Pelagic detrital particulate nitrogen	μmol N l ⁻¹
DIN _{sed}	Benthic dissolved inorganic nitrogen	μmol N l ⁻¹
detN _{sed}	Benthic detrital particulate nitrogen	μmol N l ⁻¹
Si _w	Pelagic silicate	μmol Si l ⁻¹
Si _{sed}	Pelagic detrital biogenic silicon	μmol Si l ⁻¹
detSi _w	Benthic silicate	μmol Si l ⁻¹
detSi _{sed}	Benthic detrital biogenic silicon	μmol Si l ⁻¹
D	Diatoms	μmol N l ⁻¹
Zoo	Zooplankton	μmol N l ⁻¹
B _{susp}	Wild benthic suspension feeders	g C m ⁻²
Ecophysiological model		
E	Reserve	J ind ⁻¹
V	Structural body volume	J ind ⁻¹
E _R	Reproduction buffer	J ind ⁻¹

2.4. Boundary conditions and forcing variables

Two boundaries are considered, the northern one receives marine inputs from the Baie de Seine, and the southern one receives terrestrial inputs from the rivers. Because of the limited data available close to the marine model boundary, state variable values come from outputs of the three-dimensional model of the Baie de Seine developed by Cugier et al. (2005). Concerning diatom biomass, a constant fixed value of 0.5 μmol N .l⁻¹ was imposed as boundary condition to ensure that the phytoplankton dynamics simulated by the box-model are the result of the internal box functioning rather than of the forced dynamics imposed by the boundary conditions.

River forcings were derived from measurements carried out in the four tributaries. River discharges were measured every day by the “*Direction Régionale de l'ENvironnement (DIREN)*”. Dissolved nutrients (inorganic nitrogen and silicate) Kjeldahl nitrogen and temperature were measured monthly by the “*Agence de l'eau Seine-Normandie*”. Detrital organic nitrogen concentrations were estimated as Kjeldahl nitrogen minus dissolved inorganic nitrogen (Ménesguen et Hoch, 1997). Initial conditions for pelagic variables were

determined using field measurements. Concerning benthic variables, because of the lack of available data, initial conditions for benthic stocks (nutrients and detrital matter) were fixed equal to zero.

Meteorological forcing was provided by Météo-France at the Englesqueville-la-Percée station (north-east of the bay). Daily average measurements (sunshine duration, air temperature, air moisture, atmospheric pressure and cloud cover) or three-hourly data (wind speed and direction) were used for the calculation of sea temperature and surface wind-induced stress. Instantaneous solar irradiance was calculated from astronomic calculations corrected for cloudiness (Ménèsquen and Hoch, 1997). astronomic calculations corrected for cloudiness (Ménèsquen and Hoch, 1997).

2.5. The oyster ecophysiological model

The dynamic energy budget model used in this study is based on the DEB theory developed by Kooijman (2000). General DEB theory uses several simple mechanistic rules based on physiological knowledge to describe the uptake and use of energy throughout an organism's life cycle in relation to environmental conditions (food availability and temperature). In other words, the model describes the way in which energy derived from food is used for maintenance, growth, development and reproduction (Kooijman, 2000). Pouvreau et al. (2006) applied this theory to the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. All equations, processes and parameters of the oyster DEB model used in this paper are detailed in Pouvreau et al. (2006). Only the main features of the model functioning are presented here. Energy assimilated from food is initially integrated in a reserve pool. A fixed proportion of this energy is then spent on growth and maintenance and the remaining energy is spent on development in juveniles and on reproduction in adults. The energy allocated to reproduction is stored in a buffer, converted to eggs at the time of reproduction, and emptied at spawning. Spawning depends on two parameters: the gonado-somatic index (i.e. the ratio between energy allocated to the reproduction buffer and total energy in the animal) and water temperature. Threshold values of these parameters were determined as a function of the reproductive cycle of the species concerned. Spawning occurs when the threshold values are reached. Under prolonged starvation and when the reserve density drops below the non-growth barrier, energy stored

in the reproduction buffer is used for maintenance (Pouvreau et al., 2006) corresponding to the gonad resorption phenomenon. When the buffer is totally depleted, the cost of maintenance is then paid by direct shrinking of structural volume.

Three state variables are simulated: structural body volume (V), reserves (E) and reproduction buffer (E_R) (Fig. 5-2 and Table 5-1). All are expressed in energy units (Joules). From these three state variables, two additional variables are calculated, dry flesh body weight (g) and length (cm).

2.6. Use of a new food quantifier

As no carbon measurements were available in this ecosystem, to investigate the influence of the phytoplankton carbon concentration as food quantifier for oyster growth, it was necessary to transform chlorophyll *a* concentrations into carbon concentrations. First, diatom concentrations expressed in nitrogen concentrations were transformed in chlorophyll *a* concentrations using a fixed value, N:Chl *a* = 0.7 mol.g⁻¹ (Aminot et al., 1997). Then, transformation of chlorophyll *a* concentrations in carbon concentrations was performed using the empirical formulation of the Chl *a*:C ratio proposed by Cloern et al. (1995). The validity of this formulation allowed us to apply it easily on data and to integrate it into the biogeochemical model without additional calibration of parameters.

$$\text{Chla} : \text{C} = 0.003 + 0.0154 \exp(0.050T) \exp(-0.059E) \min\left(\frac{\text{N}}{\text{N} + \text{K}_N}, \frac{\text{Si}}{\text{Si} + \text{K}_{\text{Si}}}\right) \quad (1)$$

where T is the temperature (°C), N is the nitrogen concentration (μM N l⁻¹), Si is the silicate concentration (μM Si l⁻¹), and K_N and K_{Si} are the half saturation constants for nitrogen and silicate uptake respectively ($K_N = 0.5 \mu\text{M N l}^{-1}$ and $K_{\text{Si}} = 3.5 \mu\text{M Si l}^{-1}$). At each time step the most limiting effect between nitrogen and silicon was used. E is daily irradiance ($E \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) averaged over the depth of the mixed layer (H) as follows:

$$E = \left(\frac{E_0}{kH}\right) [1 - \exp(-kH)] \quad (2)$$

where E_0 ($E\ m^{-2}\ d^{-1}$) is daily irradiance just below the surface, H is the mean depth of the Baie des Veys water column, $H = 5\ m$ and k is the light attenuation coefficient.

2.7. Coupling with the environment

Coupling consisted in using outputs of the biogeochemical model (i.e. chlorophyll a concentration transformed into carbon concentration) as trophic resources for oysters. In parallel, outputs of the ecophysiological model (i.e. excretion and biodeposition) provided feedback on nutrient dynamics (i.e. dissolved inorganic nitrogen and detrital particulate nitrogen) simulated by the biogeochemical model.

In the DEB model, energy is acquired from the environment following up an ingestion rate IR ($J\ d^{-1}$) which is directly proportional to surface area and depends on food availability and temperature:

$$IR = \{IR_{\max}\} \frac{X}{X + X_K} V^{2/3} k(T) \quad (3)$$

where X is the food concentration (i.e. phytoplankton carbon concentration $\mu g\ C\ l^{-1}$), X_K is the half-saturation coefficient ($\mu g\ C\ l^{-1}$), IR_{\max} is the area-specific maximum ingestion rate ($J\ cm^{-2}\ d^{-1}$) and $k(T)$ is the temperature effect described using the Arrhenius equation (Kooijman, 2000). Assimilation rate AR ($J\ d^{-1}$) is proportional to ingestion rate:

$$AR = ae\ IR \quad (4)$$

where $ae = 0.75$ (Van der Veer et al., 2006) is the assimilation efficiency. Thus, 75% of the energy ingested is assimilated.

The filtration rate is not explicitly taken into account in the DEB theory. Ren and Ross (2005) described the filtration rate of the greenshell mussel *Perna canaliculus* as a function of surface area of an organism, seston concentration and temperature. Numerous studies explored the influence of seston concentration on feeding rates in bivalves (Bayne et al., 1989, Barillé et al., 1997a, 1997b, Hawkins et al., 1998). Barillé and Prou (1993) found that below $50\ mg\ l^{-1}$, the filtration rate of *Crassostrea gigas* was independent of seston concentrations. Measurements made in the Baie des Veys over an 18-month period

showed a mean seston concentration of around 25 mg l⁻¹ (Jouenne et al., 2007). Consequently, we decided to express the filtration rate as a function of the surface area of the organism, temperature and food availability:

$$FR = \left\{ IR_{\max} \right\} \frac{X}{X_K} V^{2/3} k(T) \quad (5)$$

In equation 5, the filtration rate FR (J d⁻¹) follows the same rules as those of the ingestion rate (IR). FR is proportional to temperature, food and surface area of the organism. For lower food concentrations, the filtration rate is equal to the ingestion rate, there is no production of pseudofaeces. When the food concentration increases, the ingestion rate reaches a plateau whereas the filtration rate continues to increase, leading to production of pseudofaeces.

The influence of oysters on the environment is mainly due to biodeposition and excretion processes. Pseudofaeces and faeces are calculated indirectly by the difference between filtration and ingestion and between ingestion and assimilation respectively. In mesocosm experiments, Prins et al. (1995) estimated for the mussel that approximately 30 % of primary production consumed was converted into biomass, consequently, 70 % was rejected (faeces and excretion). Considering a digestion efficiency of 75 % (Eq. 4), we estimated that approximately 45 % of ingested nitrogen is excreted. Excreted nitrogen is directly integrated in the water column ammonium pool. In contrast, pseudofaeces and faeces are integrated in the benthic detrital particulate pools (detN_{sed} and detSi_{sed}) and consequently, are mineralised at the same time that the sediment organic matter.

All state variables of the DEB model are expressed in energy units (Joule). In order to take into account the feedback of oysters on chlorophyll *a* simulated by the biogeochemical model, it was necessary to convert energy into chlorophyll *a* units. The simulated chlorophyll *a* concentration corresponds to the biomass of mixed-species populations. Thus, it was not possible to estimate the exact energy content of chlorophyll *a* with respect to the energy value of the phytoplanktonic pool. Consequently, we used the ratio suggested by Brown (1991) to convert energy into chlorophyll *a* units (1.4 J µg⁻¹ Chl *a*). Furthermore, the use of carbon concentration as food quantifier led us to adjust the half-saturation coefficient for food uptake (X_K) in terms of carbon concentration.

2.8. Validation data set

The coupled model was validated using measurements made in 2002 and 2003. These years were chosen due to the relative abundance of different types of data (i.e. chlorophyll *a*, nutrient concentrations, and oyster dry flesh weight). Chlorophyll *a* and physicochemical measurements (i.e. water temperature, nitrate, ammonium and silicate) were collected every two weeks at different stations located in the bay. Two data sets were available, the first came from a monitoring network the *Réseau Hydrologique Littoral Normand* (RHLN) (Le Goff et al., 2005) (Grandcamp and Gêfosse stations, Fig. 5-1), and the second from the University of Caen Basse-Normandie (Jouenne et al., 2007) (North, East, South and West stations, Fig. 5-1). At each sampling date, data were averaged spatially. The oyster farms were located in the north-eastern part of the bay (Fig. 5-1). Oyster data were collected from March 2002 to August 2003 at one station located in the northern part of the oyster farming area (Fig. 5-1). Sampling was carried out every month except during the reproductive period (late summer), when it was every two weeks. At each sampling date, 30 individuals were randomly selected. The dry flesh weight was then measured at the laboratory. The goodness-of-fit between simulations and measurements was tested according to the determination coefficient of the linear regression and using the percentage model bias defined by Allen et al. (2007).

2.9. Simulated scenarios for year-to-year variability

To study the influence of environmental factors on the inter-annual variability of oyster physiological status, four years with highly contrasted environmental and meteorological conditions were selected: 2000 and 2001, which were wet years with strong river inputs, and 2002 and 2003, which were dry years with low river inputs. 2003 was an exceptionally dry year with high water temperatures. Expected results focused on two-year-old oysters, but, to take into account variations in physiological status that had occurred the previous autumn and winter, simulations began one year earlier using spat as initial conditions. In each scenario, the coupled model allowed simulation of the evolution of an average individual throughout the period simulated. This implies that there is no inter-individual variability taken into account in this study. The same initial conditions were

imposed to spat of ca. 0.03 g of dry flesh weight, corresponding to ca. 3 cm of shell length. All forcing variables (i.e. terrestrial and oceanic inputs, meteorological conditions) came from real data as previously explained in the section on boundary conditions. To ensure that results obtained for two-year-old oysters were independent of initial conditions at the beginning of the second year, additional simulations were performed only for two-year-old oysters using the same initial conditions. Inter-annual variability of oyster physiological status was studied using an indicator of energy needs corresponding to the ratio between energy demand (i.e. maintenance processes) and energy input (i.e. assimilation):

$$E_n = \frac{\text{energy demand}}{\text{energy input}} = \frac{\text{maintenance}}{\text{assimilation}}$$

Based on the results obtained in the validation stage, for each scenario, chlorophyll *a* concentrations simulated in the biogeochemical model were transformed into carbon concentrations using the variable Chl *a*:C ratio. All parameters used in this section to simulate ecosystem dynamics and oyster growth are the same as those used in the validation stage.

3. Results

3.1. Validation of the biogeochemical model

There was significant agreement between observed and simulated temperatures (Fig. 5-3a; Table 5-2), even if the simulation slightly over-estimated temperature in summer and slightly under-estimated temperature in autumn and winter. The whole temperature amplitude amounted to 15 °C, with maxima of ca. 20 °C during summer and minima of ca. 5 °C during winter.

The model successfully simulated variations in observed nitrate and silicate concentrations (Fig. 5-3b and d, Table 5-2) in spring and summer 2002 and 2003. Some discrepancies were obtained mainly during autumn and winter, where the simulation over-estimated nitrate and silicate concentrations. However, simulations were consistent with data in spring when the main nitrate and silicate limitation occurs. Model results for ammonium

concentrations were generally well within the range of observed values except in autumn when the model seriously under-estimated the data (Fig. 5-3c, Table 5-2). However, on average, the ammonium concentration represented only 15% of the total concentration of dissolved inorganic nitrogen .

Overall, the simulation of the chlorophyll *a* concentration was consistent with measurements (Table 5-2). The same pattern was observed for the two years studied (Fig. 5-3e). The timing of the spring bloom was well reproduced, although the magnitude was under-estimated. Furthermore, in 2003 the model failed to simulate the small autumnal bloom.

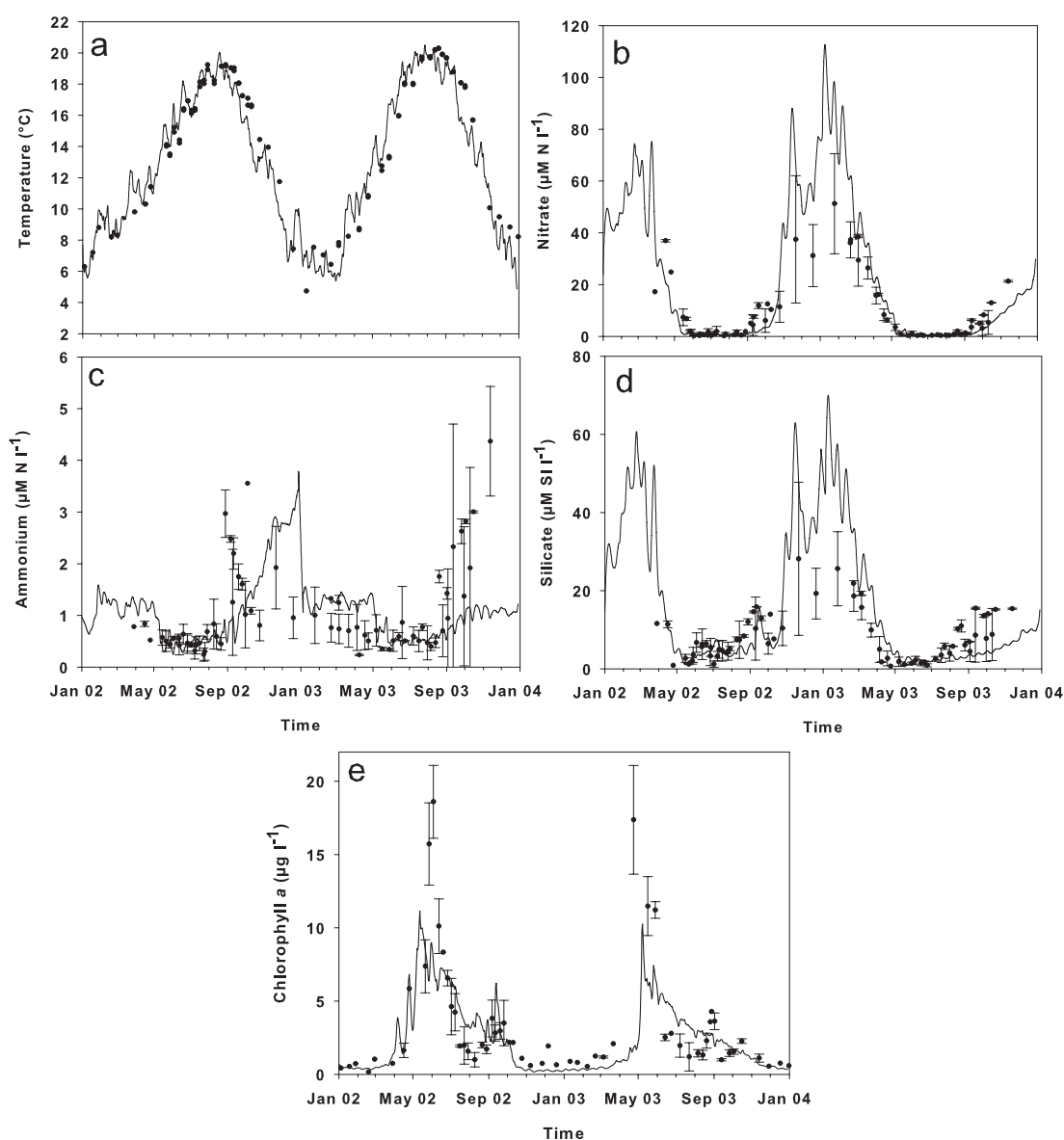


Figure 5-3: Comparison of simulated (solid line) and measured (dots) water temperature (a), nitrate (b), ammonium (c), silicate (d) and phytoplanktonic chlorophyll *a* (e) concentrations in 2002 and 2003.

Table 5-2: Determination coefficients of the simple linear regression and percentage model bias (Allen et al., 2007) between measured and simulated state variables of the biogeochemical model (i.e. Chl *a*, NO₃, NH₄, SiOH and Temperature) and the oyster dry weight simulated using the coupled model and carbon concentrations as food quantifier.

Regression parameters	Chl <i>a</i>	NO₃	NH₄	SiOH	Temperature	Oyster dry weight
R ²	0.54	0.82	0.19	0.29	0.91	0.56
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.005	< 0.001	< 0.001	< 0.001
PMB (%)	26.3	-22	15.9	-7.7	0.03	8.5

According to Allen et al. (2007), values for the PMB are categorised as : <10 excellent; 10-20 very good; 20-40 good; >40 poor.

3.2. Use of a new food quantifier

At first, validation was performed only on the oyster DEB model using chlorophyll *a* (Fig. 5-4a) and temperature measurements as forcing functions. The parameter data set used for calibration was the same as that described in Pouvreau et al. (2006). The half-saturation coefficient for chlorophyll *a* uptake used was $XK = 4 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. Overall, there were discrepancies between measured and simulated oyster dry flesh mass (Fig. 5-4b). Indeed, the simulation under-estimated the oyster dry flesh mass before spawning in spring 2002 and just after spawning in summer 2002. During autumn and winter 2002 a marked over-estimation was obtained. Furthermore, the decrease in dry flesh mass observed at this period was not reproduced by the model.

In order to improve the simulation of oyster growth, chlorophyll *a* measurements were transformed into carbon concentrations (Fig. 5-4a). The time course of the Chl *a*:C ratio was obtained using field data on nutrients, irradiance and temperature (Fig. 5-5). The Chl *a*:C ratio displayed high variability, the highest values occurred during autumn and winter (ca. 0.03 mg Chl *a* mg C⁻¹) and the lowest during summer (ca. 0.005 mg Chl *a* mg C⁻¹). The main difference between time variations in chlorophyll *a* and carbon concentrations occurred in autumn and winter 2002. A chlorophyll *a* peak was observed in September 2002, whereas no variation in carbon concentrations occurred at this time (Fig. 5-4a).

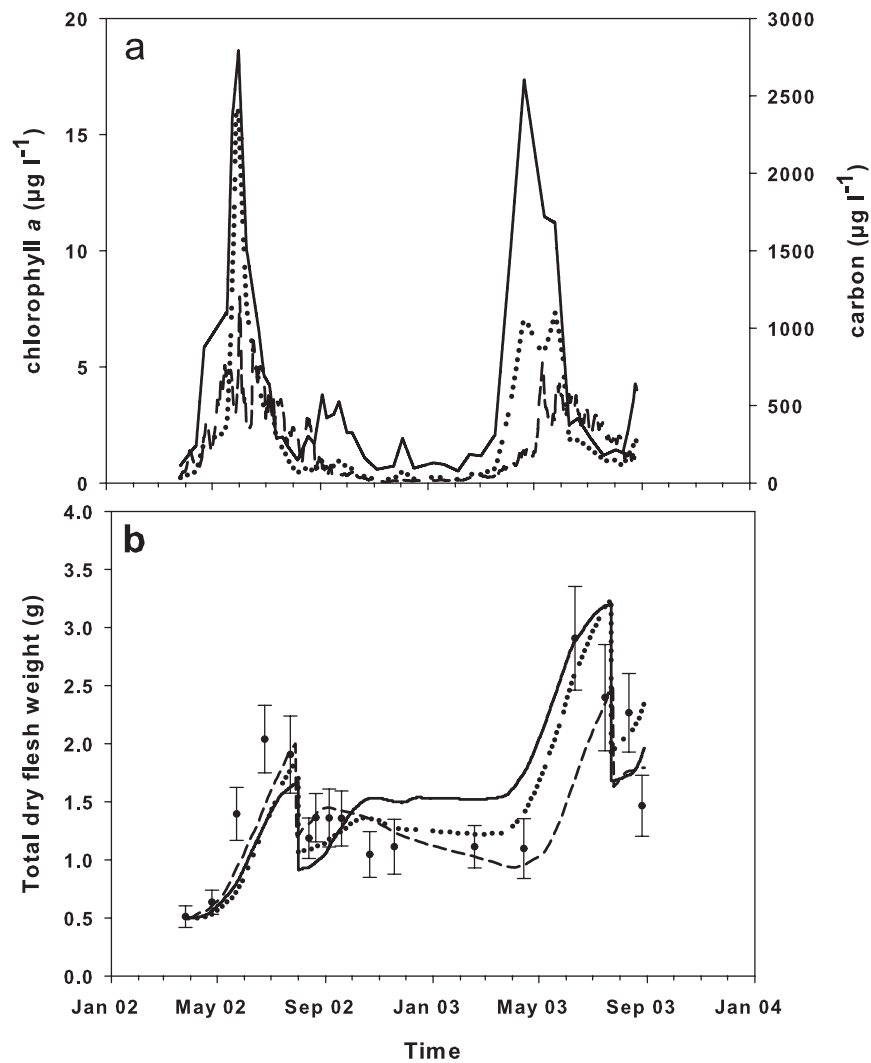


Figure 5-4: (a) Time course of chlorophyll *a* measurements (solid line), carbon concentration based on chlorophyll *a* measurements and the Chl *a*:C ratio calculated from *in situ* data (dotted line) and carbon concentration simulated in the ecosystem model (dashed line). (b) Temporal variations in oyster dry flesh weight simulated over a period of 18 months using different food quantifiers: *in situ* measurements of chlorophyll *a* (solid line), estimation of carbon concentration from chlorophyll *a* measurements (dotted line), and simulation of carbon concentration in the ecosystem model (dashed line). Dots corresponds to oyster dry flesh weight measurements; corresponding standard deviations are indicated.

The use of a new food quantifier required adjustment of the half-saturation coefficient for food uptake (XK), which was calibrated to $300 \mu\text{g C l}^{-1}$. The use of the carbon concentration instead of chlorophyll *a* as food quantifier led to a better simulation of the oyster dry flesh mass (Fig. 5-4b). Whatever the food quantifier used, there were no significant differences in simulations before spawning in 2002.

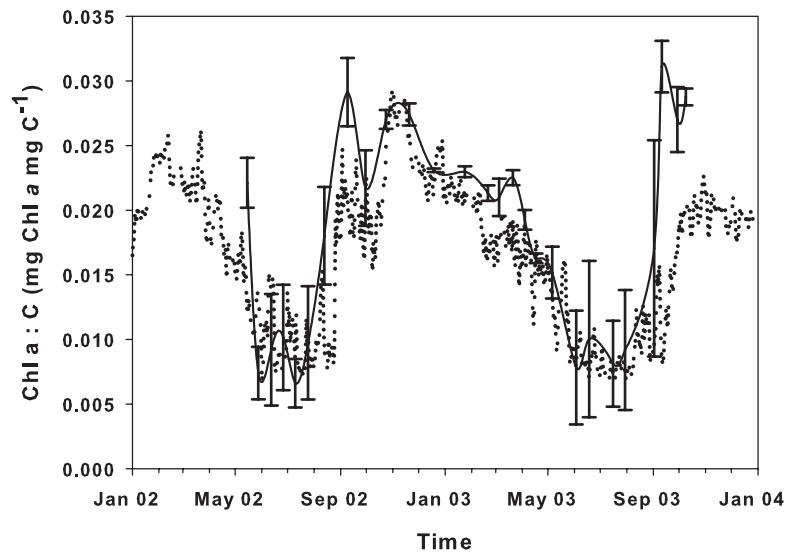


Figure 5-5: Time course of the Chl *a*:C ratio calculated from data measured in the Baie des Veys (solid line) and from the ecosystem model (dotted line) for 2002 and 2003 using the formulation proposed by Cloern et al. (1995).

An inverse analysis was used to investigate the total energy input needed to accurately simulate the temporal variations in oyster growth (Fig. 5-6). Results highlighted the fact that during spring, energy requirements are higher than those simulated using the carbon content of phytoplankton. Nevertheless, the use of carbon led to a better representation of the autumnal growth just after spawning in 2002. Furthermore, it enabled simulation of the decrease in the oyster dry flesh mass (shrinking) that occurred during autumn and winter 2002, which was not simulated using chlorophyll *a* as food source (Fig. 5-4b). Whatever the food quantifier used, the magnitude and the timing of spawning were well reproduced by the oyster DEB model (Fig. 5-4b).

3.3. Validation of the coupling of the biogeochemical model and the ecophysiological model

The improved results obtained using carbon instead of chlorophyll *a* concentration led us to apply the same method for the coupling of the oyster DEB model and the biogeochemical model. Firstly, the formulation of the Chl *a*:C ratio was implemented in the biogeochemical model. A time course of the Chl *a*:C ratio was obtained using nutrients, irradiance and temperature simulated by the biogeochemical model (Fig. 5-5).

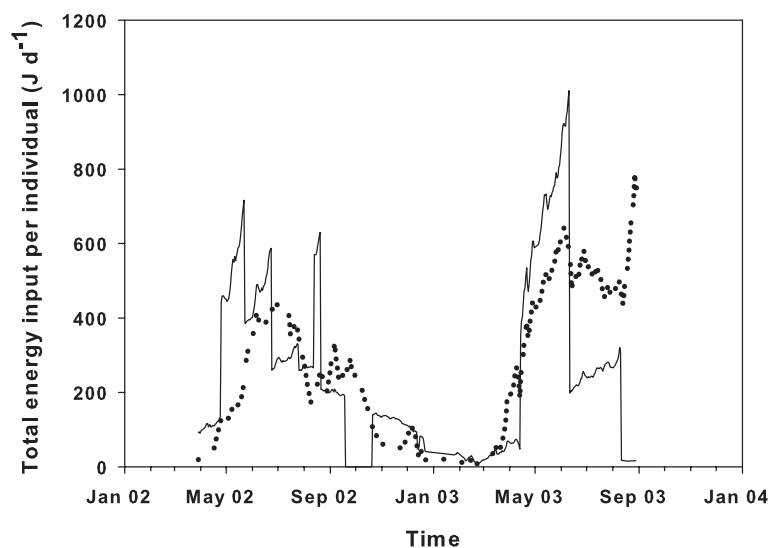


Figure 5-6: Total energy input per individual obtained using the estimation of carbon concentration from chlorophyll *a* measurement as food quantifier (dotted line) and using an inverse analysis (solid line).

The estimated Chl *a*:C ratios based either on the variables simulated by the biogeochemical model or on measured data displayed the same pattern (Fig. 5-5). The simulation of carbon concentration by the biogeochemical model was thus consistent with the concentration obtained from data (Fig. 5-4a). The main difference occurred in spring 2002 and 2003 when the carbon peak was under-estimated. This pattern led us to adjust the half-saturation coefficient for food uptake to 200 rather than 300 $\mu\text{g C l}^{-1}$ for simulations in the coupled model. When entered into the oyster DEB model, simulated carbon gave oyster dry flesh mass dynamics close to those obtained with carbon estimated from data for spring and summer 2002 (Fig. 5-4b). In contrast, in late autumn and winter 2002, the oyster dry flesh mass simulated by the ecosystem model displayed a larger decrease leading to better simulation of the starvation period. However, the simulation under-estimated oyster growth in spring 2003. In 2002, spawning was well reproduced in the coupled model. In 2003, although the timing of spawning was correctly simulated, its magnitude was twice lower than that obtained using estimation of carbon concentration from data as food quantifier.

3.4. Influence of environmental factors: food supply and temperature

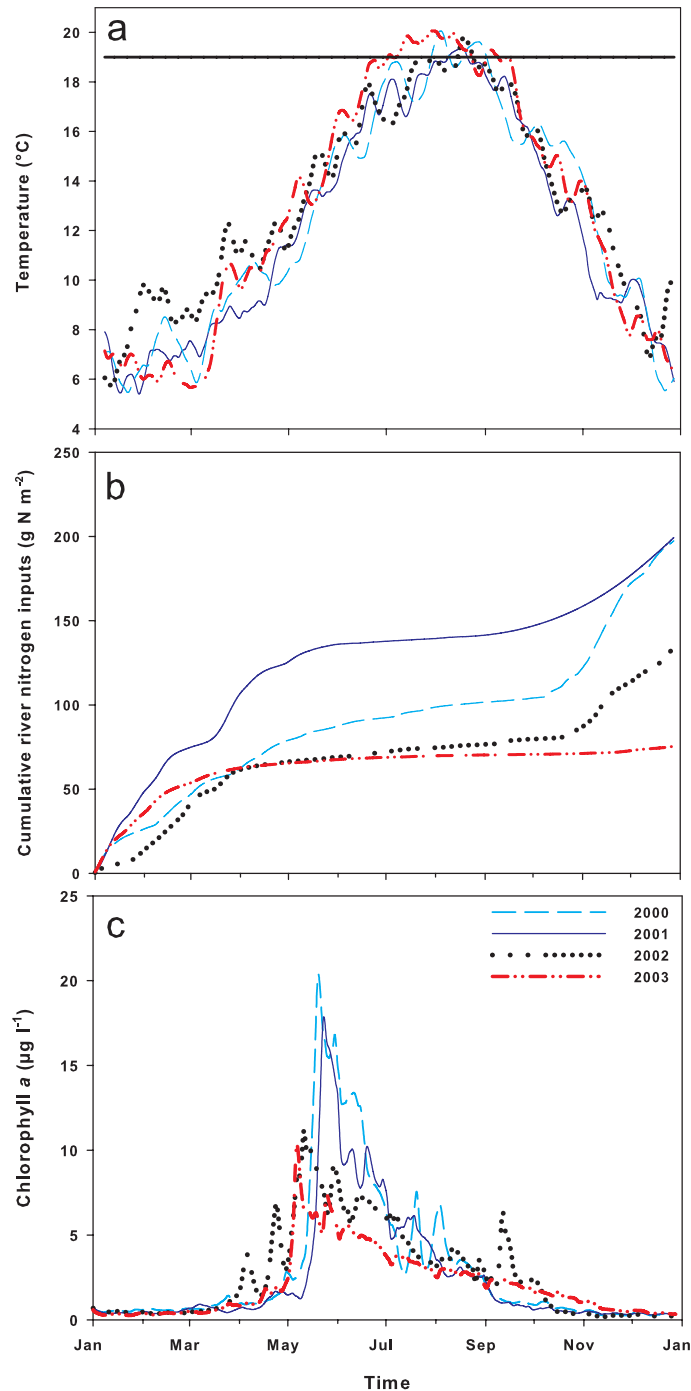


Figure 5-7: Year-to-year variability in environmental conditions ((a) water temperature and (b) dissolved inorganic nitrogen river inputs) and chlorophyll *a* concentrations simulated using the ecosystem model (c). In the temperature figure (a), the straight black line corresponds to the spawning threshold fixed to 19 °C.

Inter-annual variability of the environment was considered in terms of water temperature and river inputs. As a whole, inter-annual variations in water temperature displayed the same pattern in spring and autumn (Fig. 5-7a). The main difference occurred

in summer. In 2003, the water temperature was always around 1 degree higher than in the other years with a maximum recorded temperature of around 23°C. Thus, the spawning threshold fixed to 19°C was reached at least one month earlier in 2003. Significant differences were observed in terms of river inputs between the four years studied. These differences were illustrated in terms of dissolved inorganic nitrogen inputs (Fig. 5-7b). The shape of the curves, as well as the inter-annual differences were the same for silicate and suspended particulate matter inputs. For the whole year, the highest river inputs were observed in 2001 and the lowest were observed in 2003. During the first months of the year, the increase in DIN inputs varied with the year. In 2000 and 2001, DIN inputs increased regularly until May, but the magnitude differed in the two years. In May 2001, DIN inputs reached ca. 140 g N m⁻², whereas in May 2000 they only reached ca. 85 g N m⁻². In 2002 and 2003, DIN inputs increased until the end of March to reach ca. 60 g N m⁻². In the same way, phytoplankton dynamics displayed two different patterns in 2000 and 2001 and in 2002 and 2003. In each group, the general shape of phytoplankton dynamics was similar (Fig. 5-7c). In 2000 and 2001, the spring phytoplanktonic bloom began one month later and was twice as high as in 2002 and 2003. In the first pattern, the maximum biomass observed during the spring bloom was around 18 µg Chl *a* l⁻¹ whereas it reached only 12 µg Chl *a* l⁻¹ in the second pattern. Furthermore, during the spring bloom, a regular increase in biomass was observed in the second group, whereas in the first group, there was a sudden marked increase of phytoplankton biomass.

3.5. Year-to-year variability of oyster physiological status

Year-to-year variability was observed in the shape of oyster growth curves (Fig. 5-8). As for phytoplankton, two groups were observed. During the previous autumn and winter, the body mass was higher in 2002 and 2003 than in 2000 and 2001. During winter, a decrease in body mass was observed in all years, but was greatest in 2001. In contrast, the level of total reserves was similar in 2000, 2002, and 2003, but was lower in 2001 (Fig. 5-9a). A progressive shift in the beginning of the spring growth phase was observed in all four years studied. The earliest growth was observed in 2003 at the beginning of April, while the latest growth began in the middle of May in 2001. In each year, the beginning of the growth phase appeared to be highly correlated with the beginning of the

phytoplanktonic spring bloom. The main growth period was associated with the spring bloom. At this period, the growth rate was higher in 2000 and 2001 than in 2002 and 2003 (Fig. 5-8). However, the level of total reserves was lowest in spring 2001 (Fig. 5-9a). In each year, the oyster dry flesh mass displayed a sudden sharp drop corresponding to spawning events. Its timing was highly variable depending on the year. The earliest spawning was in 2003 at the beginning of July, while the latest was in 2000, in the middle of August. In 2001 and 2002, spawning occurred at the same time, in the beginning of August. Furthermore, results showed that the later the spawning occurred, the greater the loss of mass. Significant inter-annual differences were highlighted in oyster growth after spawning. In each year, dry flesh mass increased just after spawning until September, then decreased until the end of the year. At this time, the oyster dry flesh mass was the highest in 2003, at ca. 1.4 g, and the lowest in 2000, at ca. 1.1 g. For all the years studied, additional simulations performed only for two-year-old oysters using the same initial conditions (data not shown) led to the same results as those shown in Fig. 5-8. This indicates that the shape of oyster growth curve of the second year is independent of initial conditions.

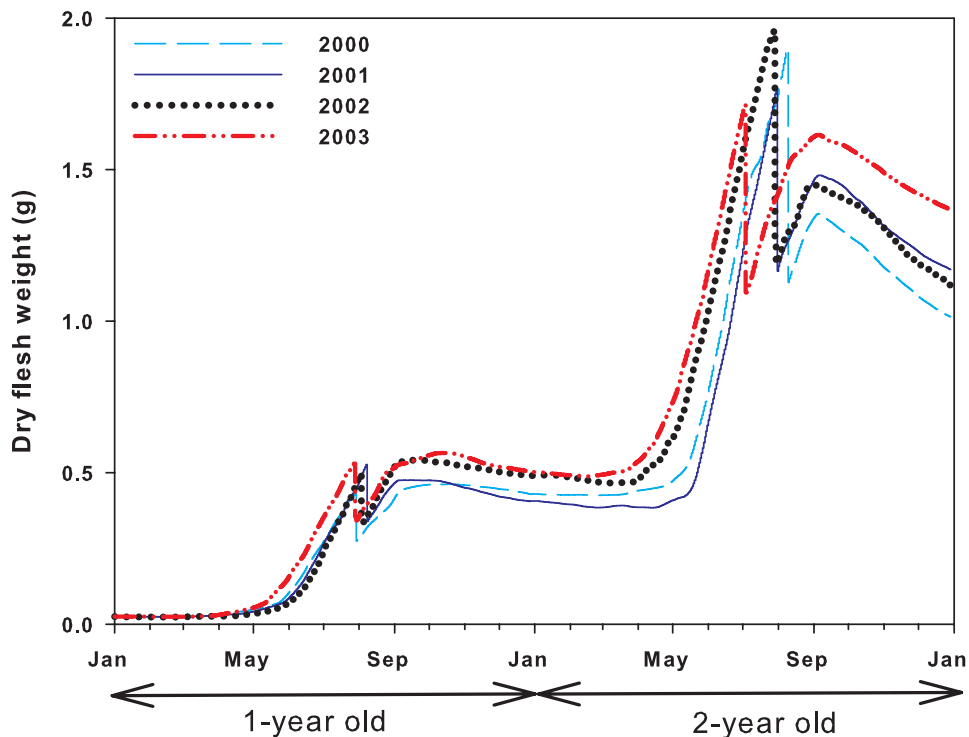


Figure 5-8: Year-to-year variability in oyster dry flesh weight simulated using the ecosystem model. For each curve, the first year corresponds to the 1-year-old and the second year corresponds to the 2-year-old oysters. Years indicated in the legend correspond to the 2-year-old stage.

Seasonal variability of the indicator of energy needs (Fig. 5-9b) showed that energy demand was always higher than energy input in autumn and winter, whereas the opposite pattern was observed in spring and summer. The threshold value of $E_n = 1$, indicates that energy demand is equal to energy input. Inter-annual variability showed that in 2000 and 2001, the threshold value was reached sooner (ca. September 30th) than in 2002 and 2003 (ca. October 15th).

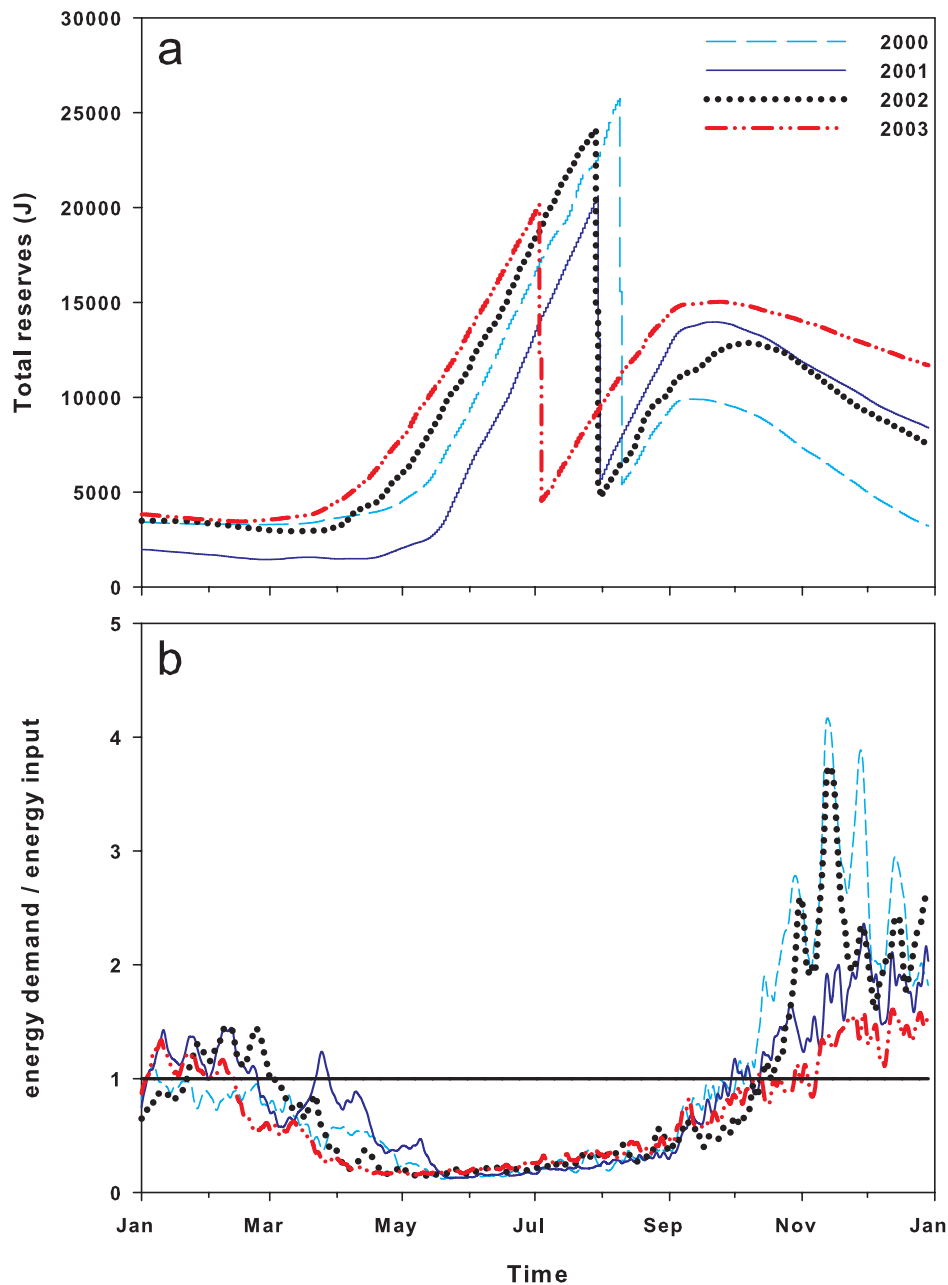


Figure 5-9: Year-to-year variability of total level of reserves (i.e. reserves + reproduction buffer) for the 2-year old stage (a). Year-to-year variability of the energy needs indicator (i.e. ratio between energy demand and energy input) (b).

4. Discussion

4.1. Validation of the biogeochemical model

As a whole, the simulated chlorophyll *a* and temperature led us to consider that conditions for oyster growth were appropriately simulated. However, simulations could be improved by considering the composition of phytoplanktonic populations and using a more detailed representation of physical processes.

Knowledge of the ecosystem functioning enabled us to explain the main discrepancies observed between measured and simulated phytoplankton dynamics. For example, in late spring 2002 and 2003, the highest chlorophyll *a* concentrations measured were linked to a bloom of *Phaeocystis* (Jouenne et al., 2007) that occurred between silicon and nitrogen depletions.

Significant year-to-year differences obtained between nutrient concentrations in autumn and winter could be explained by variations in nutrient river inputs. 2003 was a dry year characterized by lower nutrient inputs from rivers (Jouenne et al., 2007) which occurred mainly in autumn and winter. The box model used in this study was characterized by a constant residence time of five days. This is a mean value corresponding to average environmental conditions (freshwater inputs and wind speed). As a result, in late 2003, this residence time could be too short to allow for an increase in nutrient standing stocks, which could have led to under-estimation of the simulated dissolved inorganic nitrogen and silicon in late summer and autumn 2003. We could have introduced a variable residence time, but, our lack of knowledge on the variability in residence time in this ecosystem led us to use the same fixed value in all simulations. To avoid such dependency between physical and biological processes, it would be necessary to use a distributed hydrodynamic model (e.g. Duarte et al., 2003, Ménesguen et al., 2007, Spillman et al., 2008).

4.2. Use of a new food quantifier

In the first attempt, growth and reproduction of the Pacific oyster reared in the Baie des Veys were simulated using chlorophyll *a* measurements as quantifier for food (Pouvreau et al., 2006). The use of chlorophyll *a* did not produce a satisfactory simulation of the temporal variability of oyster growth in this ecosystem (Fig. 5-4b). Indeed, both the autumnal growth just after spawning and the starvation period were not reproduced at all. In contrast, transformation of the chlorophyll *a* concentration into carbon concentration using a variable Chl *a*:C ratio enabled improvement of the simulation of oyster growth mainly during the starvation period. Many studies have described the variability of the Chl *a*:C ratio in response to environmental conditions (Geider, 1987, Cloern et al., 1995; Geider et al., 1998, Zonneveld, 1998). The seasonal variability of the Chl *a*:C ratio highlighted in this ecosystem is in accordance with that reported by Llewellyn et al. (2005) for the English Channel. Transformation of chlorophyll *a* measurements into carbon concentrations allows the introduction of the concept of food energetic value (Platt and Irwin, 1973, Widdows and Johnson, 1988, Sarà and Mazzola, 1997, Sarà et al., 1998). The use of carbon instead of chlorophyll *a* as a food quantifier minimized the influence of food availability in autumn and winter (The present study; Ren and Ross, 2005), which could explain the better simulation of oyster dry mass obtained using carbon rather than chlorophyll *a* as food quantifier. Thus, the estimation of carbon content appears to be a suitable food quantifier and allows satisfactory simulation of oyster growth and reproduction.

In the same way, satisfactory simulation of oyster growth and reproduction was obtained using carbon concentration simulated within the biogeochemical model (Fig. 5-4b). Reproduction in terms of spawning timing was generally well reproduced in the coupled simulation. In the first step, only total spawning was simulated by the oyster DEB model depending on the gonado-somatic index and water temperature (Pouvreau et al., 2006). However, in this oyster farming area, only partial spawning is observed most of the time. Thus, a modulation of the spawning magnitude should be added in the ecophysiological model.

In spring 2002, whatever the food quantifier used the simulations under-estimated oyster growth. Results of the inverse analysis (Fig. 5-6) showed that at this time, the energy

required is higher than that simulated using carbon content of phytoplankton. Several studies have explored the temporal variability of oyster trophic resources (Richard et al., 1997, Riera and Richard, 1997, Marín-Leal et al., 2008). Marín-Leal et al. (2008) studied the contribution of different sources of organic matter to the diets of oysters cultivated in the Baie des Veys using stable isotopes. Overall, they showed a predominant contribution of phytoplankton to the oysters' diet and a lesser contribution of terrestrial and organic matter from the sediment (microphytobenthos and detritus). These two last organic matter sources, which were not taken into account in our model, could explain the discrepancies between measured and simulated oyster growth. These results could also be explained by inadequate formulation of ingestion rate. At this period, if ingestion was close to saturation, the oysters did not use all food available leading to under-estimation of oyster growth. Despite these limitations, our results indicate that using only phytoplankton in terms of carbon concentration is sufficient to explain the main pattern of oyster growth in this ecosystem.

4.3. Influence of environmental factors: food supply and temperature

Results obtained in the validation stage indicate that the coupled model allows satisfactory simulations of the main features of the oyster physiological responses to environmental variations. High inter-annual variability in terms of river inputs was highlighted for the four years studied. More precisely, river inputs can be split into two groups, 2000 and 2001, which were wet years with strong river inputs, and 2002 and 2003, which were dry years with low river inputs (Fig. 5-7b). In parallel, inter-annual variability of phytoplankton dynamics appeared to be highly correlated with river inputs (Fig. 5-7c). Wet years with strong river flows induced a significant increase in suspended particulate inorganic matter inputs in the bay, and consequently an increase in the duration of light limitation (Ebenhöh et al., 1997). This may explain the delay observed in the development of the spring bloom, which was strongly correlated with SPIM inputs. In the same way, the strong nutrient river inputs induced high phytoplankton biomass during the spring bloom (Fig. 5-7c) (Carmichael et al., 2004). In contrast, dry years with lower SPIM and nutrient river inputs led to an earlier and less extensive spring bloom.

A causal relationship between phytoplankton dynamics and oyster growth dynamics seems fairly obvious (Fig. 5-8, 2-year-old oysters). The seasonal change in body mass appeared to be correlated with variations in food availability. The main growth phase occurred in spring when phytoplankton biomass is maximum, while in late autumn and winter, oysters showed a decrease in body mass corresponding to the consumption of reserves during the starvation period associated with very low food availability (Fig. 5-8). Furthermore, inter-annual fluctuations in body mass were consistent with fluctuations in food supply (Fig. 5-7c and 5-8). These results are in accordance with those published by Beukema and Cadée (1991) for *Macoma balthica*. Nutrient river inputs appear to have an influence on the oyster growth pattern through changes in food availability (Weiss et al., 2002) mainly during the spring bloom. In wet years, body mass losses are higher during the previous autumn and winter, but mass is recovered faster once growth starts the following spring. It is well established that seasonal and year-to-year variability in body mass of bivalves results from a combination of temperature and food availability (Zwarts, 1991). Overall, no significant differences were highlighted in the global pattern of water temperature for the four years studied. Although temperature is a factor that influences all growth and reproduction rates, our results indicate that food supply is the main environmental factor that influences the seasonal and year-to-year variability of the oyster growth pattern. Cardoso et al. (2007) obtained the same results for the bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. Nevertheless, temperature plays a role in the reproductive pattern and more precisely in the release of gametes. Indeed, in 2003, spawning occurred one month earlier than in the other years. This can be explained by an increase in water temperature in summer 2003 due to exceptional climatic conditions with a maximum of around 23°C. The effect of temperature on gonad activity in invertebrates is well known (Seed and Suchanek, 1992), and in particular, a sudden increase in temperature has been shown to initiate spawning events (Sarà et al., 1998).

4.4. Year-to-year variability of oyster physiological status

Our results highlighted the fact that an average individual responds in different ways to variations in environmental factors (i.e. food supply and water temperature). The shape and the magnitude of seasonal variations in oyster growth and reproduction differ from year to year. This indicates that oysters are sensitive to variations in environmental conditions and that this sensitivity may have consequences for their physiological status and even for their survival.

Temporal variations in soft body mass depend on the balance between energy demands and energy inputs (Zwarts, 1991). Thus, the ratio between these two processes seems to be a relevant indicator to identify potential periods of physiological distress. For all the years studied, results showed that energy demand was higher than energy input in autumn and winter whereas it was lower in spring and summer. In late autumn and winter, the food supply is low, and, as a result, the animals starve. When no energy is obtained from the environment, the rate of use of reserves is proportional to energetic demand, and consequently, the energy stored in reserves is used to satisfy maintenance needs. This phenomenon, which occurred in all the years studied, was more pronounced in 2001 because of the lower level of total reserves acquired the previous winter and the late occurrence of the following spring bloom (Fig. 5-9a). In spring 1988, in the bay of Marennes-Oléron (France), Bodoy et al. (1990) recorded a delay of approximately two months in the occurrence of the phytoplanktonic spring bloom due to a significant increase in river inputs. As a result of these abnormal conditions, these authors measured very low reserves in winter and these reserves were completely exhausted in early spring. In contrast with Marennes-Oléron bay, although the level of reserves in Baie des Veys was lower in 2001, they were never completely exhausted (Fig. 5-9a).

In spring and summer, the previously stored energy and the new energy acquired from the environment are used for gametogenesis (Pouvreau et al., 2006). In 2001, the lower level of reserves in autumn and winter and the increase in the duration of shrinking until the middle of spring indicated less storage in reserve cells. Consequently, in 2001, the level of reserves available for gametogenesis was lower than in the other years (Fig. 5-9a). Experiments conducted in controlled environments showed that reproductive effort increases with an increase in food availability (Samain and Mc Combie, 2008, pp. 81-82). A

higher reproductive effort induces an increase of maintenance costs (Samain and Mc Combie, 2008, pp. 105). Whether maintenance costs are higher than energy inputs from the environment, this can induce a detrimental effect on survival for oysters (Samain and Mc Combie, 2008, pp. 68-70). In 2001, the higher trophic conditions in late spring when water temperatures increase would lead to a greater gametogenesis rate. Indeed, although the level of reserves before gametogenesis was the lowest in 2001, it reached the same level as in 2003 when spawning occurred. Whatever the year studied, the indicator of energy needs did not enable identification of a period of physiological distress during gametogenesis. Energy demands became higher than energy input only in late September in 2000 and 2001, and in the middle of October in 2002 and 2003.

In this ecosystem, a positive correlation was revealed between the increase in river flows and the increase in mortality events (Samain and Mc Combie, 2008, pp. 21-22). The highest mortality rates were recorded in 2001 (45% mortality) and 2000 (30%) when river inputs were the highest, while the lowest levels were recorded in 2002 (25%) and 2003 (10%) (Samain and Mc Combie, 2008). In this context, our results highlighted the variability in the ecophysiological response of an average individual between wet and dry years. In the Baie des Veys, oyster mortality occurred in late summer. Our results showed that the ratio of energy demand to energy inputs increased slightly earlier in wet years than in dry years. However, this difference was not sufficiently significant to conclude that physiological stress occurred in late summer 2000 and 2001. Studies of summer oyster mortality led to the conclusion that this phenomenon resulted from complex interactions between the oysters and the environment (Samain and Mc Combie, 2008). Our results highlighted the sensitivity of oysters to environmental conditions (temperature and food supply) mainly during wet years. However, all underlying physiological mechanisms were not taken into account in the ecophysiological model. In our opinion, our results represent the first step in understanding the complex relationships between oysters and the environment. Knowledge of the underlying physiological mechanisms is essential to fully understand the physiological response of oysters to variations in environmental conditions.

5. Conclusion

Year-to-year environmental fluctuation patterns tend to lead to significant variability of the physiological response of oysters. The coupled model developed in this study allowed us to describe the oyster physiological status at a macroscopic scale (river inputs, water temperature). It is a suitable tool to explore the physiological response of oysters to year-to-year variations in environmental conditions. The need to transform chlorophyll *a* concentration into carbon concentration allowed us to estimate the quantity of food that was really available to oysters. The identification of the best food quantifier is essential to satisfactorily simulate the time course of oyster growth and reproduction. This study describes the first coupling in a shellfish ecosystem of a biogeochemical model and an ecophysiological model which simulates energy allocation between growth and reproduction, and the gametogenesis and spawning event from a mechanistic point of view. This tool could be applied to other shellfish or fish species with the aim of improving knowledge of the influence of environmental conditions on the reproductive success or survival. However, one necessary improvement will be to take into account variability among individuals to assess variations in the response of the population compared to an average individual. It would also be interesting to test more years and apply the coupled model to other ecosystems with different functioning.

Chapitre 6

Modélisation du cycle de l'azote dans la Baie des Veys :
Influence respective des facteurs environnementaux
et des huîtres cultivées

1. Introduction

Les interactions entre les herbivores et les producteurs primaires sont caractérisées par une combinaison d'effets négatifs et positifs (Prins et al., 1995). Les populations de bivalves filtreurs naturelles et cultivées exercent une influence dominante sur les flux d'énergie et le cycle des nutriments dans de nombreux écosystèmes marins côtiers (Dame, 1996, Dame et Prins, 1998, Newell, 2004). Dans les systèmes estuariens, les bivalves représentent souvent le compartiment le plus abondant de filtreurs suspensivores (Prins et al., 1998). De faibles densités de phytoplancton ont souvent été attribuées à un fort taux de consommation par les bivalves (Cloern, 1982, Hily, 1991, Prins et al., 1998). Un des exemples les plus cités de contrôle de la biomasse phytoplanctonique par les bivalves à l'échelle d'un estuaire est celui de la Baie de San Francisco (Cloern, 1982). Il a été largement rapporté que les populations denses de bivalves influencent le cycle de l'azote dans les écosystèmes côtiers avec un degré de contrôle dépendant largement des conditions hydrographiques du site (Dame, 1996, Newell, 2004). Ainsi, les bivalves représentent un compartiment clé dans le couplage pélagio-benthos (Dame, 1996), car ils se nourrissent du seston (e.g. phytoplancton, matière organique en suspension...) et transfèrent le matériel organique et inorganique non-ingéré ou non-assimilé vers le sédiment via les fécès et pseudo-fécès (Newell, 2004). La consommation, bien que réduisant la biomasse des producteurs primaires, peut également avoir des effets stimulants sur leur croissance à travers une augmentation de la disponibilité en nutriment ou en induisant un changement dans la composition des populations (Prins et al., 1995, 1998). En plus de ce contrôle « Top-down » que les bivalves peuvent exercer sur les stocks de phytoplancton, ils peuvent aussi exercer simultanément un contrôle « Bottom-up » en alimentant le cycle des nutriments par l'excrétion de substances dissoutes et le dépôt de matière organique.

Les principaux processus ayant une influence sur l'écosystème sont la consommation de la nourriture disponible, l'excrétion des métabolites et la biodéposition sous forme de fécès et de pseudo-fécès (Cranford et al., 2007). Cependant, du fait des nombreuses interactions existant entre les différents compartiments d'un écosystème, il est difficile de prévoir l'influence des bivalves sur l'ensemble de l'écosystème (Dame, 1996). L'objectif de ce chapitre est dans un premier temps d'étudier l'influence respective

des bivalves et de l'environnement sur le cycle de l'azote en Baie des Veys. Pour cela, l'influence de l'environnement a été étudiée en faisant varier les niveaux d'apports par les rivières. Car, comme cela a été montré dans le chapitre 5, la quantité d'apports par les rivières peut fortement varier en fonction du type d'année étudiée : 2,5 fois plus d'apports d'azote dissous ont été observés en 2001 (année humide) par rapport à 2003 (année sèche). En parallèle, l'influence des bivalves a été étudiée en réalisant pour chaque scénario d'apports une simulation avec et sans le stock de bivalves cultivés. La présence d'un compartiment simulant les filtreurs suspensivores sauvages présents dans le milieu a permis d'étudier l'existence d'une éventuelle compétition trophique entre populations naturelles et cultivées. Dans un second temps les résultats obtenus en Baie des Veys ont été comparés avec d'autres écosystèmes cultivés. Tout d'abord des indicateurs assez simples ont été calculés pour les différents écosystèmes (i.e. temps de résidence, temps de filtration et temps de renouvellement du phytoplancton). Puis, une autre approche consistant à comparer un plus grand nombre de processus a été réalisée dans le but d'appréhender de manière plus globale les interactions existant entre les bivalves et leur environnement.

2. Fonctionnement de la Baie des Veys

2.1. Matériel et méthode

Le modèle d'écosystème utilisé dans ce chapitre se base sur le modèle conceptuel décrit dans le chapitre 3. Celui-ci incorpore les améliorations décrites dans les deux chapitres précédents. La production primaire est modélisée en utilisant les processus et paramètres calibrés à partir des mesures *in situ* présentés dans le chapitre 4. Le couplage avec le modèle écophysiological (i.e. consommation, biodéposition et excrétion) prend en compte les formulations présentées dans le chapitre 5.

Comme pour les chapitres 4 et 5, le sous-modèle physique est le modèle 0D décrit précédemment.

Les principales variables d'état du modèle biogéochimique participant au cycle de l'azote dans la Baie des Veys sont présentées dans le tableau 6-1. Les flux considérés entre ces

différentes variables sont indiqués sur la Fig. 6-1. L'ensemble des stocks sont exprimés en tonnes d'azote (t N) et représentent le bilan à l'issu d'une année de simulation. Les flux entre les variables d'état ainsi que les apports et exports provenant des rivières et de la limite océanique sont exprimés en tonnes d'azote par an (t N an⁻¹).

Tableau 6-1 : Variables d'état du modèle d'écosystème prises en compte dans l'évaluation du cycle de l'azote en Baie des Veys.

Symboles	Variabes d'état	Unités
Colonne d'eau		
DIN _{eau}	Azote inorganique dissous pélagique	μmol N l ⁻¹
detN _{eau}	Azote organique détritique pélagique	μmol N l ⁻¹
Phyto	Phytoplancton (diatomées)	μmol N l ⁻¹
Zoo	Zooplancton	μg poids sec l ⁻¹
Huître	Huître	g poids sec l ⁻¹
Sédiment		
DIN _{sed}	Azote inorganique dissous benthique	μmol N l ⁻¹
detN _{sed}	Azote organique détritique benthique	μmol N l ⁻¹
Phyto	Phytoplancton sédimenté	μmol N l ⁻¹
Benthos	Filtreurs suspensivores benthiques sauvages	g C m ⁻²

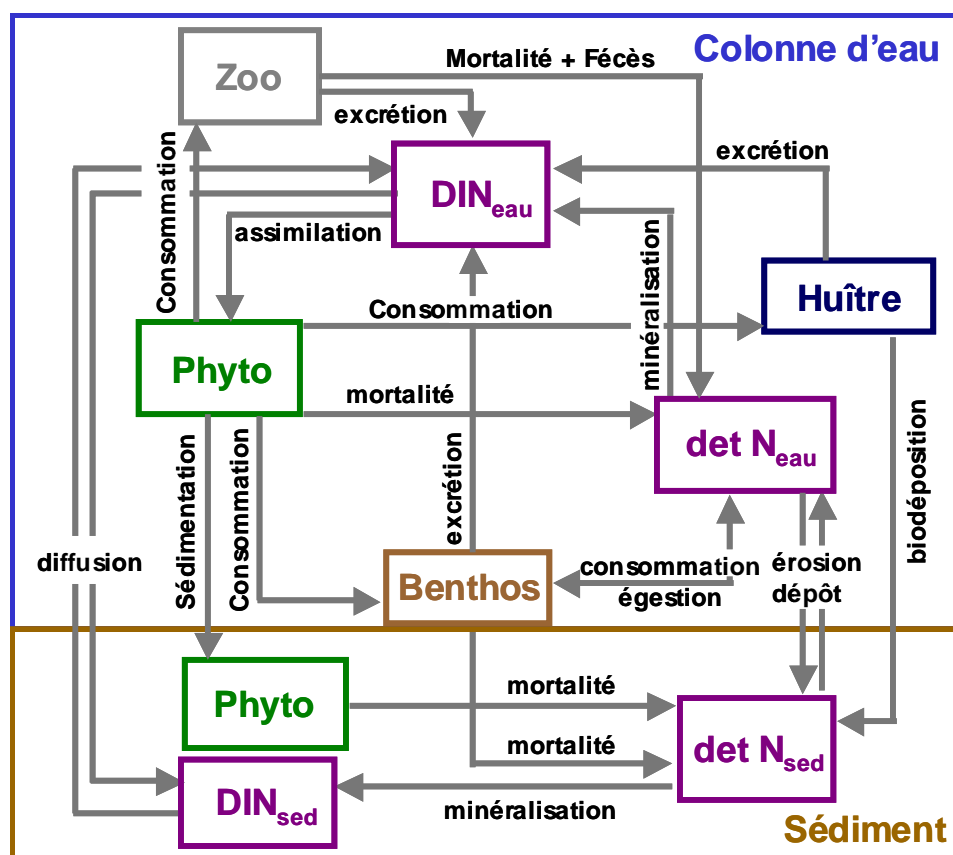


Figure 6-1 : Schéma conceptuel du cycle de l'azote dans l'écosystème de la Baie des Veys.

Le modèle étant en unité d'azote la plupart des variables d'état considérées sont directement exprimées en azote : le phytoplancton, l'azote inorganique dissous qui correspond à la somme du nitrate et de l'ammonium et l'azote organique détritique. Le cycle biogéochimique de l'azote modélisé en Baie des Veys considère l'évolution des variables DIN et detN dans la colonne d'eau et dans le sédiment. Les flux physiques d'érosion de dépôt et de diffusion entre la colonne d'eau et le sédiment ont également été estimés. Les suspensivores benthiques sont exprimés en unité de carbone (g C) et sont convertis en équivalent azote ($\mu\text{M N}$).

Les premiers calculs de flux réalisés sur les différentes années étudiées ont montré que les flux d'azote associés au compartiment zooplanctonique sont relativement faibles en comparaison des autres flux obtenus et ce, quels que soient les scénarios étudiés. Ce compartiment ne présentant pas de rôle significatif dans le cycle de l'azote en Baie des Veys, il n'a pas été pris en compte dans cette étude.

Les apports de DIN et detN provenant des rivières correspondent à l'intégration sur l'année des produits (débit x concentration). Les apports de phytoplancton par les rivières sont considérés comme nuls car la grande majorité des micro-algues d'eau douce est détruite au contact de l'eau de mer. Au niveau des échanges océaniques, les valeurs de flux indiquées correspondent à la différence entre les apports et les exports. Ainsi, une valeur négative représente un export net pour le système, et à l'inverse une valeur positive représente un apport. Du fait de l'absence de mesures régulières dans cette partie de la Baie de Seine les valeurs utilisées pour estimer les échanges à l'interface océanique proviennent du modèle de la Baie de Seine (Cugier, 1999).

Afin d'estimer la part de l'influence des facteurs environnementaux sur le cycle de l'azote de la Baie des Veys, différentes années présentant des conditions d'apports très contrastées ont été sélectionnées :

- ✓ 2001 qui est une année humide, avec de très forts apports par les rivières (ca. 7500 t DIN an⁻¹).
- ✓ 2002 qui est une année intermédiaire avec des niveaux d'apports considérés comme « classiques » pour cet écosystème (ca. 5000 t DIN an⁻¹).

- ✓ 2003 qui est une année sèche avec des apports plus faibles particulièrement au moment de l'automne et de l'hiver (ca. 3000 t DIN an⁻¹).
- ✓ Dans l'ensemble les niveaux d'apports étant relativement forts en Baie des Veys, deux simulation additionnelles avec des niveaux d'apports plus faibles ont été rajoutées (ca. 2000 t DIN an⁻¹ et 1000 t DIN an⁻¹).

Afin d'estimer la part de l'influence des huîtres sur le cycle de l'azote, pour chacun des scénarios cités précédemment deux simulations ont été réalisées, l'une avec des huîtres et l'autre sans huîtres.

2.2. Résultats

2.2.1. Influence des huîtres cultivées sur le cycle de l'azote de la Baie des Veys

L'influence des huîtres sur l'évolution des stocks et des flux impliqués dans le cycle de l'azote en Baie des Veys est présentée pour le scénario correspondant à l'année 2002. Ce scénario a été choisi car les conditions environnementales en termes de quantité d'apports de matière par les rivières et de conditions météorologiques (luminosité et température) sont représentatives d'une année moyenne dans cet écosystème. L'influence de la variabilité inter-annuelle des conditions environnementales sur le cycle de l'azote sera discutée dans une seconde partie.

Les concentrations en chlorophylle *a* simulées par le modèle biogéochimique présentent une forte diminution en présence d'huîtres (Fig. 6-2a). Celle-ci est particulièrement marquée au moment de l'efflorescence printanière et dans une moindre mesure au cours de l'efflorescence automnale. En l'absence d'huîtres la concentration maximale en chlorophylle *a* atteint 17 µg l⁻¹, alors qu'en présence d'huîtres celle-ci chute à environ 7 µg l⁻¹. De plus, la présence d'huîtres tend à retarder le développement de l'efflorescence printanière qui atteint son maximum seulement vers le milieu du mois de mai alors qu'en absence d'huîtres celui-ci est atteint vers la mi-avril. Le stock de filtreurs suspensivores benthiques sauvages est lui aussi fortement affecté par la présence des huîtres (Fig. 6-2b). Le pic de biomasse est atteint vers la fin de l'été pour une

concentration d'environ 7 g C m^{-2} en absence d'huîtres contre environ 2 g C m^{-2} en présence d'huîtres.

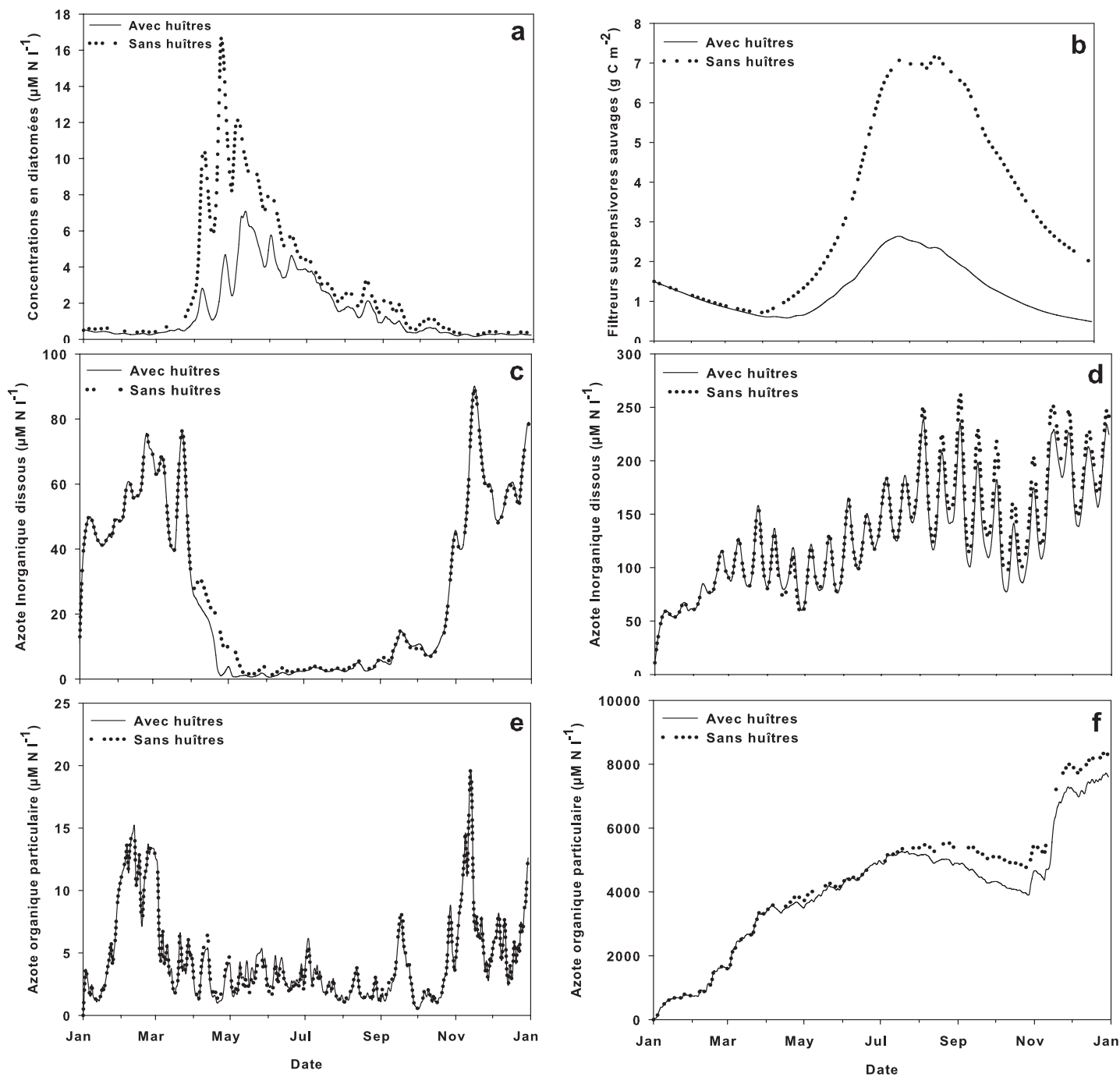


Figure 6-2 : Variation temporelle au cours de l'année 2002 des stocks de chlorophylle *a* (a), suspensivores sauvages (b), azote inorganique dissous dans la colonne d'eau (c) et dans le sédiment (d), azote organique particulaire dans la colonne d'eau (e) et dans le sédiment (f). Pour chaque compartiment deux simulations sont présentées : avec et sans huîtres.

Dans l'ensemble les stocks de DIN et de detN de la colonne d'eau et du sédiment sont peu affectés par la présence d'huîtres (Fig. 6-2c, d, e et f). Les stocks sédimentaires initialisés à 0 au début de la simulation montrent une augmentation plus ou moins régulière des concentrations tout au long de l'année. L'accumulation de DIN_{sed} atteint des concentrations autour de $200 \mu\text{M N l}^{-1}$ en décembre. Par contre, le stock de detN montre une accumulation beaucoup plus forte. L'augmentation du stock se fait de manière régulière au cours des six premiers mois de l'année, puis, celui-ci reste assez stable jusqu'en novembre (autour de $6000 \mu\text{M N l}^{-1}$) où une très forte augmentation du stock est observée pendant une courte période puisque la concentration atteint environ $8000 \mu\text{M N l}^{-1}$ en décembre. Dans la simulation réalisée sans huîtres les stocks de DIN et de detN accumulés dans le sédiment ont des concentrations légèrement plus fortes au cours des derniers mois de simulation qu'en présence d'huîtres, mais dans l'ensemble l'influence des huîtres sur ces compartiments reste assez faible.

Les flux biologiques entre ces différents compartiments ainsi que les flux physiques entre la colonne d'eau et le sédiment sont indiqués sur la figure 6-3. Ces différents flux ainsi que les apports et exports par les limites terrestres et océaniques du modèle ont été intégrés sur l'ensemble de l'année 2002.

Dans l'ensemble, les résultats montrent que toutes les variables d'état ne sont pas affectées de la même manière par la présence des huîtres dans cet écosystème. Comme cela a été vu précédemment, le stock moyen de DIN dans la colonne d'eau et dans le sédiment ainsi que le stock de detN dans la colonne d'eau ne présentent pas de différence significative entre les simulations avec et sans huîtres. A l'inverse, le stock moyen de detN dans le sédiment diminue de 20% en présence d'huîtres. Les compartiments les plus influencés par la présence des huîtres sont le phytoplancton dont le stock moyen diminue d'environ 45% et les filtreurs suspensivores sauvages dont le stock diminue d'environ 57%.

Quel que soit le scénario étudié (i.e. avec ou sans huîtres) les flux nets résultant des échanges océaniques sont négatifs pour les compartiments DIN et detN ce qui traduit une exportation de ces éléments en dehors de la Baie des Veys. Cependant, ces deux compartiments ne sont pas affectés de la même manière par la présence des huîtres. L'exportation de DIN est plus importante en présence d'huîtres alors que l'exportation de detN est plus forte dans la simulation sans huîtres. De la même manière, pour les deux

scénarios étudiés les flux nets de phytoplancton sont toujours négatifs indiquant une exportation à l'extérieur de la baie. Néanmoins, en présence d'huîtres l'exportation de phytoplancton est réduite d'environ 65%.

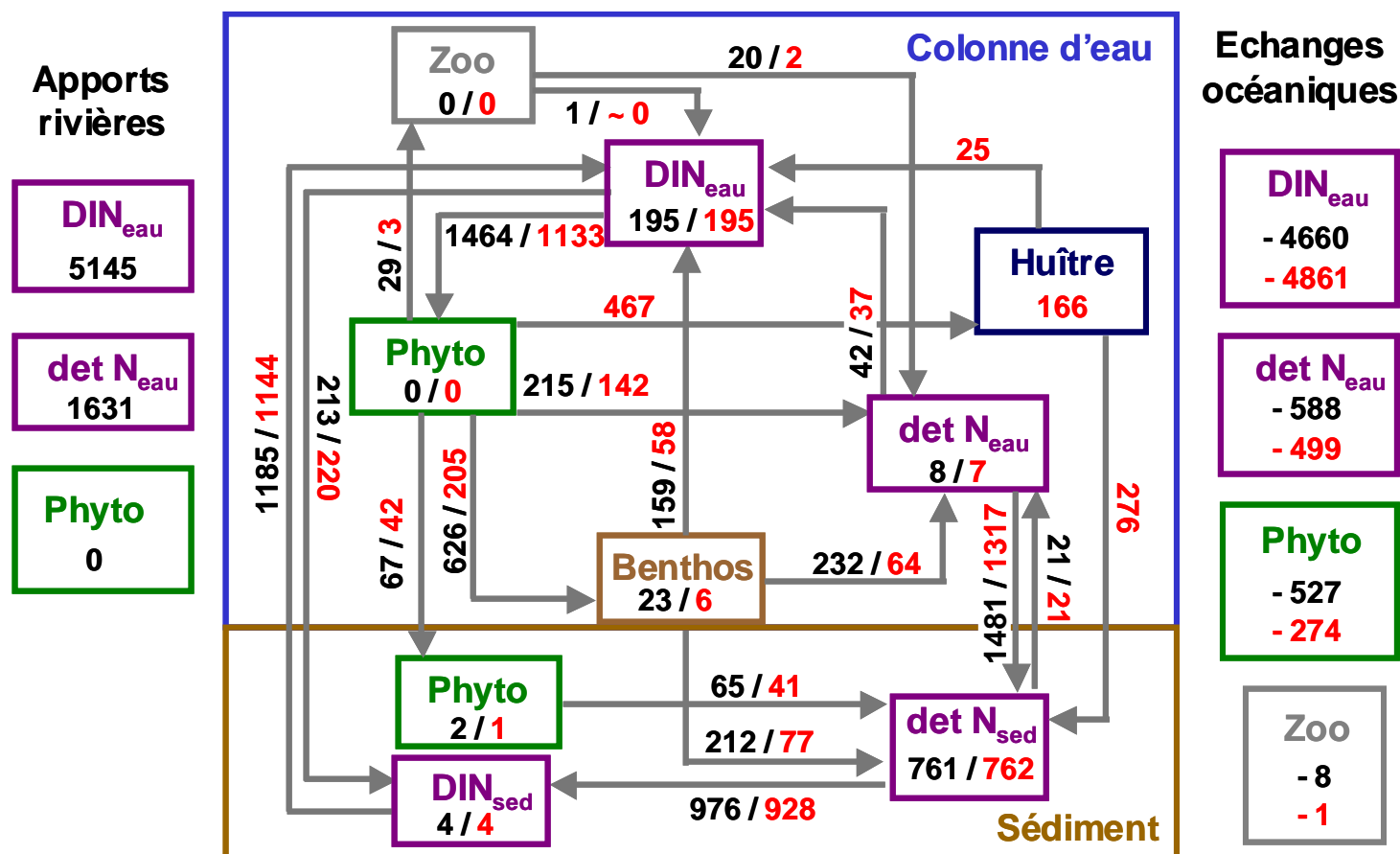


Figure 6-3 : Bilan annuel des stocks (t N) et flux intégrés sur l'année 2002 (t N an⁻¹). Les valeurs en noir correspondent aux résultats de la simulation sans huîtres et les valeurs en rouge correspondent à la simulation avec huîtres.

Au sein de l'écosystème, l'ensemble des flux est réduit en présence d'huîtres. La production primaire (DIN_{eau} → Phyto) ainsi que la consommation du phytoplancton par les filtreurs suspensivores sauvages (Phyto → Benthos) sont réduits de 23% et 67% respectivement. L'introduction des huîtres dans l'écosystème conduit à augmenter la pression de broutage sur le phytoplancton de 7% (Phyto → Benthos + Phyto → Huître). De même, la mortalité du phytoplancton (Phyto → detN_{eau}) et des filtreurs sauvages (Benthos → detN_{sed}) est réduite de 34% et 64% respectivement. Le flux d'égestion des diatomées par les filtreurs sauvages (Benthos → detN_{eau}) est également réduit de 67%.

2.2.2. Influence de la variabilité inter-annuelle des conditions environnementales sur le cycle de l'azote de la Baie des Veys

Afin d'illustrer l'influence de la variabilité inter-annuelle des conditions environnementales sur le cycle de l'azote, deux flux principaux ont été choisis : la production primaire (Fig. 6-4) et la consommation du phytoplancton par les filtreurs sauvages et les huîtres cultivées (Fig. 6-5). La variabilité inter-annuelle de ces deux flux est indiquée en fonction des apports de DIN par les rivières.

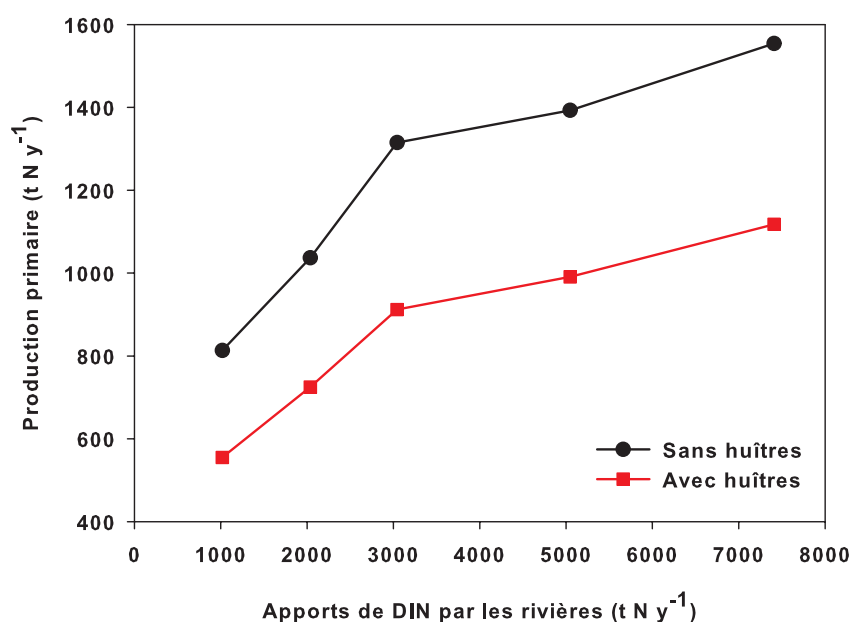


Figure 6-4: Variabilité inter-annuelle de la production primaire en fonction des apports de DIN par les rivières. Les points noirs correspondent aux simulations sans huîtres et les rouges aux simulations avec huîtres.

L'augmentation des apports de DIN par les rivières se traduit par une augmentation de la production primaire (Fig. 6-4). En ce qui concerne les plus faibles contributions (< 3000 t DIN an⁻¹) et quel que soit le scénario étudié (i.e. avec ou sans huîtres), les résultats indiquent une augmentation linéaire de la production primaire en fonction des apports. Quand les apports par les rivières dépassent 3000 t DIN an⁻¹ l'augmentation du flux de production primaire est plus faible. Pour l'ensemble des simulations, une différence importante est observée entre les scénarios avec et sans huîtres. D'une manière générale, les résultats montrent que pour des apports de rivières inférieurs à 3000 t DIN an⁻¹, l'influence des huîtres est comparable à l'influence de

l'environnement. En effet, la présence des huîtres induit une diminution du flux de production primaire d'environ 200 t DIN an⁻¹. De la même manière, les variations des conditions environnementales entre les trois premières simulations induisent également une variation de 200 t DIN an⁻¹. A l'inverse, dans les simulations présentant des apports supérieurs à 3000 t DIN an⁻¹ l'influence des huîtres sur la production primaire est toujours supérieure à celle de l'environnement.

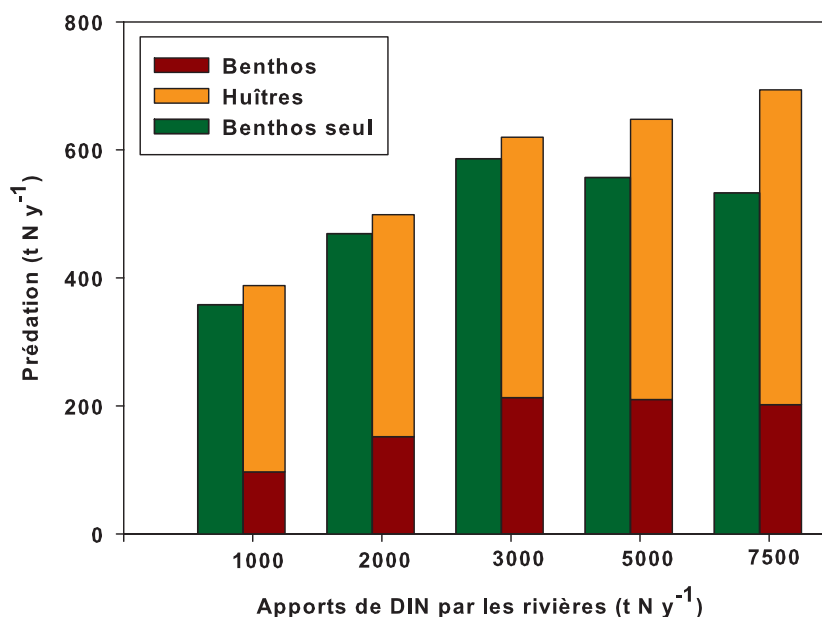


Figure 6-5 : Variabilité inter-annuelle de la consommation sur le phytoplancton en fonction des apports de DIN par les rivières. Pour chacune des simulations la première barre de l'histogramme (vert) correspond à la consommation par les filtreurs sauvages dans le scénario sans huîtres. A l'inverse, la seconde barre correspond à la consommation respective par les filtreurs sauvages (rouge) et cultivés (orange).

En absence d'huîtres une augmentation régulière de la consommation du phytoplancton par les filtreurs sauvages est observée jusqu'à la valeur seuil de 3000 t DIN an⁻¹. Au-delà de cette valeur le taux de consommation diminue régulièrement. En présence d'huîtres la consommation totale sur le phytoplancton augmente de manière continue en fonction de l'augmentation des apports par les rivières. Cependant, de la même manière que pour la production primaire l'augmentation de la consommation est moins importante au-dessus de 3000 t DIN an⁻¹. En séparant la part de la consommation des huîtres de celle des filtreurs sauvages, les résultats montrent qu'au-delà de 3000 t DIN an⁻¹, la consommation des filtreurs sauvages atteint un plateau, alors que celle des huîtres cultivées continue d'augmenter. D'une manière générale, les résultats indiquent que pour

des apports situés en-dessous de 3000 t DIN an⁻¹, la consommation totale est comparable entre les simulations avec et sans huîtres. A l'inverse, au-dessus de cette valeur la consommation totale continue d'augmenter en présence d'huîtres alors qu'elle décroît en leur absence.

3. Comparaison entre écosystèmes

3.1. Matériel et Méthode

Une approche plus générale de l'évaluation de l'influence des filtreurs cultivés sur leur environnement consiste à comparer le fonctionnement de différents écosystèmes cultivés (Dame, 1996). La manière la plus simple et la plus utilisée se base sur la définition d'indicateurs permettant d'évaluer l'importance des différents processus au sein d'un écosystème et entre différents systèmes. Les indicateurs les plus couramment utilisés ont été définis dans Dame et Prins (1998), il s'agit du temps de résidence des masses d'eau, T (i.e. temps théorique nécessaire pour qu'un volume d'eau situé à l'intérieur d'une zone soit renouvelé par de l'eau provenant de l'extérieur du système), le temps de production primaire, P (i.e. temps nécessaire à la production primaire ayant lieu dans un système pour renouveler le stock de phytoplancton à l'intérieur du système) et le temps de filtration par les bivalves, I (i.e. temps théorique nécessaire pour que la totalité de la biomasse de filtreurs présent dans un système filtre les particules contenues dans un volume d'eau équivalent au volume total du système). A partir de la synthèse des flux et stocks présentée sur la figure 6-3, nous avons estimé ces différents indicateurs pour la Baie des Veys, et de la même manière pour d'autres écosystèmes à partir de résultats publiés : la Baie de Tracadie au Canada (Cranford et al., 2007) et le lac Saroma au Japon (Sato et al., 2007). La combinaison de ces différents indicateurs a permis d'estimer la pression de filtration des bivalves (i.e. la fraction de la production primaire qui va vers la consommation : I / P) et l'influence de l'environnement physique (i.e. fraction de la production primaire qui est exportée hors du système : T / P).

Les trois indicateurs définis ci-dessus permettent de comparer certaines propriétés des écosystèmes. La disponibilité de résultats tels que ceux présentés sur la figure 6-3 pour

d'autres écosystèmes permet de réaliser une comparaison plus générale du fonctionnement de ces milieux. Pour illustrer cette approche, les flux obtenus pour la Baie des Veys ont été comparés avec ceux publiés par Cranford et al. (2007) pour la Baie de Tracadie. Nous avons choisi cet écosystème car leur travail était orienté sur le rôle des bivalves cultivés sur le cycle de l'azote de la Baie de Tracadie.

La Baie de Tracadie située sur l'île du Prince Edouard (Canada) est un système de type lagune. Elle présente une petite superficie (16,4 km²) et une profondeur moyenne d'environ 2,5 m. L'espèce en élevage est la moule bleue *Mytilus edulis* et le stock est ca. 4 500 T. En comparaison de la Baie des Veys les apports par les rivières sont assez faibles ca. 100 t N an⁻¹ en moyenne.

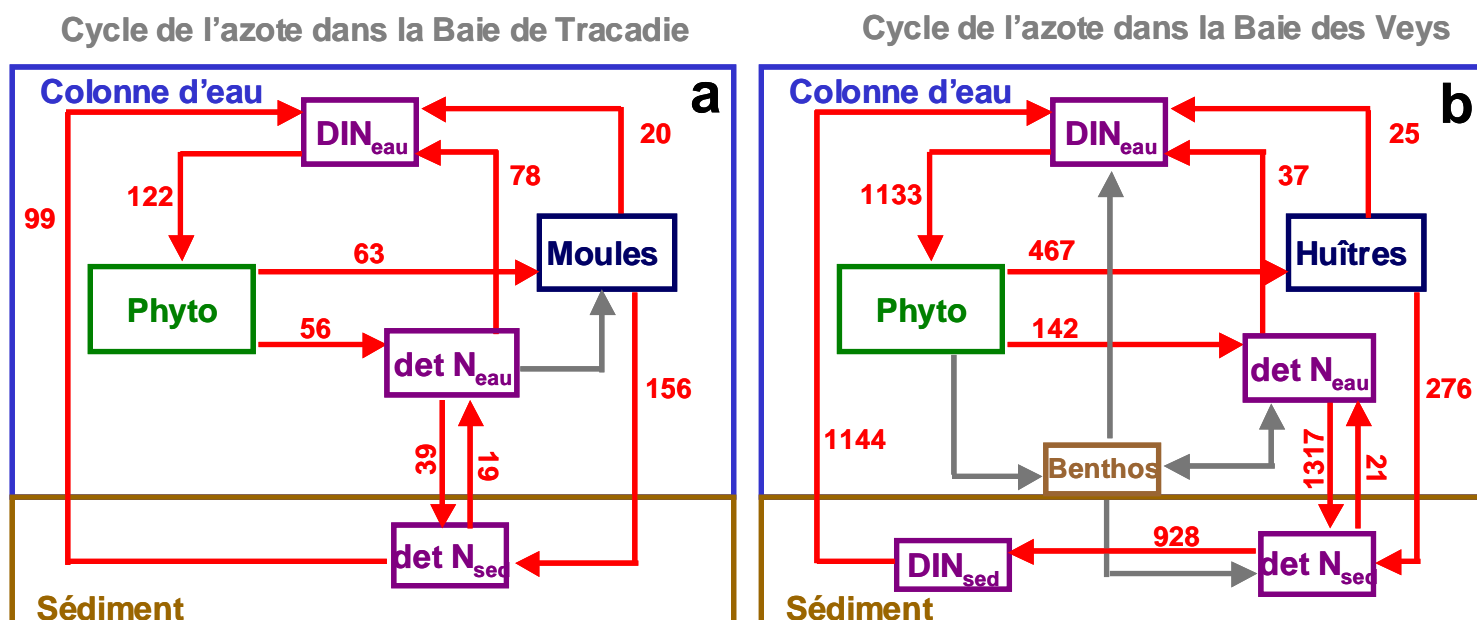


Figure 6-6 : Comparaison entre les modèles simulant le cycle de l'azote dans la Baie de Tracadie (Cranford et al., 2007) (a) et en Baie des Veys (b). Les flèches rouges représentent les processus communs dans les deux écosystèmes. Pour la Baie de Tracadie il n'y a pas de compartiment de filtreurs sauvages.

Afin de comparer les résultats de la Baie des Veys avec ceux de la Baie de Tracadie (Cranford et al., 2007), tous les flux communs aux deux écosystèmes ont été identifiés (Fig. 6-6). L'espèce en élevage dans la Baie de Tracadie étant la moule bleue, dans la suite de ce chapitre la dénomination filtreur sera utilisée tant pour l'huître cultivée en Baie des Veys que pour la moule cultivée dans la Baie de Tracadie. Du fait des différences dans les caractéristiques physiques de ces deux écosystèmes (i.e. surface, profondeur, temps de résidence, quantité d'apports par les rivières ...) il ne s'avère pas possible de comparer

directement les valeurs des flux car elles présentent des échelles de variabilité différentes. Par exemple, les apports de DIN par les rivières varient entre 3000 et 7500 t N an⁻¹ en Baie des Veys, alors qu'ils sont en moyenne de 100 t N an⁻¹ dans la Baie de Tracadie. La production primaire est aux environs de 1000 t N an⁻¹ en Baie des Veys, contre ca. 120 t N an⁻¹ pour la Baie de Tracadie. Ainsi, pour chaque écosystème, l'ensemble des flux a été standardisé en fonction du flux le plus important : la production primaire (DIN_{eau} → Diatomées) pour la Baie des Veys et la biodéposition pour la Baie de Tracadie (Filtreur → detN_{sed}).

3.2. Résultats

La comparaison des indicateurs estimés pour les différents systèmes est indiquée dans le Tableau 6-2.

Tableau 6-2 : Comparaison des différents indicateurs, temps de résidence (T), temps de renouvellement du phytoplancton (P), temps de filtration par les bivalves (I), pression de filtration (I/P) et exportation (T/P) pour plusieurs écosystèmes. Les différents temps sont exprimés en jours.

	T	P	I	$\frac{I}{P}$	$\frac{T}{P}$
Baie des Veys	5,5	2	4,5	2,3	2,8
Baie de Tracadie	3,8	3,9	7,6	1,9	1
Lac Saroma	163,6	6,5	34,3	5,3	25,2

L'interprétation du rapport entre I et P, permet d'estimer la pression de filtration exercée par les bivalves sur la production primaire. Un comportement proche est mis en évidence entre la Baie des Veys et la Baie de Tracadie. En effet, pour ces deux écosystèmes la pression de filtration des bivalves cultivés est telle qu'environ la moitié de la production primaire est consommée. Pour le lac Saroma, la part de la production primaire qui est consommée par les filtreurs en élevage est beaucoup plus faible (ca. 20%). La forte valeur du rapport de T sur P obtenue pour le lac Saroma indique des échanges relativement faibles avec l'océan (exportation et importation), l'essentiel de la production primaire reste à l'intérieur du système. A l'inverse, en Baie des Veys et dans la Baie de Tracadie, le

rapport T sur P est beaucoup plus faible indiquant une influence des facteurs physiques et par conséquent de forts échanges avec l'extérieur du système.

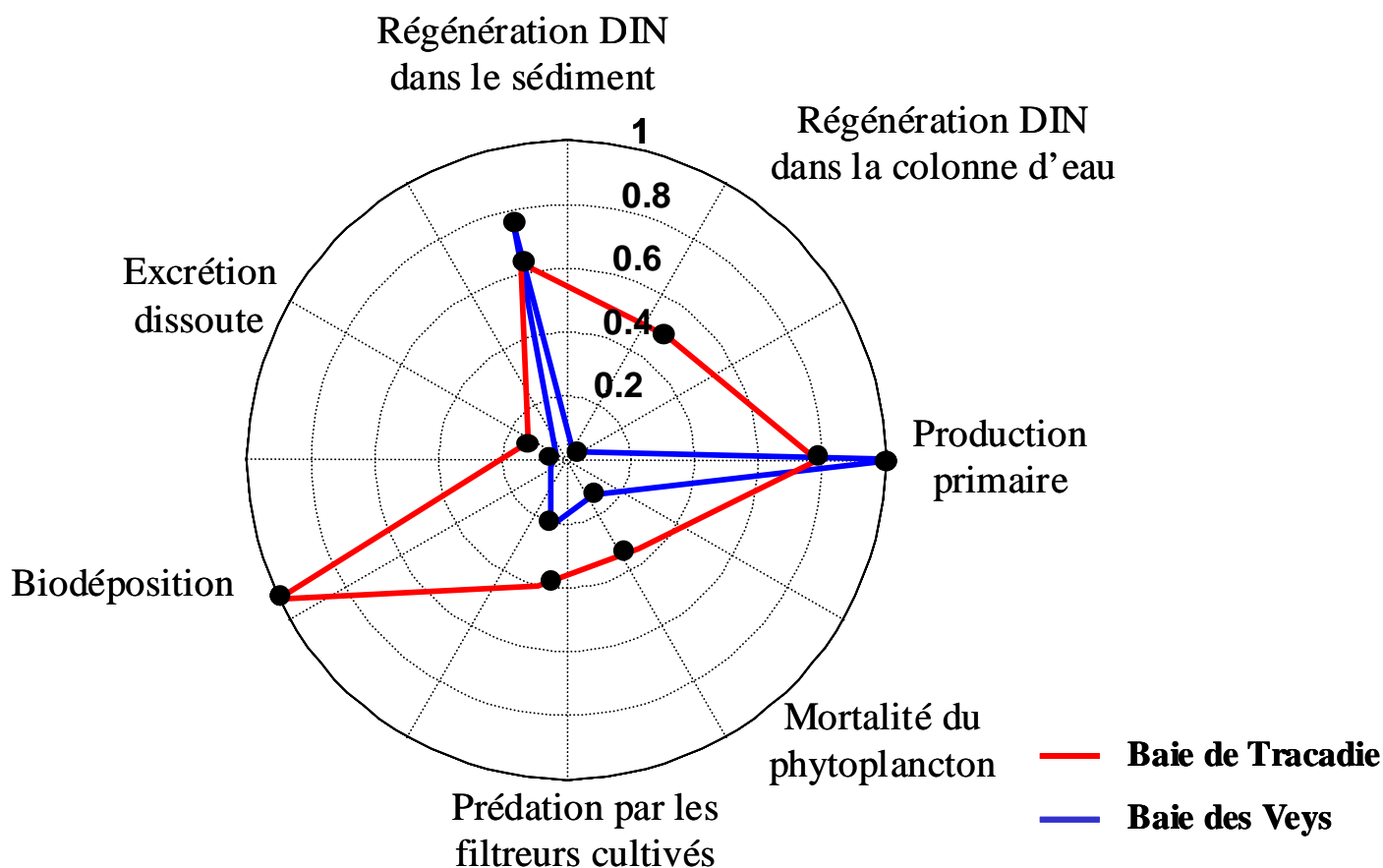


Figure 6-7 : Comparaison des flux communs aux modèles de la Baie des Veys et de la Baie de Tracadie. Afin d'effectuer la comparaison sur une même échelle, pour chaque écosystème les différents flux présentés ont été standardisés en fonction du flux le plus important.

La comparaison des flux communs aux deux écosystèmes (Fig. 6-7) montre que trois flux sont similaires, l'excrétion par les filtreurs cultivés (Filtreur \rightarrow DIN_{eau}), la production primaire ($DIN_{eau} \rightarrow$ Diatomées) et la régénération de la matière organique dans le sédiment ($DIN_{sed} \rightarrow detN_{sed}$). Les autres flux sont tous supérieurs pour la Baie de Tracadie. Cependant, la principale différence se situe au niveau du flux de biodéposition par les filtreurs cultivés. En effet, ce flux est prédominant pour la Baie de Tracadie alors qu'il est relativement faible en Baie des Veys.

4. Discussion

4.1. Influence respective de l'environnement et des bivalves cultivés sur le cycle de l'azote de la Baie des Veys

Les bilans des flux et des stocks réalisés pour des scénarios intégrant ou non la présence des huîtres ont permis d'étudier l'influence des filtreurs cultivés sur l'ensemble de l'écosystème.

Les résultats ont mis en évidence que les compartiments les plus influencés par la présence des huîtres en baie des Veys sont le phytoplancton et les filtreurs suspensivores sauvages. En effet, la diminution de la production primaire conjointement à l'augmentation de la pression de broutage (i.e. filtreurs cultivés + sauvages) explique la forte réduction du stock de phytoplancton ainsi que la réduction de son exportation en dehors de la baie. En parallèle, la diminution du stock de phytoplancton et de filtreurs sauvages conduit à une importante diminution du taux de mortalité du phytoplancton (ca. 43%) et du taux d'égestion des filtreurs (ca. 60%). Cependant, cela n'induit pas de diminution significative du stock d'azote organique particulaire dans la colonne d'eau. Ce résultat s'explique par le fait que la forte réduction de ces flux au sein de l'écosystème en présence d'huîtres est compensée par une diminution des exportations d'azote organique particulaire vers l'extérieur ainsi que par une diminution du flux de déposition vers le sédiment. D'une manière générale, les stocks d'azote organique particulaire et inorganique dissous dans la colonne d'eau et dans le sédiment semblent peu affectés par la présence des huîtres, ce qui paraît surprenant car il est largement documenté que la présence de filtreurs suspensivores favorise l'accumulation de matière organique dans le sédiment, notamment, à travers le processus de biodéposition (Dame, 1996, Newell, 2004). Comme cela a été évoqué précédemment, ce résultat peut s'expliquer par des phénomènes de compensation entre différents flux. Ainsi, l'apport de biodépôts au compartiment d'azote organique du sédiment compense la diminution du flux de mortalité des filtreurs sauvages induite par la diminution de leur stock. De même la forte diminution du flux de production primaire n'induit pas d'augmentation du stock d'azote inorganique dissous dans la colonne d'eau, ce qui s'explique par une augmentation de l'exportation de ce compartiment à l'extérieur de la baie.

L'introduction des huîtres permet d'étudier l'influence respective des deux classes de filtreurs (sauvages vs cultivés) sur le fonctionnement de cet écosystème. La présence des huîtres dans le milieu induit le développement d'une compétition trophique avec les filtreurs suspensivores sauvages qui tend à inhiber le développement de ces derniers conduisant à une consommation sur le phytoplancton plus faible par rapport à celle des huîtres cultivées (Newell, 2004). Des expériences en mésocosmes ont montré que la consommation par les bivalves peut induire des changements dans la composition du phytoplancton (Prins et al., 1998). Pour de fortes densités de bivalves en culture par exemple, cette forte consommation peut affecter la qualité de la nourriture disponible pour les autres suspensivores (Newell, 2004).

En l'absence d'huîtres, la diminution du flux de consommation des filtreurs sauvages liée à l'augmentation des apports par les rivières (Fig. 6-5) est provoquée par une inhibition du développement de la population de filtreurs sauvages à cause d'une limitation dépendante de la densité (cf. Chapitre 3). En d'autres termes, une forte densité de filtreurs sauvages induit une diminution de la consommation afin de limiter le développement de la population. A l'inverse, en présence d'huîtres, le stock de filtreurs sauvages n'est pas suffisant pour induire ce processus.

Les scénarios étudiant la variation des apports en azote par les rivières ont mis en évidence une corrélation positive entre l'augmentation des apports par les rivières et l'augmentation des principaux flux dans l'écosystème. Ces résultats indiquent l'existence d'une valeur seuil à 3000 t DIN an⁻¹, en-dessous de ce seuil l'influence de l'environnement sur le cycle de l'azote est comparable à l'influence des filtreurs cultivés. A l'inverse, au-delà de cette valeur l'influence des filtreurs est toujours supérieure à celle de l'environnement. Un apport annuel d'environ 3000 t DIN par les rivières correspond à une année relativement sèche avec de faibles débits des rivières (i.e. 2003). On peut donc considérer que ce niveau d'apport est l'un des plus bas que l'on peut observer en Baie des Veys. Ainsi, la synthèse de ces résultats amène à la conclusion que dans l'écosystème de la Baie des Veys, l'influence des huîtres sur le cycle de l'azote est prédominante par rapport à l'influence de l'environnement.

4.2. Interactions bivalves/environnement : comparaison avec d'autres écosystèmes

L'estimation des indicateurs pour trois écosystèmes cultivés a permis de mettre en évidence l'influence des filtreurs et de la physique sur la production primaire. Pour le lac Saroma, les résultats indiquent de faibles échanges avec le milieu extérieur. Ainsi, la production primaire disponible pour les filtreurs dans ce système est essentiellement locale. L'estimation de la pression de filtration indique une influence des filtreurs assez faible (ca. 20%). Une grande partie de la production primaire est accessible à d'autres consommateurs. En Baie des Veys, les indicateurs montrent une pression de filtration plus importante des bivalves en élevage, puisque environ la moitié de la production est consommée, ainsi que des échanges importants avec l'extérieur. L'analyse du diagramme de flux présenté sur la figure 6-3 a mis en évidence une exportation d'environ 20% de la production primaire en dehors de la Baie. Les filtreurs cultivés dans la Baie de Tracadie exercent une pression de filtration comparable à celle obtenue en Baie des Veys. Par contre, les échanges avec l'extérieur y sont plus importants. Ce dernier point met en évidence une des limitations liées à l'utilisation de ces indicateurs. En effet, la comparaison du temps de résidence avec le temps de production primaire permet d'estimer l'influence des facteurs physiques sur le système mais pas de les interpréter. L'indication qu'un écosystème présente des échanges non négligeables avec l'extérieur ne permet pas de conclure sur le type d'échange se produisant (i.e. importation ou exportation de production primaire). Dame et Prins (1998) concluent que l'estimation de ces indicateurs est essentielle pour comprendre les relations existant entre les bivalves et leur environnement, car ceux-ci prennent en compte l'environnement physique, les producteurs primaires et les prédateurs. Dans la littérature, de nombreuses études utilisent ce type d'indicateurs pour caractériser les relations bivalves/environnement (e.g. Dame et Prins, 1998, Guyondet et al., 2005, Gibbs, 2007, Spillman et al., 2008). Cependant, la relation entre temps de résidence des masses d'eau, temps de filtration par les bivalves et temps de renouvellement du phytoplancton permet seulement de caractériser une partie des interactions existant entre les filtreurs et leur environnement. Par exemple, l'influence de la biodéposition et de l'excrétion dissoute des bivalves sur la production primaire n'est pas prise en compte dans ce type d'indicateur.

L'interprétation même des résultats obtenus s'avère délicate en absence de connaissance sur le fonctionnement du système. Par exemple, l'analyse du rapport entre le temps de résidence (T) et le temps de production primaire (P) est simple dans le cas où celui-ci est très élevé comme dans le lac Saroma (i.e. peu d'échanges avec l'extérieur, la production primaire est essentiellement locale), ou dans le cas où sa valeur est très faible (i.e. $T \ll P$, échanges intenses avec l'extérieur, la production est essentiellement importée de l'extérieur). En revanche, des valeurs intermédiaires correspondent à des échanges plus ou moins importants avec l'extérieur. Dans le cas de la Baie de Tracadie ($T = P$), les indicateurs montrent des échanges assez importants avec l'extérieur. Or, l'analyse des bilans de flux réalisée par Cranford et al. (2007) indique des échanges de phytoplancton quasiment nuls avec l'extérieur de la baie. En prenant en considération les connaissances sur le système, l'interprétation de cet indicateur amène à la conclusion de l'existence d'un équilibre entre l'exportation et l'importation de la production.

L'estimation de ce type d'indicateur et l'interprétation que l'on en fait sont donc très dépendantes du système étudié. La connaissance de celui-ci et de l'environnement extérieur est par conséquent essentielle pour interpréter de manière fine ces résultats. Cependant, celle-ci n'est pas toujours disponible, c'est pourquoi, une approche de modélisation plus générale basée sur des estimations de flux au sein de l'écosystème mais également à l'interface avec l'océan semble tout à fait pertinente pour compléter l'interprétation de ces indicateurs au sein d'un même site et entre écosystèmes.

La comparaison réalisée entre les différents flux estimés pour la Baie de Tracadie et pour la Baie des Veys (Fig. 6-7) met en évidence des différences dans le fonctionnement de ces deux zones cultivées. Par exemple, la régénération de la matière organique du sédiment est comparable entre les deux écosystèmes. Cependant, l'origine de cette matière est très différente. Dans la Baie de Tracadie, celle-ci provient essentiellement de la biodéposition. Les filtreurs cultivés ont accès à deux sources de nourriture, le phytoplancton et la matière organique détritique (Dowd, 2005) ce qui conduit à un flux important de biodéposition. A l'inverse, dans la Baie des Veys le flux de dépôt de la matière organique de la colonne d'eau vers le sédiment est très majoritaire, la biodéposition n'a qu'une influence très limitée.

De manière assez surprenante, l'assimilation par les filtreurs cultivés est plus faible en Baie des Veys alors que le niveau de production primaire est comparable à celui de la Baie de Tracadie. Cette différence s'explique par l'existence d'une compétition trophique entre les filtreurs sauvages et cultivés en Baie des Veys, qui tend à réduire la disponibilité du phytoplancton.

Ces deux écosystèmes estuariens sont sous la dépendance des flux de nutriments provenant des rivières. Le rapport entre la production primaire et les apports terrestres de DIN est plus fort pour la Baie de Tracadie (1,2) que pour la Baie des Veys (0,2). La structure physique de ces deux écosystèmes est très différente, le premier est une lagune fermée, alors que le second est un milieu totalement ouvert sur l'océan. L'analyse de la variabilité inter-annuelle des apports par les rivières en Baie des Veys a mis en évidence que les quantités d'apports sont telles que leur augmentation n'induisait pas d'augmentation de la production primaire en conséquence. Une grande partie de la production est ainsi exportée hors du système. A l'inverse, dans la Baie de Tracadie, le niveau de production primaire est beaucoup plus dépendant des apports par les rivières, et l'exportation nette est très faible.

Du fait des relations étroites existant entre les différents compartiments d'un écosystème, il est difficile de prédire l'influence des bivalves sur l'ensemble de l'écosystème (Dame, 1996). L'avantage du type d'approche proposé dans ce chapitre est qu'elle permet d'avoir une vue d'ensemble des principaux processus impliqués dans le cycle de l'azote et ainsi, de pouvoir étudier les interactions entre les bivalves et l'écosystème de manière plus globale. Cependant, la comparaison d'un plus grand nombre de processus entre des écosystèmes différents nécessite de s'assurer de la fiabilité de l'approche. En effet, du fait des différences de structures physiques (surface de la zone étudiée, profondeur, temps de résidence...) et de fonctionnement (quantité d'apports par les rivières), il n'a pas été possible de comparer directement les résultats obtenus en Baie des Veys et dans la Baie de Tracadie, car ces deux écosystèmes ne présentent pas les mêmes ordres de grandeur dans les processus. Ainsi, une standardisation des flux s'est avérée nécessaire. Il est donc essentiel de prendre en considération les structures des différents écosystèmes que l'on cherche à étudier. Un autre point important est de comparer les modèles utilisés ainsi que l'approche retenue pour l'estimation des flux dans les écosystèmes. Les modèles présents dans la littérature ont des niveaux de raffinement

différents tant du point de vue de la représentation de la physique que de celui de la biogéochimie ou de l'écophysiole des bivalves. Ces modèles n'intègrent pas les mêmes compartiments et ne prennent pas en compte le même niveau de détail dans les processus (i.e. représentation des processus dans le sédiment, à l'interface eau-sédiment...). Par exemple, un certain nombre de différences ont été mises en évidence entre la Baie des Veys et la Baie de Tracadie. Notamment, la biodéposition s'est avérée être un flux essentiel dans la Baie de Tracadie ce qui n'était pas le cas en Baie des Veys. L'analyse du fonctionnement de cet écosystème a mis en évidence que l'absence d'influence significative de la biodéposition provenait du fait que ce nouveau flux compensait la perte de matière due à la diminution du stock de filtreurs sauvages en compétition trophique avec les huîtres cultivées. Dans le modèle de la Baie de Tracadie, les filtreurs suspensivores ne sont pas modélisés alors que ce compartiment existe dans l'écosystème (Pers. Com. P. Cranford). Ainsi, il est possible que le processus observé en Baie des Veys le serait également dans la Baie de Tracadie si ce compartiment était intégré. De la même manière, les moules simulées dans la Baie de Tracadie ont un régime alimentaire composé de deux sources de nourriture, le phytoplancton et la matière détritique, alors que les huîtres modélisées en Baie des Veys ne se nourrissent que sur le compartiment phytoplanctonique. Une précédente étude réalisée en Baie des Veys a mis en évidence que différentes sources de nourriture participaient au régime alimentaire des huîtres et notamment la matière organique (Marín-Leal et al., 2008). L'utilisation de cette seconde source de nourriture pourrait conduire à une augmentation du flux de biodéposition en Baie des Veys et à une moindre diminution du stock de benthos sauvage par partage de la ressource (Marín-Leal, 2007).

5. Conclusion

Les résultats présentés dans ce chapitre ont mis en évidence que les principaux compartiments influencés par la présence des huîtres cultivées en Baie des Veys sont le phytoplancton et les filtreurs suspensivores sauvages. L'étude de la variabilité des apports par les rivières a indiqué que les flux dans l'écosystème augmentaient conjointement à l'augmentation des apports en azote par les rivières jusqu'à une valeur seuil de 3000 t N an⁻¹, et que au-delà l'augmentation des flux était plus limitée. L'analyse de l'ensemble des

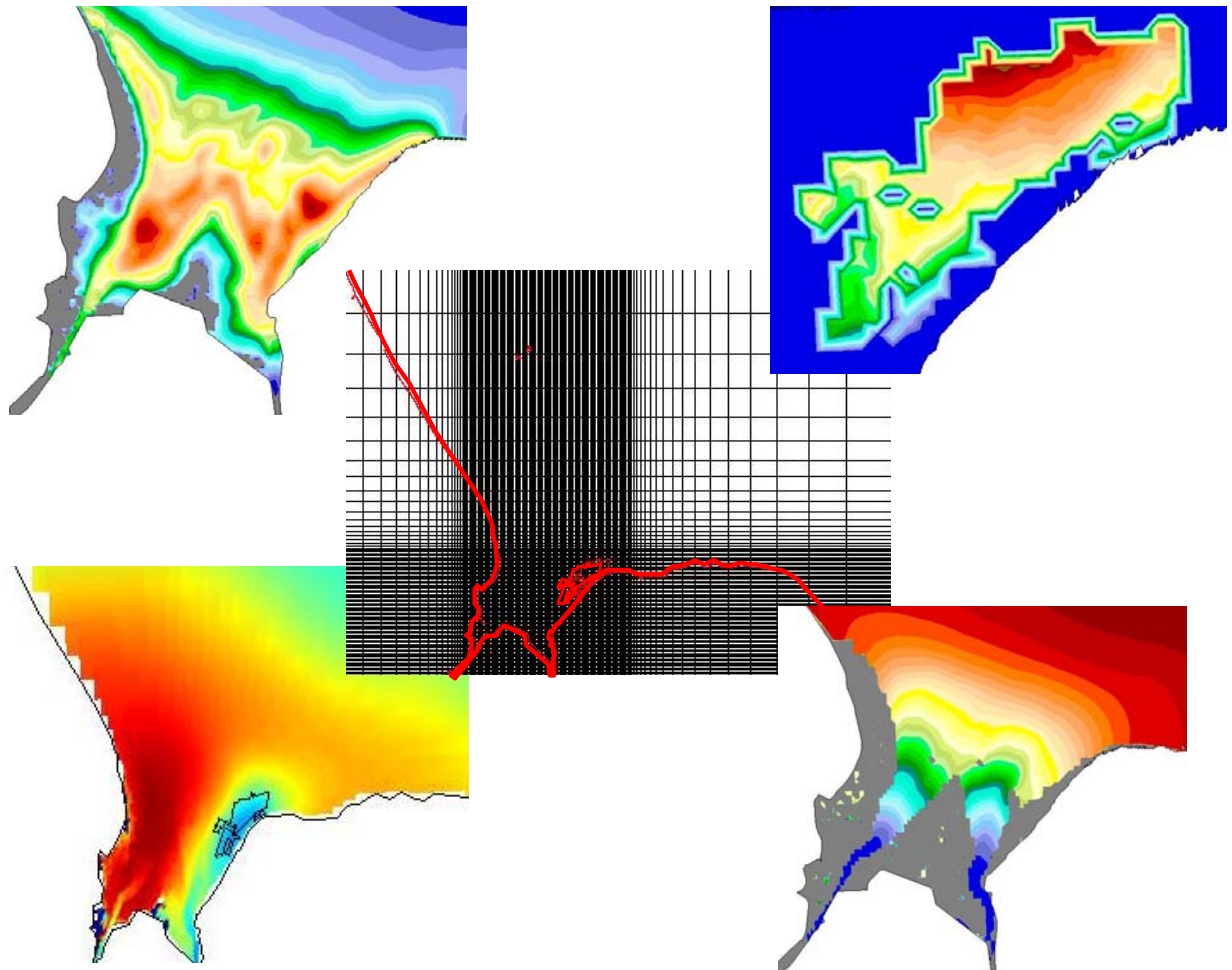
résultats a permis de conclure que le cycle de l'azote en Baie des Veys était plus influencé par la présence de filtreurs cultivés que par la variabilité inter-annuelle des conditions environnementales.

La comparaison des résultats obtenus avec ceux d'autres écosystèmes et notamment la Baie de Tracadie a mis en évidence l'intérêt de prendre en compte l'ensemble des processus de l'écosystème afin de caractériser de manière globale les interactions entre les bivalves et leur environnement. L'utilisation d'indicateur statique (i.e. temps de résidence, temps de filtration et temps de renouvellement du phytoplancton) ne permet pas d'appréhender toutes les interactions existant entre les bivalves et leur environnement. Les approches basées sur des bilans de flux présentent le double avantage d'étudier un plus grand nombre de processus dans l'écosystème et de pouvoir réaliser des scénarios permettant d'analyser de manière plus fine l'influence des filtreurs sur l'ensemble de l'écosystème (i.e. variations des stocks, variations des apports...). Le nombre croissant d'études publiées sur l'estimation des flux de matière à l'échelle de l'écosystème rend plus accessible la comparaison entre différents types d'écosystèmes. Cependant, cette approche nécessite de prendre un certain nombre de précautions ou d'arriver à la définition d'indicateurs plus généraux sur le fonctionnement des écosystèmes. Un autre intérêt de cette approche est que les résultats obtenus dans le cadre de l'étude de filtreurs cultivés sont tout à fait transposables pour l'étude de populations naturelles.

Partie III

Interactions Bivalves – Environnement

Modélisation spatialisée



Chapitre 7

Le modèle physique spatialisé : Mise en place, Validation
et Analyse des structures physiques

L'hydrodynamique côtière étudie les propriétés physiques de l'océan qui ont trait au mouvement. De ce point de vue, les régions côtières se définissent comme les secteurs où les mouvements de l'eau subissent la forte empreinte de la présence de la côte : il s'agit d'une dynamique de couche limite. Dans ce domaine, les lois physiques auxquelles obéissent les particules d'eau sont essentiellement les lois de la conservation de la masse et de la quantité de mouvement.

1. Le modèle hydrodynamique SiAM-2D

Le modèle SiAM-2D (**S**imulation d'**A**dvection **M**ultivariable, Cugier et Le Hir, 2002) est un modèle mathématique bidimensionnel résolvant les équations de la mécanique des fluides à deux dimensions spatiales (plan horizontal) selon une méthode de différences finies semi-implicite. Ce modèle fonctionne sur un maillage horizontal régulier ou irrégulier, en coordonnées cartésiennes ou sphériques.

1.1. Caractéristiques générales

Le modèle SiAM-2D appartient à la catégorie des modèles 2D Horizontaux. Il effectue le calcul des courants, des hauteurs d'eau et des concentrations en substance dissoutes, dans un écoulement liquide plan, quasi-horizontal. La forme des fonds peut-être absolument quelconque et comporter un nombre quelconque de chenaux, îles, hauts fonds, bancs découvrants, estrans...

Afin de réaliser ces calculs, trois types d'informations doivent être fournies au modèle :

- La topographie du domaine (représentée par une double matrice des profondeurs $h_x h_y$).
- Les conditions aux limites sur les frontières ouvertes du domaine.
- Les flux d'eau et de matière dissoute à l'intérieur du domaine (rivières, sources, émissaires...)

1.2. Les équations

Le comportement de la dynamique d'un fluide est décrit par les lois fondamentales de la conservation de la quantité de mouvement et de la masse, représentées par les équations de Navier-Stokes. Ces équations sont simplifiées, de manière classique, en introduisant l'approximation de Boussinesq (les variations de la masse volumique sont négligeables dans les termes de pression) et en admettant l'hypothèse d'hydrostaticité (les accélérations verticales sont négligeables devant l'accélération de la pesanteur).

Dans le cas d'un modèle 2DH deux hypothèses de calcul peuvent être formulées afin de simplifier les équations d'évolutions :

- La composante horizontale du courant ne varie pas beaucoup depuis la surface jusqu'à proximité du fond (courant de masse). Le modèle calcule la moyenne des courants sur la verticale.
- Les vitesses verticales sont faibles.

Si l'on considère ces deux hypothèses, le passage en expression bidimensionnelle des équations de Navier-Stokes se fait en intégrant ces équations sur la verticale. Ce système d'équations intégrées, connu sous le nom de « système d'équations de Saint Venant » s'écrit sous la forme :

Les équations de mouvement

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + g \frac{\partial \zeta}{\partial x} - fv = \varepsilon \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) - g \frac{u \sqrt{u^2 + v^2}}{k^2 H^{4/3}} - \frac{\partial Pa}{\partial x} - \frac{\tau_x}{\rho H} \quad (2.1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + g \frac{\partial \zeta}{\partial y} - fu = \varepsilon \left(\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} \right) - g \frac{v \sqrt{u^2 + v^2}}{k^2 H^{4/3}} - \frac{\partial Pa}{\partial y} - \frac{\tau_y}{\rho H} \quad (2.2)$$

Où u et v sont les composantes de la vitesse intégrées sur la verticale exprimées par :

$$u = \frac{1}{H} \cdot \int_{-d}^{\zeta} u \cdot dz \quad \text{et} \quad v = \frac{1}{H} \cdot \int_{-d}^{\zeta} v \cdot dz \quad (2.3) \text{ et } (2.4)$$

L'équation de continuité

$$\frac{\partial \zeta}{\partial t} + \frac{\partial(Hu)}{\partial x} + \frac{\partial(Hv)}{\partial y} = 0 \quad (2.5)$$

Avec : ζ élévation de la surface libre

u composante de la vitesse selon x

v composante de la vitesse selon y

d profondeur

H hauteur de la colonne d'eau : $H = d + \zeta$

f facteur de Coriolis

k coefficient de frottement (Strickler)

ε viscosité turbulente horizontale

g terme de gravité

La résolution de ce système d'équations permet de déterminer la cote de la surface libre (ζ) ainsi que les vitesses moyennes intégrées sur la verticale (u et v).

L'équation de transport

La salinité, la température ainsi que les concentrations des matières en suspension ou des variables d'état biologiques sont modélisées à l'aide d'une équation de transport qui décrit l'advection et la dispersion de tout constituant C :

$$\frac{\partial(C)}{\partial t} + \frac{\partial(uC)}{\partial x} + \frac{\partial(vC)}{\partial y} = \frac{\partial}{\partial x} \left(k_x \frac{\partial C}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(k_y \frac{\partial C}{\partial y} \right) + S - P \quad (7-6)$$

Avec : C concentration de l'élément

k_x coefficient de diffusion turbulente horizontale dans la direction x

k_y coefficient de diffusion turbulente horizontale dans la direction y

S, P termes sources et puits régissant l'évolution d'un élément non conservatif

1.3. Le modèle thermique

La température est une variable essentielle car elle intervient dans la cinétique des processus biochimiques. Dans le modèle SiAM 2D la température est considérée comme une variable d'état advectée et dispersée de la même manière que les autres variables d'état. Cependant, elle est fortement non conservative, principalement du fait des échanges thermiques se produisant à l'interface air-mer. Ces échanges thermiques sont pris en compte dans l'équation d'évolution de la température au travers des termes sources (S) et puits (P) de l'équation de transport. Le calcul des flux de chaleur à l'interface a été repris du modèle intégral unidimensionnel de Nüiler et Kraus (1977). Ils sont régis par des mécanismes de rayonnement de l'eau, solaire et atmosphérique ainsi que par des pertes par évaporation et convection (Cugier, 1999).

1.4. Le schéma numérique de résolution

La résolution de l'ensemble des équations différentielles utilise la technique des différences finies. Chaque dérivée est approchée par une expression discrétisée. Ainsi, l'équation différentielle est remplacée par une expression discrète appelée schéma numérique.

Dans ce modèle, le schéma numérique de résolution est de type A.D.I. (Implicite en Directions Alternées, Leendertse et Gritton, 1971). Cette technique entraîne une scission du pas de temps, utilisant pour la cote de la surface libre et les composantes de la vitesse des expressions, soit explicites, soit implicites qui augmentent la stabilité du schéma et conduisent à la résolution de matrices tridiagonales classiques (Fig. 7-1).

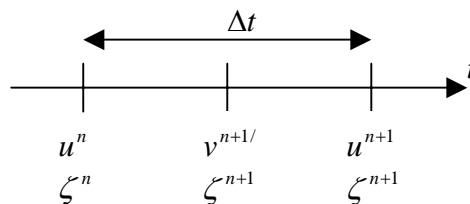


Figure 7-1 : Calcul des composantes de la vitesse (u et v) et de l'élévation au cours du temps par la méthode A.D.I.

Les composantes u et v sont calculées alternativement alors que l'élévation est calculée à chaque demi-pas de temps. De la même manière les concentrations (C) sont également calculées à chaque demi-pas de temps, de telle sorte que le calcul des constituants dissous soit parfaitement conservatif (aucune masse perdue ou gagnée).

La grille de calcul est de type C dans la classification d'Arakawa (Arakawa et Lamb, 1977). Cette grille est caractérisée par un décalage des points de calcul de la surface libre ζ et des composantes de la vitesse u et v . Le calcul de l'élévation s'effectue au centre des mailles, tandis que ceux de u et v pris séparément, sont situés sur les bords des mailles (Fig. 7-2).

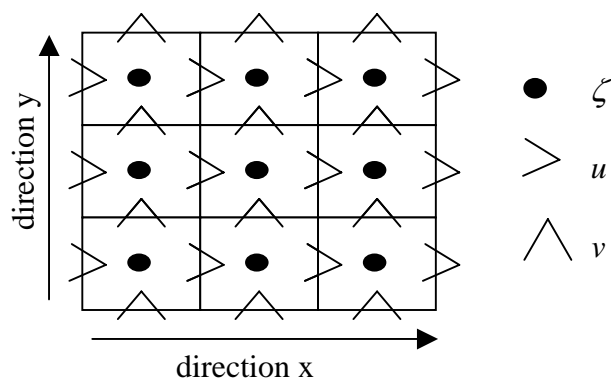


Figure 7-2 : Grille de discrétisation de type C dans la classification d'Arakawa (Arakawa et Lamb, 1977).

Chaque maille est caractérisée par deux profondeurs (h_x et h_y) qui représentent des seuils pour l'écoulement dans les directions x et y respectivement. Les composantes de la vitesse (u et v) sont calculées respectivement aux points h_x et h_y . Ceci est particulièrement intéressant pour la représentation des zones découvrantes. En effet, si dans une maille, une des deux profondeurs h_x ou h_y devient nulle, les vitesses et donc les flux dans cette direction seront nuls également.

Le critère de stabilité du schéma numérique ne peut être calculé de manière analytique en raison de la complexité du système d'équations discrétisées. Il est donc déterminé de manière empirique. Le processus contraignant qui va permettre de fixer le pas de temps (Δt) est l'advection. Dans ce modèle, le pas de temps respecte le critère de

stabilité CFL (Courant Friedrichs-Levy), ainsi, la distance parcourue par une particule pendant le pas de temps de calcul est inférieure à la taille de la maille.

$$\Delta t < 0.5 \frac{\Delta x}{\max(u,v)} \quad (2.7)$$

Le pas de temps est variable, il est ajusté en fonction du courant maximum simulé de façon à avoir une valeur de pas de temps maximale tout en respectant le critère de stabilité. Il dépend donc de la résolution choisie et des vitesses de courant de la zone étudiée.

2. Application du modèle SiAM 2D à la baie des Veys

2.1. Emprise, maillage et bathymétrie

L'emprise géographique du modèle Baie des Veys s'étend entre 49° 20' et 49° 32' de latitude nord et entre 0° 5' et 1° 16' de longitude ouest (Fig. 7-3). La limite nord se situe entre les îles Saint-Marcouf et Saint-Vaast-la-Hougue. La position de cette limite a été conditionnée par la présence du tourbillon de Barfleur (cf. Fig. 1-3). En effet, les vitesses résiduelles de courant dans cette zone pouvant atteindre 10 à 20 cm.s⁻¹ (Le Hir et L'Yavanc, 1986), il ne s'avérerait pas possible que les limites du modèle coupent ce tourbillon, car les conditions aux limites à cet endroit se seraient révélées irréalistes. Ainsi, le choix a été fait de passer en-dessous de celui-ci et non au-dessus afin d'optimiser le temps de calcul. La limite est se situe au niveau de Saint-Honorine des Pertes. Les limites sud et ouest sont situées sur des zones à terre.

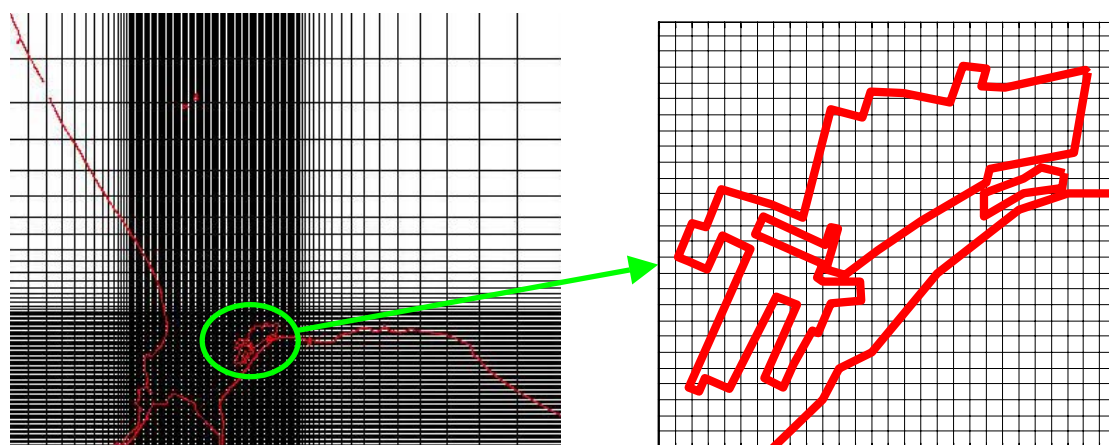


Figure 7-3 : Emprise et maillage du modèle 2D de la baie des Veys (figure de gauche), zoom sur la zone des parcs (figure de droite).

L'une des raisons principales du choix du modèle SiAM 2D vient du fait que celui-ci permet de réaliser un maillage horizontal irrégulier. En effet, l'existence de forts gradients horizontaux dans les zones de panache nécessite une résolution horizontale relativement fine, ceci afin d'éviter de complètement lisser les structures et, à terme, de mal les représenter. Par contre, dans les régions plus au large, les gradients s'atténuent et le raffinement n'apparaît plus primordial, des mailles plus grandes peuvent alors être employées sans risque important pour la qualité des résultats (Cugier, 1999). Ainsi, un maillage horizontal permettant une taille irrégulière des mailles se révèle être une solution intéressante car il permet de diminuer considérablement leur nombre et préserve les performances du modèle en terme de « temps calcul » (Cugier, 1999). Dans cette optique le maillage développé dans ce travail est irrégulier avec 130 et 87 mailles dans les directions x et y respectivement, présentant un raffinement centré sur la zone d'intérêt, la baie des Veys et plus particulièrement sur la zone des parcs à huîtres où la résolution est la plus faible, 100 m dans les deux directions horizontales. En dehors de la baie, la taille des mailles augmente régulièrement pour atteindre une taille maximale d'environ 2500 m aux limites du modèle.

La stratégie choisie dans la mise en place du maillage permet d'obtenir une représentation fine de la zone d'étude avec presque 7000 mailles de calcul dans la baie des Veys et plus de 200 mailles sur la zone des parcs, tout en optimisant le temps de calcul. L'objectif sous-jacent au développement de ce maillage à haute définition est de pouvoir observer s'il existe des structures spatiales non seulement à l'échelle de la baie mais aussi à l'échelle de la zone des parcs ostréicoles.

La bathymétrie est une donnée dont la précision est essentielle car elle va avoir une influence sur toutes les structures hydrodynamiques simulées par le modèle (*i.e.* niveau de la surface libre, courants de marée...).

Une bathymétrie fine prenant en compte les données les plus récentes existant dans la zone a été réalisée. Ainsi, sur toute la zone située en dehors de la baie, les données utilisées sont des minutes de sondes provenant du SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine). Dans la baie, les données proviennent de deux sources ; d'abord une bathymétrie de l'ensemble de la baie a été réalisée en 1999 par photogrammétrie (maille *ca.* 45 m), ainsi qu'un levé des chenaux et de la zone subtidale

située à la sortie de la baie, à la demande du Parc Naturel Régional des Marais du Cotentin et du Bessin (Rapport PNRMCB, 2000). Puis, une bathymétrie fine (maille *ca.* 10 m) a été réalisée sur la zone des parcs en 2004 par la station Ifremer de Port-en-Bessin.

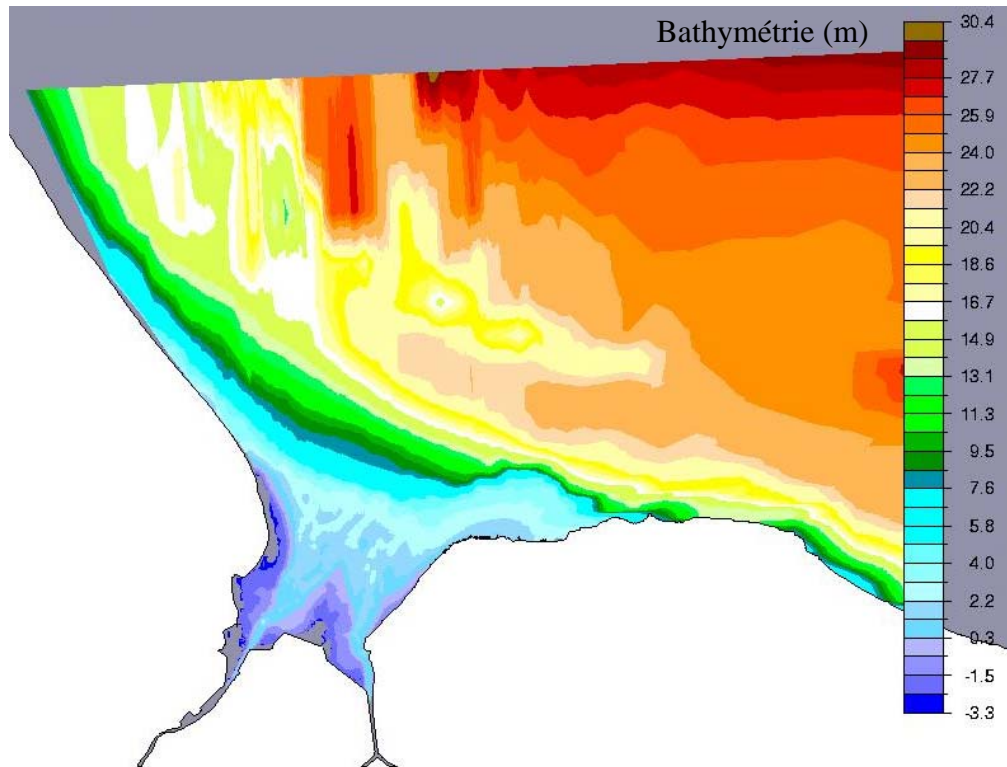


Figure 7-4 : Bathymétrie du modèle physique de la baie des Veys référencée par rapport au niveau moyen. L'axe Z est orienté vers le bas, ce qui signifie que les valeurs situées sous le niveau moyen sont positives et inversement celles situées au-dessus sont négatives.

L'ensemble de ces données a été compilé en utilisant pour chaque zone, les sources disponibles les plus récentes (Fig. 7-4). Les chenaux des différentes rivières débouchant dans la baie ont été entièrement reconstruits en modifiant la bathymétrie et la dimension des mailles de manière à respecter les sections d'écoulement à mi-marée. Pour chaque rivière, la longueur du chenal reconstitué correspond à la distance séparant l'embouchure des portes-à-flots (*i.e.* système de portes automatiques se refermant à marée montante pour empêcher l'intrusion des eaux marines dans les marais et s'ouvrant à basse mer pour laisser s'écouler la rivière). La bathymétrie est référencée par rapport au niveau moyen correspondant pour cette zone au zéro établi par l'Institut Géographique National (niveau moyen = zéro des cartes marines (SHOM) + 4 m). Le secteur de la baie des Veys est composé essentiellement de zones découvrantes parcourues par des chenaux plus

profonds. De ce fait par fort coefficients (vives-eaux) l'ensemble de la baie découvre à basse mer à l'exception des chenaux sillonnant la baie. En dehors de la baie, la profondeur augmente de manière régulière selon un gradient côte – large.

2.2. Choix du nombre de dimensions du modèle

Le modèle développé pour la baie des Veys est un modèle à 2 Dimensions Horizontal. Le choix d'appliquer à cette zone un modèle à 2 dimensions est lié au fait que ce secteur n'est pas caractérisé par d'importantes stratifications de la colonne d'eau. Pourtant, comme l'indique la figure 7-5, la partie sud-ouest de la baie de Seine présente une zone potentiellement stratifiable. Mais cet indice de stratification thermique en Baie de Seine a été calculé en ne considérant que les courants de marée ; le vent et les apports d'eau douce par les fleuves ne sont pas pris en compte.

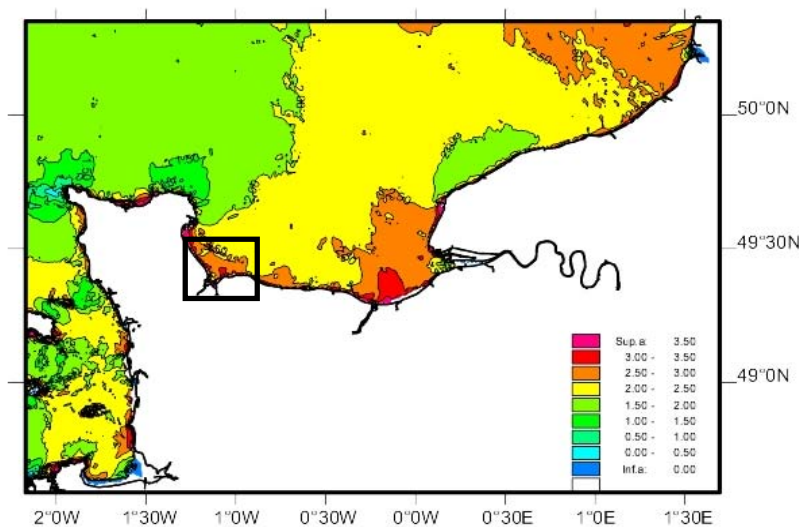


Figure 7-5 : Indice de stratification thermique dans les environs de la baie de Seine. Le carré noir représente la zone d'emprise du modèle de la Baie des Veys.

Cependant, certains secteurs en bordure de la côte sont susceptibles de subir de légères stratifications, notamment aux environs de la baie des Veys.

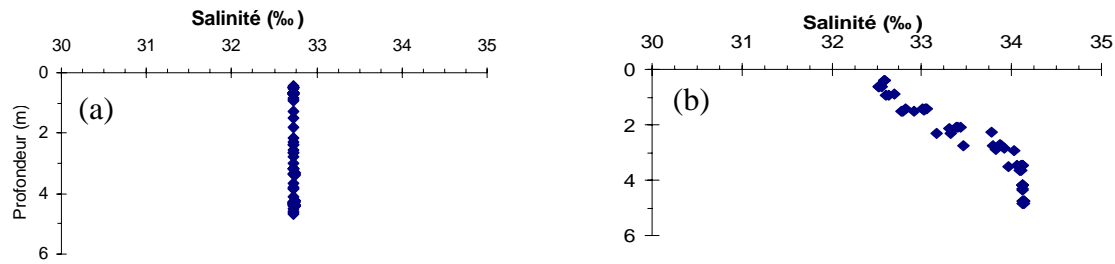


Figure 7-6 : Profils de salinité réalisés dans le cadre du RHLN au large de Grandcamp-Maisy le 3 août 2000 (a) et le 30 novembre 2000 (b). Par rapport à la période estivale, la période hivernale montre une légère stratification de la colonne d'eau.

Les résultats obtenus dans le suivi des masses d'eau réalisé dans ce secteur depuis 2001 dans le cadre du RHLN (Réseau Hydrologique du Littoral bas Normand, Daniel, 2004) instauré par l'Ifremer n'ont pas montré l'existence de stratification thermique en baie des Veys. Par contre, en période hivernale, des dessalures sont couramment observées en baie (Fig. 7-6b) du fait des forts apports d'eau douce par les fleuves (Ropert et Kopp, 2000). Cependant, l'amplitude de ces dessalures reste faible car la baie des Veys est un milieu où l'hydrodynamisme est fort. En fonction des conditions de marée ou de vent, la colonne d'eau peut se mélanger très rapidement. Cependant, afin de s'assurer que les stratifications verticales observées en hiver pouvaient être négligées sans risque, quelques tests ont été réalisés avec une version 3D du modèle. Pour cela, 5 couches en coordonnées sigma ont été créées sur la verticale (*i.e.* Le nombre de niveaux est identique quel que soit la hauteur d'eau mais les épaisseurs des couches varient permettant ainsi de suivre la topographie du fond). Plusieurs simulations ont été réalisées avec différents régimes de débits allant d'un débit moyen à un débit de crue.

Les résultats montrent qu'une légère variation de salinité est observée dans la version 3D entre la couche de surface d'une part et les couches sous-jacente d'autre part. Cette différence n'est observée qu'en période hivernale, qui ne constitue pas une période critique dans le cadre de cette étude. Ainsi, une version 3D du modèle plus coûteuse en temps de calcul ne s'est pas avérée nécessaire au vu des objectifs de ce travail.

2.3. Conditions aux limites et forçages physiques

Les principaux forçages physiques à considérer sont : la marée, les forçages atmosphériques et les apports d'eau douce.

La marée. La marée est un phénomène barotrope (la composante verticale étant négligeable devant la composante horizontale), qui génère une pente de la surface libre au niveau de la limite océanique du système. Elle est une conséquence simultanée de la force de gravitation qui s'exerce sur les corps célestes et de la révolution de ces corps les uns par rapport aux autres. En tout point du globe l'onde de marée peut-être décomposée en une série d'harmoniques. Ces harmoniques ayant des périodes incommensurables entre elles, la marée est un signal non périodique. Elle ne se répète jamais à l'identique.

Sur les côtes françaises, l'harmonique de marée principal est la composante lunaire semi-diurne (M2), provoquée par la résultante de l'attraction gravitationnelle de la lune sur la terre et de la force centrifuge. Dans le modèle SiAM, le niveau de la surface libre est calculé à partir d'un vingtaine de constantes harmoniques principales imposées aux limites marines du modèle.

Les forçages atmosphériques. Les données atmosphériques introduites dans le modèle sont fournies par la station météo France d'Englesqueville la Percée, située sur le littoral au nord-est de la baie des Veys. Les mesures réalisées par cette station météorologique, sont des mesures tri-horaires de vent moyennées en direction et en vitesse sur les 10 minutes précédant la fin de la plage horaire et des mesures quotidiennes d'insolation, d'humidité, de température de l'air et de nébulosité. Ces mesures sont notamment nécessaires à la simulation de la température par le modèle thermique. La vitesse et la direction du vent sont aussi utilisées pour calculer la tension de frottement en surface due au vent. Les forçages atmosphériques ont été appliqués uniformément sur toute la zone d'étude, aucune spatialisaton n'a été réalisée. Les flux d'évaporation et de précipitation à l'interface océan-atmosphère ne sont pas pris en compte. Cette simplification est valable dans les écosystèmes fortement influencés par les apports en eau douce des rivières pour lesquels les bilans d'eau liés aux phénomènes d'évaporation-précipitation ont une influence négligeable dans la dynamique des masses d'eau.

Les apports d'eau douce. Le traitement des données de débits provenant des rivières a été expliqué en détail dans le chapitre 7-2. Les débits ainsi que les concentrations en substance dissoutes ou particulaires sont imposés dans des mailles de rejet situées dans les chenaux des rivières à l'aval des portes-à-flots.

3. Le modèle sédimentaire

Dans les milieux côtiers peu profonds et notamment les estuaires, la prise en compte des sédiments s'avère souvent essentielle pour représenter correctement la dynamique de nombreuses variables biologiques. En effet, le sédiment joue un rôle essentiel dans la production phytoplanctonique car il participe à la turbidité générale de la colonne d'eau à travers des épisodes de remise en suspension. De plus, il peut servir de « réservoir » pour nombre d'éléments dissous ou particulaire, participant ainsi de manière significative à la production régénérée au travers de la reminéralisation de la matière organique déposée.

Il existe peu de données de MES disponibles en baie des Veys permettant de forcer de manière satisfaisante le modèle biologique. L'utilisation des mesures de « couleur de l'eau » s'avère très intéressante pour obtenir un signal de MES dans la colonne d'eau. Cependant, cette source de données ne s'est pas avérée utilisable dans le cadre de cette étude du fait de la trop faible surface de la baie (i.e. 37 km²) par rapport à la résolution des capteurs des satellites disponibles.

La seconde source de données disponible provient des mesures de turbidité réalisées dans le cadre du RHLN (Daniel, 2004). Il existe deux points de mesure en baie des Veys, les prélèvements sont toujours réalisés au moment de la pleine mer selon une fréquence bi-mensuelle. La mise en place en 2006 d'une sonde de mesures à haute fréquence (i.e. MAREL-estran, fréquence d'acquisition de 10 minutes, <http://marelestran.ifremer.fr/dif/index.htm>) sur la zone des parcs ostréicoles de la baie des Veys a permis de mettre en évidence l'existence de variations très fortes du signal de turbidité à l'échelle du cycle de marée. Dans ce contexte, les mesures de turbidité réalisées par le RHLN ne s'avèrent pas suffisantes pour représenter de manière réaliste le signal de turbidité en baie des Veys.

Du fait de la configuration de la baie des Veys située dans une zone estuarienne présentant de très faibles profondeurs, et au vu de la forte dynamique sédimentaire de ce secteur mise en évidence par la sonde de mesures à haute fréquence (MAREL-estran), il semble qu'une représentation réaliste du signal de turbidité soit essentielle pour simuler de manière satisfaisante la production primaire de ce milieu. Les données disponibles ne permettant pas de réaliser un forçage réaliste du signal de MES dans la colonne d'eau, nous avons décidé de coupler le modèle hydrodynamique à un modèle sédimentaire.

3.1. Caractéristiques et processus

Le modèle sédimentaire utilisé est repris de celui développé par Brenon (1997), Le Hir et al., (2001) et Cugier et Le Hir (2002). Les principaux processus modélisés sont l'érosion, le dépôt et le tassement. Du fait du nombre très limité de données existants pour valider le modèle sédimentaire, une version simplifiée a été utilisée. Ainsi, en première approximation le processus de tassement du sédiment n'a pas été pris en compte. L'utilisation du modèle sédimentaire ayant pour objectif de simuler de manière satisfaisante la turbidité dans la colonne d'eau et non de simuler avec précision la dynamique des sédiments en Baie des Veys, cette simplification semble tout à fait pertinente. Le matériel particulaire en se déposant forme une ou plusieurs couches de sédiment dont la concentration reste constante et a été fixée à 500 g l⁻¹ ce qui en fait un sédiment relativement facile à éroder (Cugier, 1999). Pour les mêmes raisons, seule la dynamique des sédiments fins a été prise en compte. Les processus spécifiques au transport de sable ou au mélange sable/vase n'ont pas été considérés.

Le matériel sédimentaire particulaire est advecté et dispersé dans la colonne d'eau selon l'équation de transport 2.6, où les processus d'érosion et de dépôt représentent les termes sources et puits respectivement.

La loi d'érosion est décrite par la formule de Partheniades (1962) et exprime le flux d'érosion E (kg m⁻² s⁻¹) selon :

$$E = k \left(\frac{\tau}{\tau_{ce}} - 1 \right) \text{ si } \tau \geq \tau_{ce} \quad (2.7)$$

$$E = 0 \text{ si } \tau \leq \tau_{ce}$$

avec τ la tension de frottement sur le fond, τ_{ce} la tension critique d'érosion considérée comme constante en absence de tassement et k le taux d'érosion exprimé en ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Le flux de dépôt D ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) est exprimé selon la formulation de Krone (1962) :

$$D = W_s C \left(1 - \frac{\tau}{\tau_{cd}} \right) \text{ si } \tau_{cd} \geq \tau \quad (2.8)$$

$$D = 0 \text{ si } \tau_{cd} \leq \tau$$

avec W_s (m s^{-1}) la vitesse de chute des particules, C la concentration en particules dans l'eau et τ_{cd} la tension critique de dépôt.

Les processus de floculation ne sont pas explicitement considérés dans le modèle, si ce n'est à travers une vitesse de chute élevée. Le matériel particulaire en se déposant forme une ou plusieurs couches dont la concentration reste constante. Le nombre de couches et l'épaisseur de la couche de surface varie en fonction des processus d'érosion, dépôts et consolidation quand celle-ci est prise en compte.

Afin d'obtenir un signal de turbidité, l'ensemble de la baie a été initialisé avec une couche de sédiment de 0.1 m. Les apports extérieurs proviennent essentiellement des quatre rivières débouchant en baie et ont été décrits dans le chapitre précédent. Au niveau de la limite marine, les concentrations en MES utilisées sont issues du modèle 3D de la Baie de Seine (Cugier, 1999). Cependant, ces concentrations étant relativement faibles ($< 1 \text{ mg l}^{-1}$), leur influence sur la dynamique des sédiments de la baie des Veys est relativement faible.

3.2. Nécessité d'inclure les vagues

Du fait de la faible quantité de données disponibles, il n'a pas été possible de réaliser une validation précise du modèle sédimentaire. La seule source de données utilisable est la sonde MAREL-estran. Cependant, celle-ci est en cours de validation et n'est présente en baie des Veys que depuis 2006. Ainsi, une comparaison directe de la turbidité mesurée avec celle simulée par le modèle sédimentaire n'est pas réalisable pour les années antérieures à 2006. Nous avons donc réalisé une validation qualitative en nous

assurant que les niveaux de turbidité simulés étaient cohérents avec les niveaux enregistrés par la sonde MAREL-estran, et que les variations saisonnières étaient correctement reproduites.

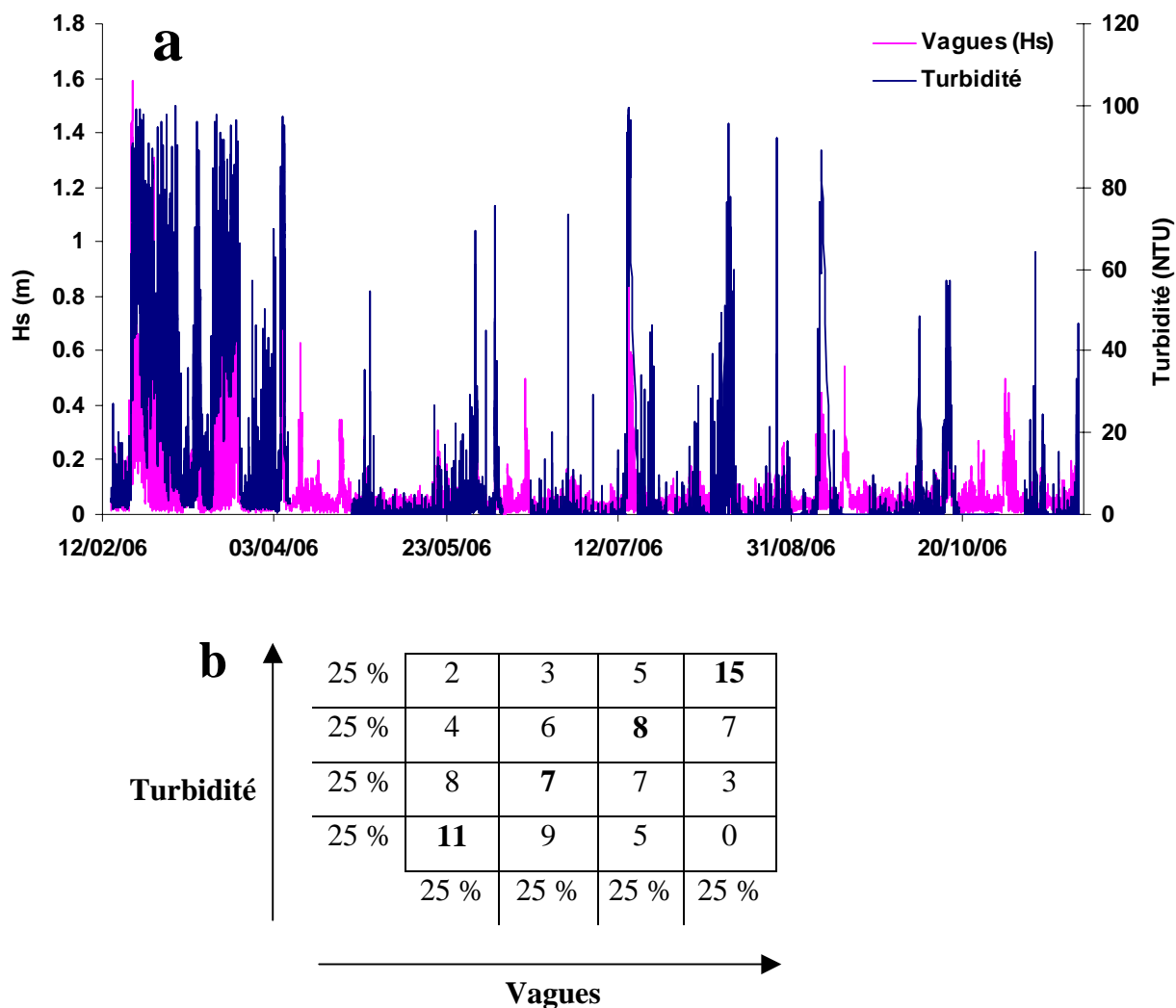


Figure 7-7 : Comparaison de la hauteur significative des vagues enregistrées avec l’altimètre et du signal de turbidité enregistré avec la sonde MAREL-estran entre février et novembre 2006. Représentation temporelle (a) et estimation des quantiles (b).

Dans un premier temps les résultats obtenus se sont avérés sous-estimer les niveaux de turbidité enregistrés par la sonde. Au vu des fortes variations du signal de turbidité mesuré sur de courtes périodes, nous avons cherché à savoir si les vagues pouvaient avoir une influence significative sur la remise en suspension des sédiments. Des mesures des variations du niveau sédimentaire ainsi que de la hauteur des vagues sur l’estran ont été effectuées à l’aide d’un altimètre « Altus » placé dans la zone des parcs à huîtres entre février et novembre 2006. L’acquisition a été réalisée en continu selon une

fréquence d'environ 20 minutes. Dans l'ensemble, les résultats ont montré une concordance entre les principaux épisodes d'érosion et des épisodes de forts vents de secteur Est – Nord-Est (vents dominants en Baie des Veys). L'altimètre ayant été positionné dans la baie au même point que la sonde MAREL-estran, nous avons regardé s'il existait une corrélation entre la hauteur des vagues enregistrée et le signal de turbidité. Les résultats présentés sur la figure 7-7a indiquent l'existence d'une concordance assez forte entre les pics de turbidité dans la colonne d'eau et les épisodes de vagues. L'estimation des quantiles (Fig. 7-7b) montre que les plus fortes valeurs de turbidité coïncident avec les plus fortes valeurs de hauteur de vagues. Ainsi, il nous a semblé pertinent de prendre en compte l'influence des vagues afin de simuler de la manière la plus réaliste possible le signal de turbidité en baie des Veys.

Le modèle de vagues : caractéristiques

Les vagues présentes en Baie des Veys résultent de la superposition de l'agitation locale générée par le vent (le clapot), et de la houle générée en Atlantique. La simulation des vagues en Baie de Seine résulte donc d'un emboîtement de modèles permettant de représenter la propagation de vagues générées en Atlantique, ainsi que la génération locale. Le modèle utilisé pour ce faire est le modèle WaveWatch III, modèle spectral en fréquence et en direction, prenant en compte la génération des vagues par le vent et la dissipation par divers processus dont le déferlement et le moutonnement. Le modèle d'emprise "Manche Centrale" (résolution 0,025°, forçage vent ALADIN de METEO FRANCE) est forcé par un modèle Golfe de Gascogne (résolution 0,1°, forçage ALADIN), lui-même emboîté dans un modèle de l'Atlantique Nord (résolution 0,5°, forçage vents du European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (ECMWF)). Il fournit les hauteurs significatives, périodes et directions des vagues en tout point du maillage.

Les conditions de vagues calculées par WWIII au point de l'emprise Manche Centrale situé le plus près de la baie des Veys sont utilisées comme conditions aux limites du modèle de la baie. On a considéré en première approximation que la hauteur significative et la période des vagues issues de ce point sont uniformes sur toute la zone du modèle de la baie des Veys. La vitesse de propagation des vagues et leur longueur

d'onde sont ensuite modulées en fonction de la hauteur d'eau en chaque point du maillage du modèle de la baie des Veys. La vitesse orbitale et l'excursion des vagues au fond sont ensuite utilisées pour calculer le coefficient de frottement, puis, pour calculer la contrainte sur le fond due aux vagues. La tension totale résulte de la combinaison de la tension due au courant et de la tension due aux vagues.

3.3. Simulation des Matières En Suspension

Les mesures de la figure 7-7 indiquent que le signal de turbidité peut atteindre 100 NTU en période hivernale (février et mars) et se situe en moyenne entre 0 et 20 NTU au printemps et en été. A ces périodes des pics pouvant atteindre 60 à 80 NTU sont couramment observés. Les mesures altimétriques réalisées ont mis en évidence une relation entre les pics de turbidité et les hauteurs significatives des vagues.

Les résultats présentés sur la figure 7-8 proviennent de simulations réalisées sur l'année 2002. Les variations temporelles du signal de MES traduisent l'existence d'une forte saisonnalité, avec les plus fortes concentrations simulées en automne et en hiver et les plus faibles au printemps et en été. Afin de comparer le signal de MES avec le signal de turbidité mesuré par la sonde, nous avons considéré l'existence d'un facteur 2 entre ces deux paramètres, soit : $MES = \text{turbidité} * 2$ (Aminot et Kérouel, 2004). Les simulations atteignent *ca.* 200 mg l⁻¹ (i.e. 100 NTU) en moyenne en période hivernale avec des pics occasionnels pouvant atteindre 1 g l⁻¹. Au printemps et en été les plus fortes valeurs simulées se situent aux environs de 50 à 100 mg l⁻¹ (i.e. 25 à 50 NTU).

D'un point de vue qualitatif, le modèle reproduit de manière satisfaisante la saisonnalité mise en évidence par les mesures de la sonde Marel-Estran ; cependant, les niveaux de MES simulés sont dans l'ensemble supérieurs à ceux mesurés. En période hivernal les simulations indiquent la présence de pics pouvant atteindre 1 g l⁻¹ alors que les plus fortes valeurs mesurées par la sonde ne dépassent pas 200 mg l⁻¹. De la même manière, en été les simulations de MES atteignent 50 à 100 mg l⁻¹ alors que les mesures se situent aux environs de 40 mg l⁻¹. Les mesures de MES disponibles ont été réalisées à pleine mer selon une fréquence bi-mensuelle. Ces données ont été comparées aux valeurs simulées par le modèle à pleine mer (Fig. 7-8c et d).

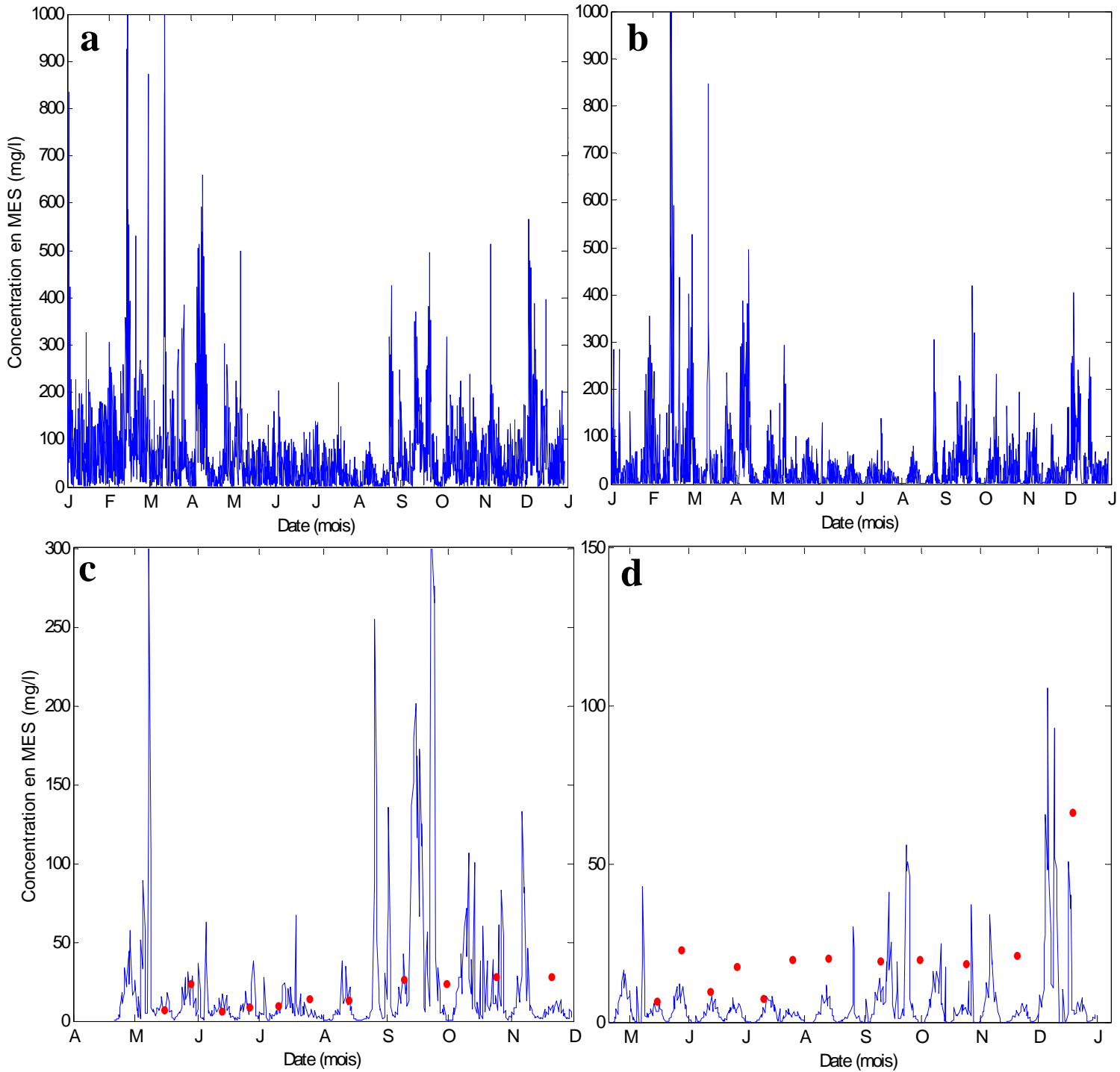


Figure 7-8 : Variations temporelles des MES simulées par le modèle, pour les points est (a) et ouest (b) (Le positionnement est indiqué sur la Fig. 1-5). Comparaison des concentrations de MES simulées à pleine mer, avec les mesures réalisées au point ouest (c) et au point est (d) (Jouenne et al., 2007).

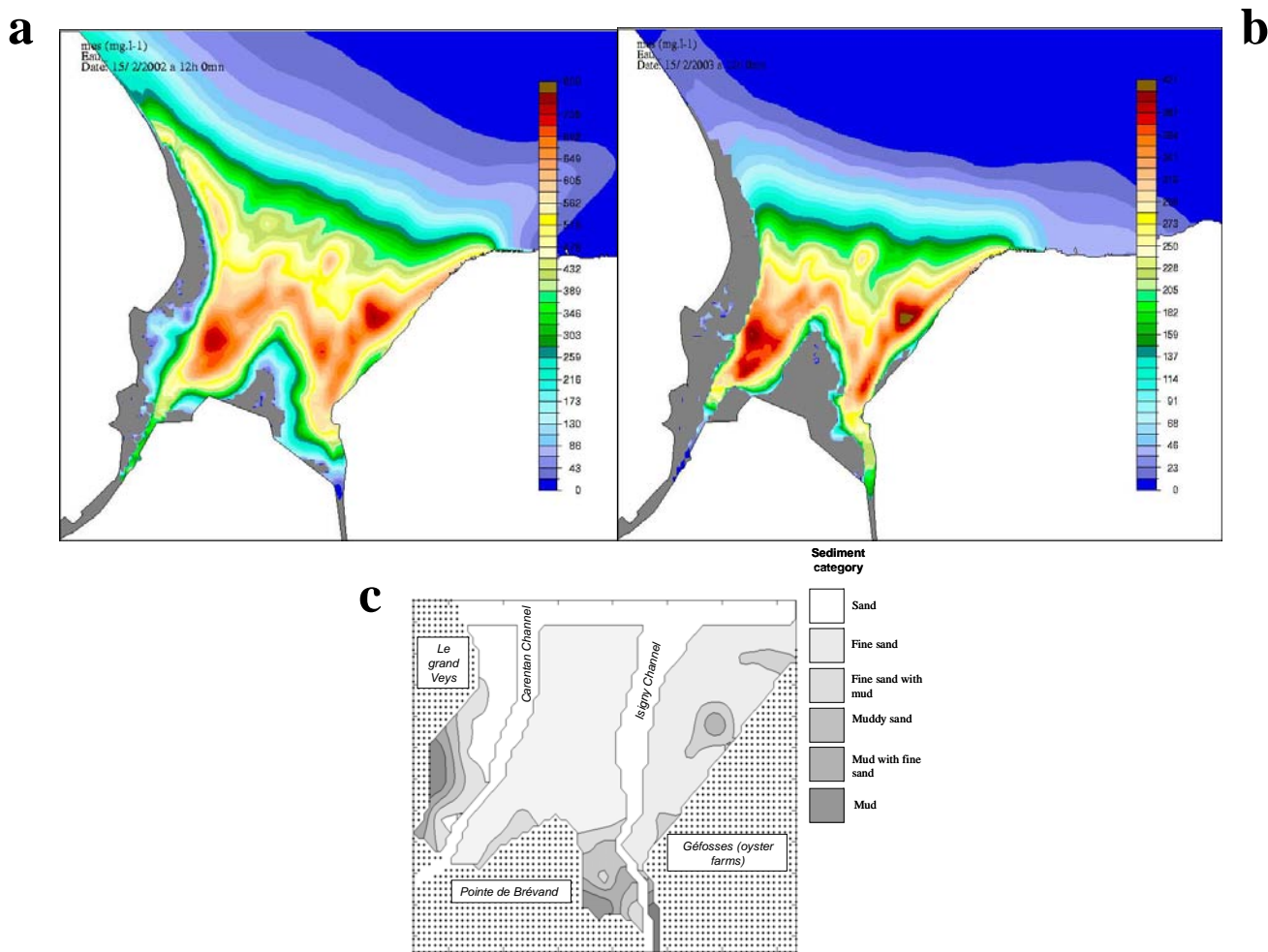


Figure 7-9 : Répartition spatiale des concentrations en MES simulées par le modèle pour le 15 février 2002 à 12h00 (a) et le 15 février 2003 à 12h00 (b). Cartographie sédimentaire réalisée au cours du mois d’avril 2003 (c), (Orvain et al., en préparation).

A l’ouest, le modèle reproduit de manière satisfaisante les valeurs de MES mesurées à pleine mer, mais les concentrations sont sous-estimées pour le point est. De plus, des pics pouvant dépasser 200 mg l⁻¹ sont parfois simulés en période hivernale alors que les mesures réalisées à pleine mer ne dépassent jamais 40 mg l⁻¹.

La comparaison des mesures à basse et à haute fréquence indiquent que les mesures de MES réalisées seulement à pleine mer ne permettent pas d’appréhender toute la variabilité du signal. En effet, en été, ces mesures ne dépassent pas 10 mg l⁻¹ alors que celles de la sonde MAREL-estran indiquent que sur un cycle de marée les valeurs de MES peuvent atteindre 50 à 100 mg l⁻¹.

La comparaison des résultats obtenus sur les figures 7-8a et b indique une variation de l’intensité du signal de MES simulé entre la partie est et la partie ouest de la baie.

Quelle que soit la saison, le niveau de MES est supérieur à l'ouest de la baie. L'analyse purement temporelle des simulations semble indiquer une dichotomie est – ouest dans le signal de MES. Les variations spatiales présentées sur les figures 7-9 ne mettent pas en évidence de dichotomie entre les deux parties de la Baie. Deux agrégats principaux sont observés. Le premier est situé au nord-est dans la baie (i.e. dans la partie sud de la zone des parcs) et le second est situé au sud-ouest de la baie. Les différences spatiales mises en évidence dans les mesures entre la partie est et la partie ouest de la baie (Figs. 7-8a et b) pourraient donc conduire par extrapolation à une conclusion erronée quand à la structuration spatiale des MES dans la baie. Ainsi, outre le fait de caractériser le comportement des MES dans l'écosystème, les résultats de modèle traduisent l'intérêt d'étudier plusieurs échelles de variabilité tant du point de vue spatial que temporel.

La comparaison entre les cartes de MES (Figs. 7-9a et b) simulées en 2002 et 2003 montre une récurrence dans les structures. Ces résultats semblent traduire une structuration liée à l'hydrodynamisme local, qui transporte les sédiments remis en suspension dans des zones d'accumulation préférentielles. La comparaison de ces cartes avec la carte de couverture sédimentaire (Fig. 7-9c) réalisée en Avril 2003 en Baie des Veys (Orvain et al., en préparation) montre une bonne concordance entre la localisation des agrégats de MES simulés et les zones de fortes accumulations de sédiments fins (i.e. plus facilement érodables).

Ces différents résultats, bien que qualitatifs, permettent de conclure que le modèle de sédiment reproduit de manière satisfaisante les principales structures spatio-temporelles des MES mises en évidence en baie des Veys.

4. Validation de l'hydrodynamisme et du transport

La validation des structures hydrodynamiques a porté sur le niveau de la surface libre et les courants de marée. L'équation de transport a été validée à travers la température et la salinité. Pour ces différentes variables, les périodes de validation ont été choisies en fonction des mesures disponibles. Pour l'ensemble des simulations, les forçages utilisés pour le vent et le débit des rivières correspondent à des données réelles (chapitre 1).

4.1. Marée

Données disponibles. Il n'existe pas de mesures directes des variations de la surface libre dans le secteur de la baie des Veys. L'acquisition de données réelles de hauteur d'eau nécessite de pouvoir disposer d'un marégraphe placé sur site durant une longue période ce qui n'a jamais été réalisé en baie des Veys. Ainsi, les données de hauteurs d'eau utilisées pour valider le modèle hydrodynamique ont été obtenues par l'intermédiaire du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, qui dispose des constantes harmoniques de marée de la plupart des ports français, celles-ci ayant été déterminées grâce à des mesures marégraphiques effectuées dans ces ports sur d'assez longues périodes. Le nombre de constantes harmoniques disponible est variable selon le port mais celui-ci est toujours au moins supérieur à une centaine. Ces constantes permettent de reconstituer une marée la plus réaliste possible. Dans le cadre de cette étude, le SHOM nous a fourni les constantes harmoniques (115 constantes) du port de Grandcamp-Maisy situé au nord-est de la baie (Fig. 1-1) nous permettant ainsi de reconstituer les hauteurs d'eau de ce secteur pour une date donnée.

Validation. La comparaison modèle – données SHOM a été réalisée pour différentes périodes. Les résultats présentés correspondent au mois d'août 2000 et sont représentatifs de l'ensemble des résultats obtenus (Fig. 7-10). Les variations du niveau de la surface libre au cours du cycle vives-eaux / mortes-eaux sont correctement simulées par le modèle. Les agrandissements effectués sur quelques cycles de marées montrent que dans l'ensemble le

modèle reproduit correctement les variations de hauteur d'eau en phasage et en amplitude au cours du cycle de marée.

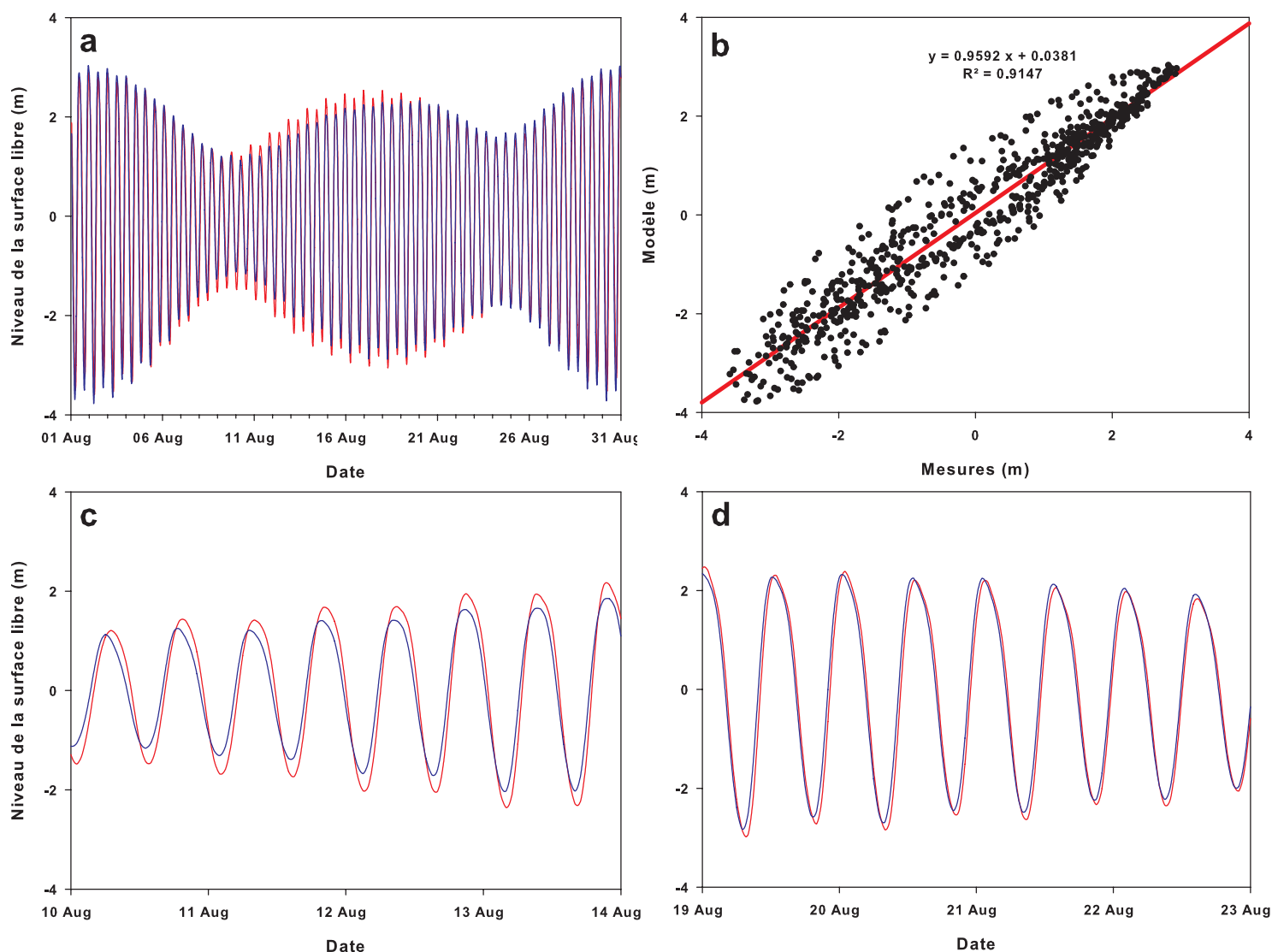


Figure 7-10 : Comparaison du niveau de la surface libre simulé par le modèle SiAM 2D avec celui calculé à partir des constantes harmoniques du SHOM pour le mois d'août 2000. (a) Validation sur deux cycles mortes-eaux - vives-eaux consécutifs. (b) régression linéaire entre le niveau de la surface libre estimé à partir des constantes du SHOM et celui simulé par le modèle SiAM 2D. (c) et (d) Agrandissements sur deux périodes de 4 jours extraites de la figure (a) pour évaluer l'ajustement du modèle à l'échelle de la marée. Les périodes choisies sont du 10 au 14 août et du 19 au 23 août respectivement. Légende : modèle numérique SiAM3D(bleu), modèle analytique SHOM (rouge)

Cependant, selon les périodes étudiées quelques anomalies sont observées. En effet, sur la période du 10 au 14 août un léger décalage en phase et en amplitude est observé entre le modèle et les données alors que pour la période du 19 au 23 août le modèle concorde bien avec les données. Sur les différentes périodes testées la comparaison modèle – données SHOM a permis d'estimer un déphasage moyen d'environ 20 minutes et une différence de marnage moyenne d'environ 30 cm. Les différences observées peuvent provenir de la non -prise en compte de l'ensemble des harmoniques de marée dans le modèle qui est forcé par une vingtaine d'ondes, alors que les données du SHOM en utilise plus d'une centaine (Tessier, 2007). Dans l'ensemble, ces résultats permettent de conclure que le modèle reproduit de manière relativement satisfaisante le signal de marée tant en phase qu'en amplitude.

4.2. Courants

Données disponibles. Les données de courant disponibles proviennent de mesures réalisées à l'aide d'un profileur de courant à effet Doppler (ADCP : Acoustic Doppler Current Profiler). Cette technique est basée sur la propagation et la réflexion des ondes acoustiques sur des particules en suspension dans l'eau. L'ADCP émet un signal acoustique à une fréquence donnée (1200 kHz pour les données utilisées) et récupère un écho. La différence de fréquence entre l'onde émise et l'écho réfléchi permet de déduire la vitesse de déplacement de la particule suivant l'axe émission / réception. La mesure de la vitesse du courant est réalisée sur toute la trajectoire de l'impulsion sonore à chaque fois que l'onde rencontre une particule, ce qui permet d'obtenir des vitesses pour différentes profondeurs de la colonne d'eau.

Les mesures ont été effectuées au cours d'une campagne réalisée le 6 mai 2004 en période de vives-eaux (coefficient 105, amplitude moyenne de marée 6,1 m) au large des parcs ostréicoles (Fig. 7-11a). L'acquisition a été réalisée au cours d'un cycle de marée (*ca.* 12 h) le long d'un transect orienté est-ouest d'environ 1 mille nautique de longueur. Le temps de réalisation d'un transect étant d'environ 30 minutes, le bateau a réalisé une douzaine de fois l'aller-retour tout au long du cycle de marée. Le modèle développé en baie des Veys étant en deux dimensions horizontales, les mesures de l'ADCP ont été intégrées sur la

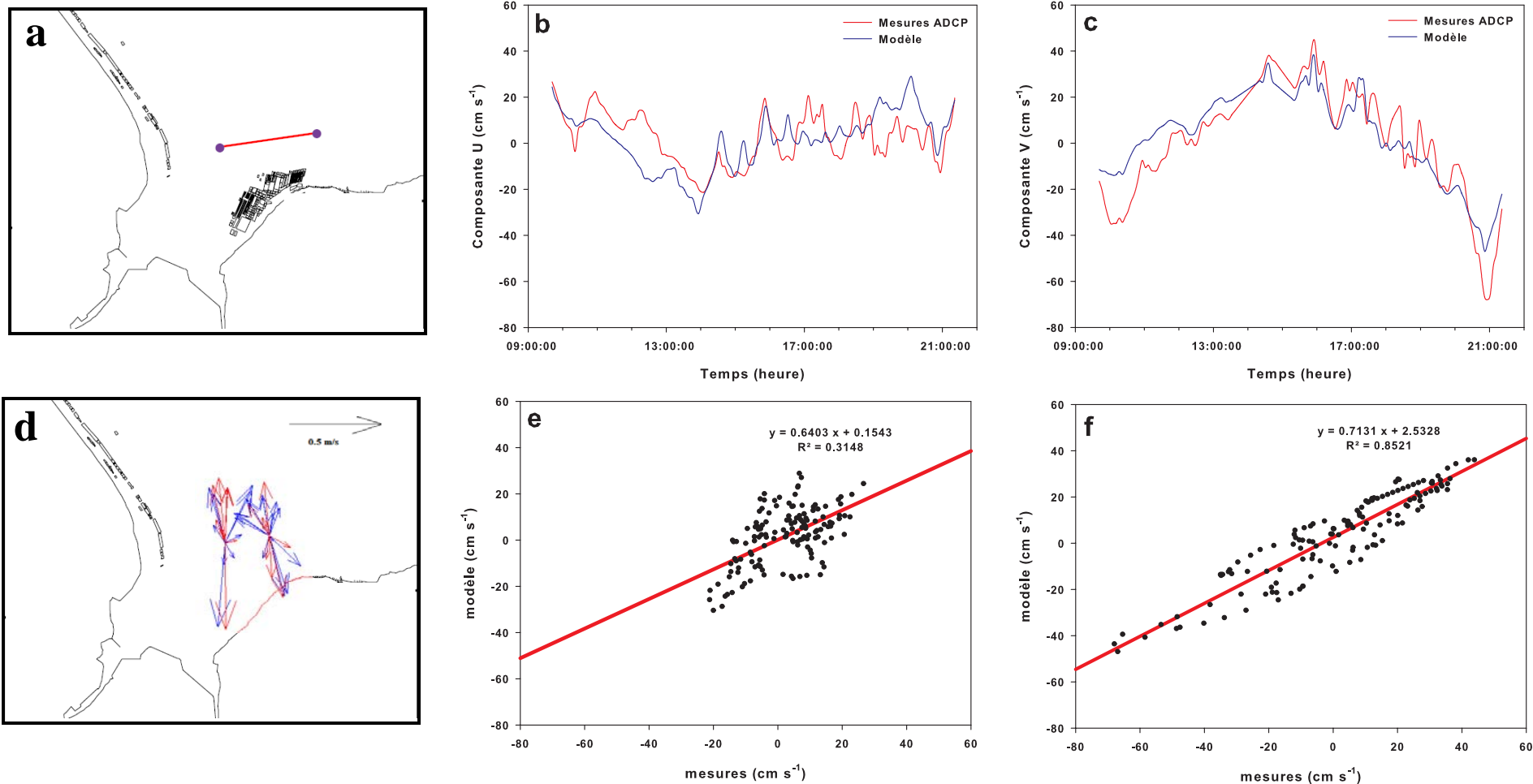


Figure 7-11 : (a) Localisation du transect de mesures ADCP utilisé pour valider le modèle sur les courants.(b) et (c) Comparaison entre les composantes U et V du courant mesurées par l'ADCP (courbe rouge) et simulées par le modèle (courbe bleue) au cours d'un cycle de marée. (d) Variation de la norme du courant en deux mailles du modèle situées sur le transect de mesures ADCP au cours de la période de mesures. (e) et (f) régression linéaire entre les mesures ADCP et la simulation pour les composantes U et V du courant respectivement.

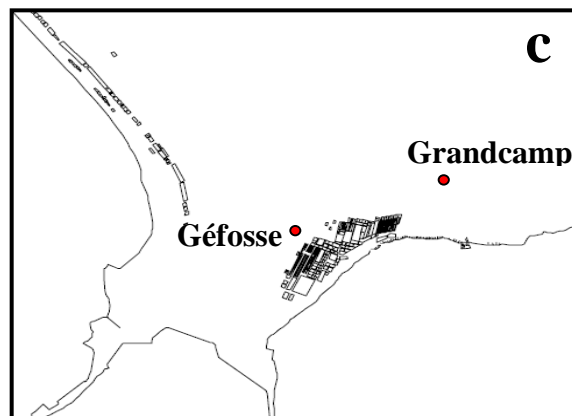
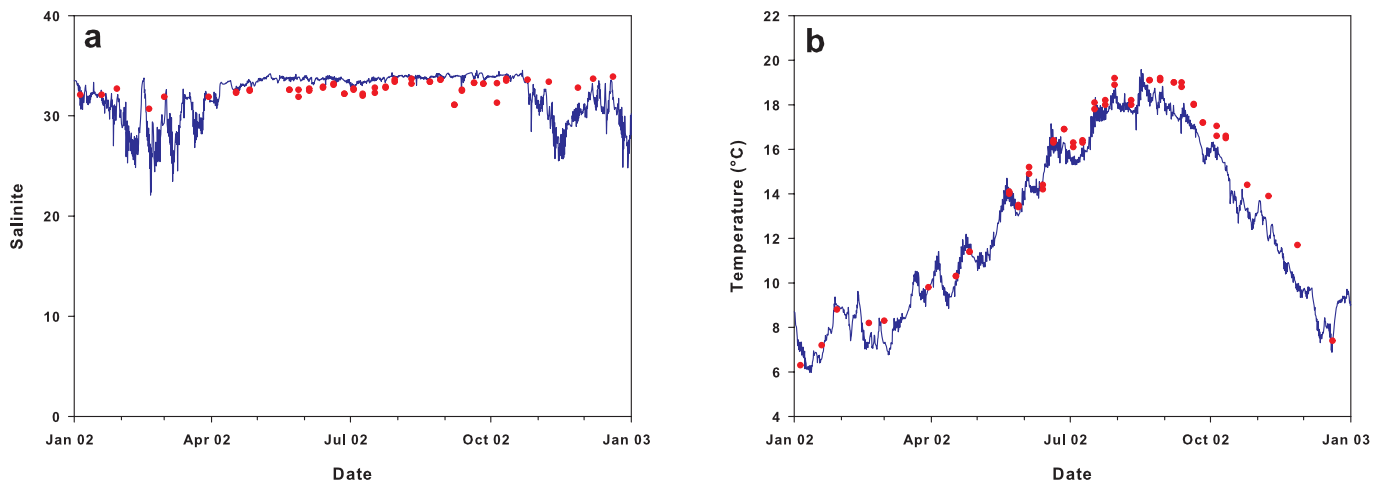
verticale afin de pouvoir comparer les résultats aux simulations du modèle (Grangeré, 2004). Il n'existe aucune mesure de courant au point fixe pour cette zone.

Validation. La comparaison modèle – mesures a été réalisée pour les composantes U (est-ouest) et V (nord-sud) du courant. Dans l'ensemble le modèle reproduit de manière satisfaisante les vitesses et les directions du courant à l'échelle du cycle de marée même si la simulation est plus satisfaisante pour la composante nord-sud. Les décalages observés entre le modèle et les mesures pourraient être attribués à des différences de bathymétrie comme l'a observé Struski (2005) dans le bassin de Marennes-Oléron. La forme de l'ellipse de marée représentée sur la figure 7-11d indique que la composante dominante du courant de marée en baie des Veys est la composante nord-sud. En effet les vitesses de courant mesurées sont beaucoup plus fortes pour la composante nord-sud (entre 0,47 et -0,77 m s⁻¹) que pour la composante est-ouest (0,29 et -0,23 m.s⁻¹).

Sur les figures 7-11b et c des oscillations assez importantes de la vitesse du courant sont régulièrement observées sur de courtes périodes (quelques dizaines de minutes). Les mesures de courants n'étant pas réalisées à un point fixe mais le long d'un transect, ces oscillations s'expliquent par des variations de profondeur de la colonne d'eau dues aux déplacements répétés du bateau entre la côte et le large (Grangeré, 2004). Les faibles profondeurs à la côte induisent une diminution de la vitesse du courant du fait de l'action des frottements sur le fond, à l'inverse, l'augmentation de la profondeur de la colonne d'eau plus au large limite l'influence des frottements sur la vitesse du courant.

Au vu de l'influence que peuvent avoir les frottements dans les zones peu profondes, différents tests ont été réalisés en faisant varier le coefficient de frottement du modèle dans le but d'améliorer la simulation notamment sur la composante est-ouest du courant. Pour cela différentes valeurs de rugosité sur le fond ont été testées (données non-présentées). Les résultats ont mis en évidence une sensibilité du modèle à des variations de la rugosité sur le fond, notamment, sur la composante la plus faible du courant (est-ouest). Cependant, aucune amélioration n'a été apportée à la simulation car la valeur initiale ($r_u = 0.0033$ m) s'est avérée produire les meilleurs résultats. Dans les zones côtières présentant une forte variabilité de profondeur, il serait intéressant de réaliser une spatialisation des frottements en fonction de la profondeur plutôt que d'imposer une valeur fixe sur l'ensemble du domaine.

Grandcamp



Gêfosse

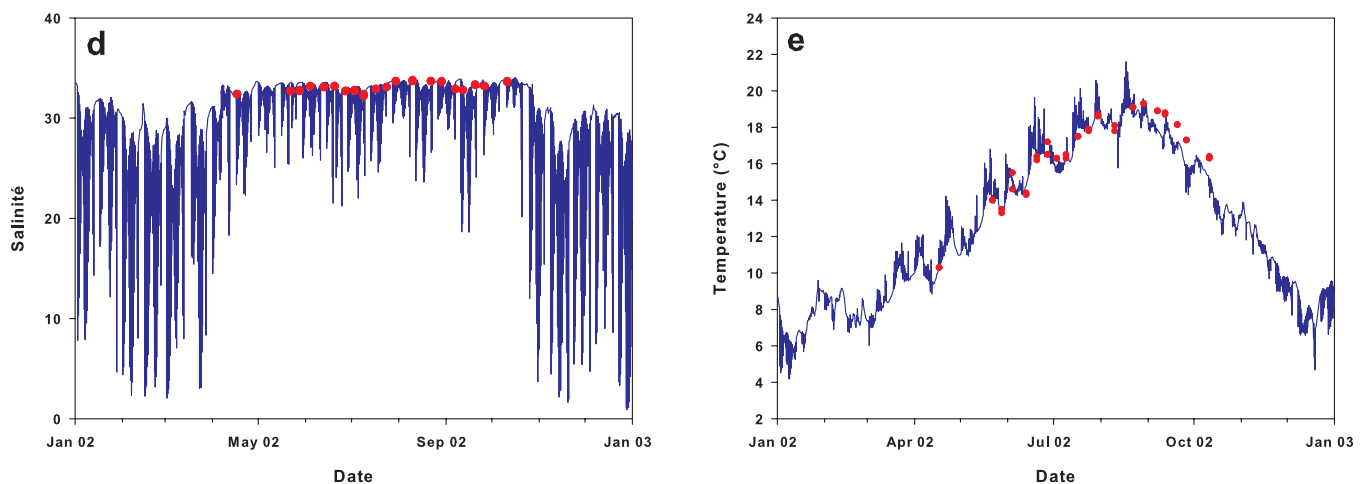


Figure 7-12 : Comparaison des salinités (a et d) et des températures (b et e) simulées par le modèle (courbes bleues) avec les mesures (points rouges) effectuées dans le cadre du Réseau Hydrologique Littoral Normand (RHLN) pour les deux points suivis placés en baie des Veys, le point Grandcamp situé au nord-est de la baie et le point Gêfosse situé à l'ouest de la zone des parcs ostréicoles (c). La validation porte sur l'année 2002.

4.3. Température et Salinité

Données disponibles. Deux types de données sont disponibles pour valider la température et la salinité. Le premier jeu de données provient de mesures effectuées dans le cadre du Réseau Hydrologique Littoral Normand (Daniel, 2004). Deux points de suivi sont situés en baie des Veys (Fig. 7-12), le premier (Grandcamp) est situé au nord-est de la baie et le second (Géfosse) est situé aux abords de la zone des parcs ostréicoles. Les prélèvements sont toujours effectués à pleine mer avec une fréquence d'échantillonnage bimensuelle. Au cours de l'année 2002, le point Grandcamp a été échantillonné de janvier à décembre alors que le point Géfosse a été échantillonné d'avril à septembre.

Le second jeu de données provient de sondes de mesures de type TPS (Température, Pression, Salinité) placées sur la zone des parcs au niveau des poches à huîtres. Ces données sont complémentaires des précédentes, car la fréquence d'acquisition est plus importante (pas de temps d'échantillonnage de 10 minutes), ce qui permet de valider les variations de température et surtout de salinité à haute fréquence. La validation a été réalisée pour deux périodes de l'année 2000 (avril et août) car plusieurs sondes étaient placées sur les parcs permettant ainsi de valider les structures spatiales en plus des structures temporelles.

Validation de la salinité. La simulation réalisée sur l'année 2002 (Fig. 7-12a et d) montre que le point Grandcamp situé en sortie de baie est beaucoup moins influencé par les apports d'eau douce que le point Géfosse situé dans la baie. Les variations temporelles de salinité simulées montrent qu'au point Grandcamp, celle-ci varie entre 25 et 30 en automne et en hiver et reste constante aux environs de 33,5 au printemps et en été. A l'inverse, des dessalures beaucoup plus importantes sont observées au point Géfosse avec des variations allant de 5 à 30 en automne et en hiver et de 20 à 33 au printemps et en été. La comparaison avec les mesures montre qu'à l'échelle annuelle, le modèle reproduit correctement les variations temporelles de salinité mesurées. Cependant, étant réalisées seulement à pleine mer selon une fréquence bi-mensuelle, les mesures ne permettent pas de valider les amplitudes de dessalures simulées.

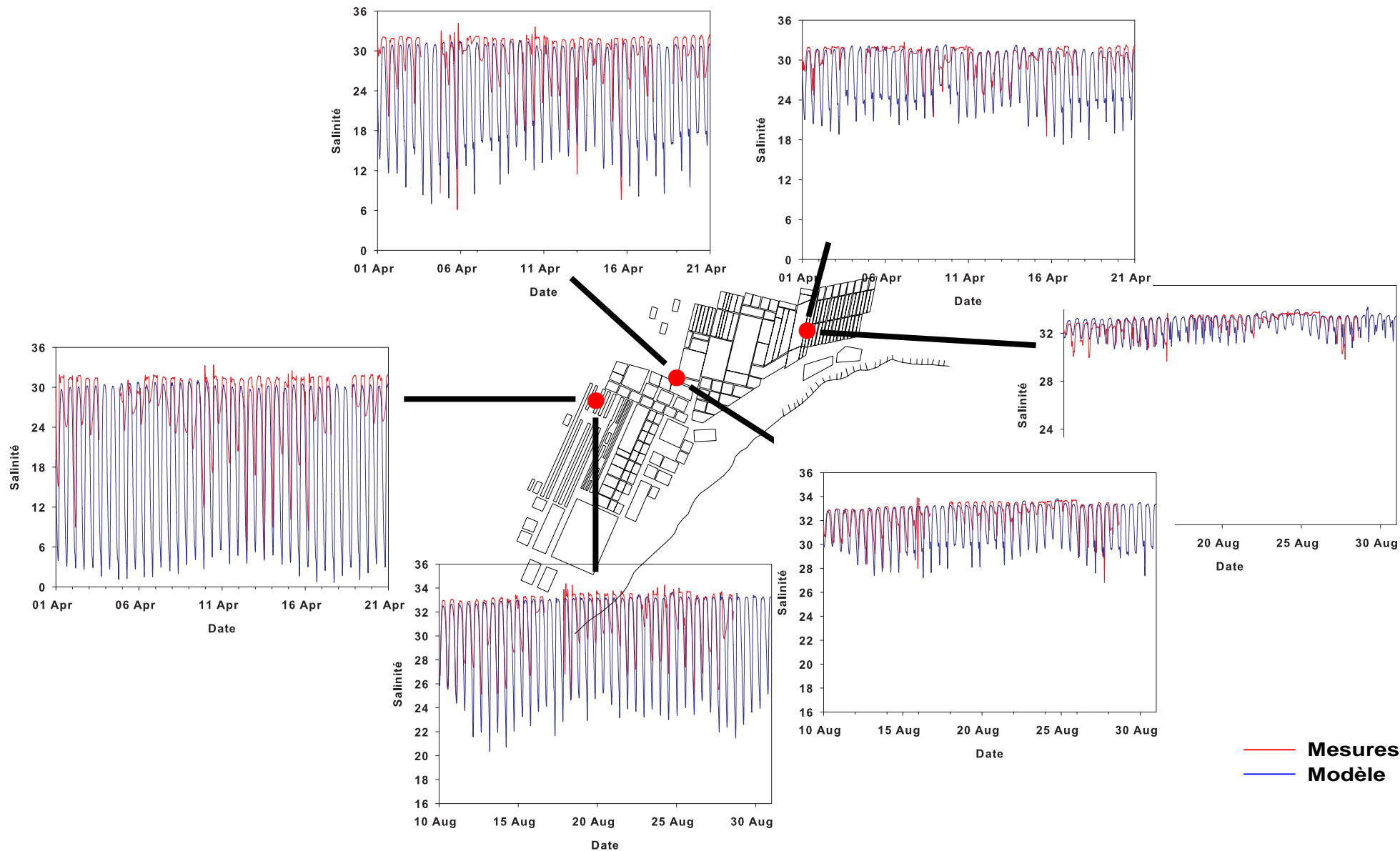


Figure 7-13 : Comparaison des salinités simulées (courbes bleues) et mesurées (courbes rouges) à l'aide des sondes TPS placées dans la zone des parcs à huîtres. La validation a été réalisée sur trois points répartis sur la zone des parcs pour les mois d'avril et août 2000.

Les variations de salinité mesurées sur la zone des parcs montrent l'existence d'un gradient entre le nord et le sud (Fig. 7-13). Les plus fortes dessalures sont observées dans la partie sud des parcs traduisant une influence plus importante des apports d'eau douce par les rivières que dans la partie nord. La comparaison de ces résultats avec la simulation montre que le modèle reproduit de manière satisfaisante le gradient de dessalure observé entre le nord et le sud. Cependant, le modèle a tendance à sous-estimer les salinités à pleine mer et à sur-estimer l'amplitude des dessalures. Ces anomalies sont plus marquées pour la simulation du mois d'avril où les apports d'eau douce par les rivières sont plus importants.

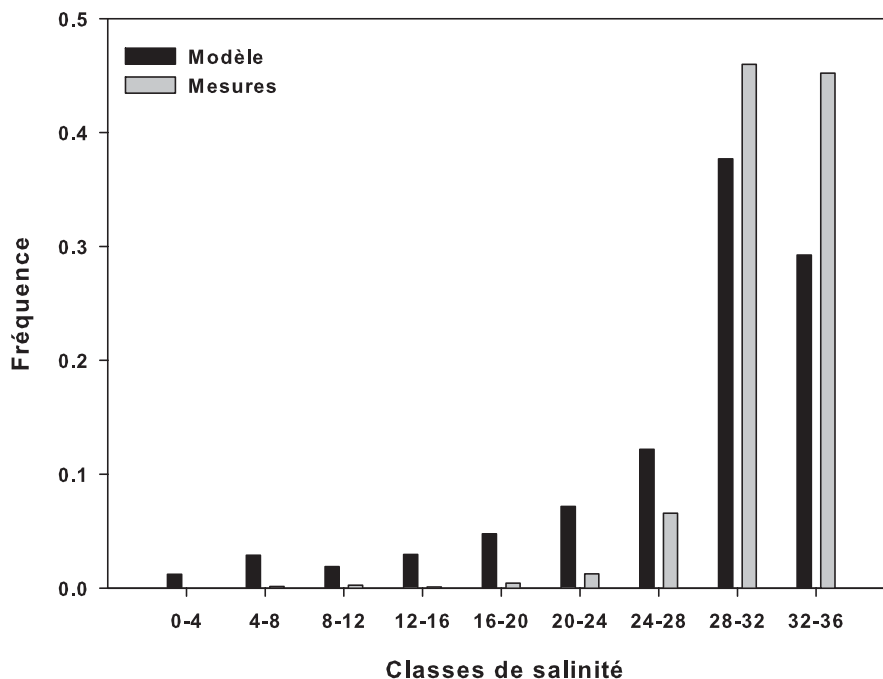


Figure 7-14 : Fréquence par classe des salinités simulées et mesurées pour les mois d'avril et août 2000.

Afin d'estimer le degré de variation entre le modèle et les données, l'ensemble des résultats présenté sur la figure 7-13 a été compilé pour former un histogramme de fréquence pour différentes classes de salinité (Fig. 7-14). Ces résultats indiquent dans l'ensemble une concordance satisfaisante entre le modèle et les données, bien que, comme cela a été mis en évidence précédemment (cf. Fig. 7-13), le modèle ait tendance à sur-estimer les faibles salinités et à sous-estimer les plus fortes.

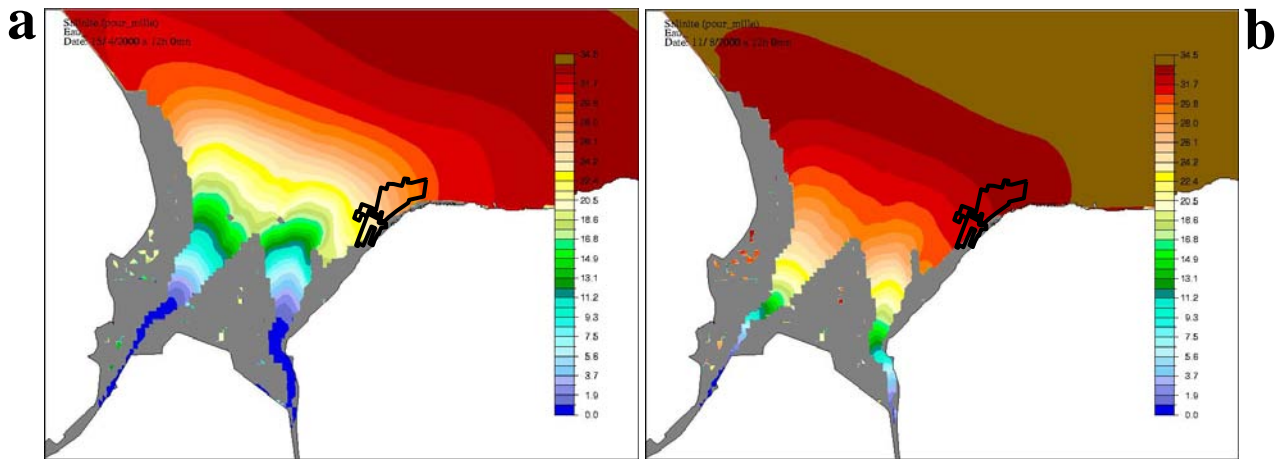


Figure 7-15 : Variabilité spatiale de la salinité dans l'ensemble de la baie des Veys, le 15 avril 2000 (a) et le 11 août 2000 (b). Les cartes représentent les structures à mi-marée descendante.

Les cartes en deux dimensions horizontales réalisées (Fig. 7-15) confirment la spatialisation de la salinité mise en évidence par l'analyse des points de suivi de la zone des parcs.

En effet, la salinité en baie des Veys présente une augmentation régulière allant de l'embouchure des fleuves où les eaux les plus dessalées sont observées jusqu'à la sortie de la baie où la salinité avoisine celle des eaux océaniques (ca. 34).

Au niveau de la zone des parcs, des différences spatiales sont également observées. En effet, les plus faibles salinités sont retrouvées dans la partie sud des parcs, et à l'inverse les plus fortes salinités sont retrouvées dans la partie nord. Ce schéma est beaucoup plus marqué pour le mois d'avril (Fig. 7-15a) que pour le mois d'août (Fig. 7-15b) car les débits des rivières sont plus importants à cette période. Il n'existe pas de mesures permettant de valider quantitativement les structures spatiales à l'échelle de la baie. Cependant, la bonne concordance entre les schémas mis en évidence par l'analyse des différents points de suivi et les cartes réalisées avec le modèle hydrodynamique indiquent que, du point de vue qualitatif, le modèle reproduit de manière satisfaisante les structures observées à l'échelle des parcs à huîtres.

Validation de la température. Les résultats de la simulation de 2002 (Fig. 7-12b et e) ne montrent pas de différence significative entre les températures des points Grandcamp et Géfosse. Celles-ci varient entre 6 °C en hiver et 20 °C en été. D’une manière générale, le modèle reproduit correctement les variations de température sur l’année bien qu’il ait tendance à les sous-estimer d’environ 1 °C vers la fin de l’été. Les mesures à haute fréquence réalisées sur les parcs ne montrent pas de variations spatiales pour les deux périodes étudiées (Fig. 7-16).

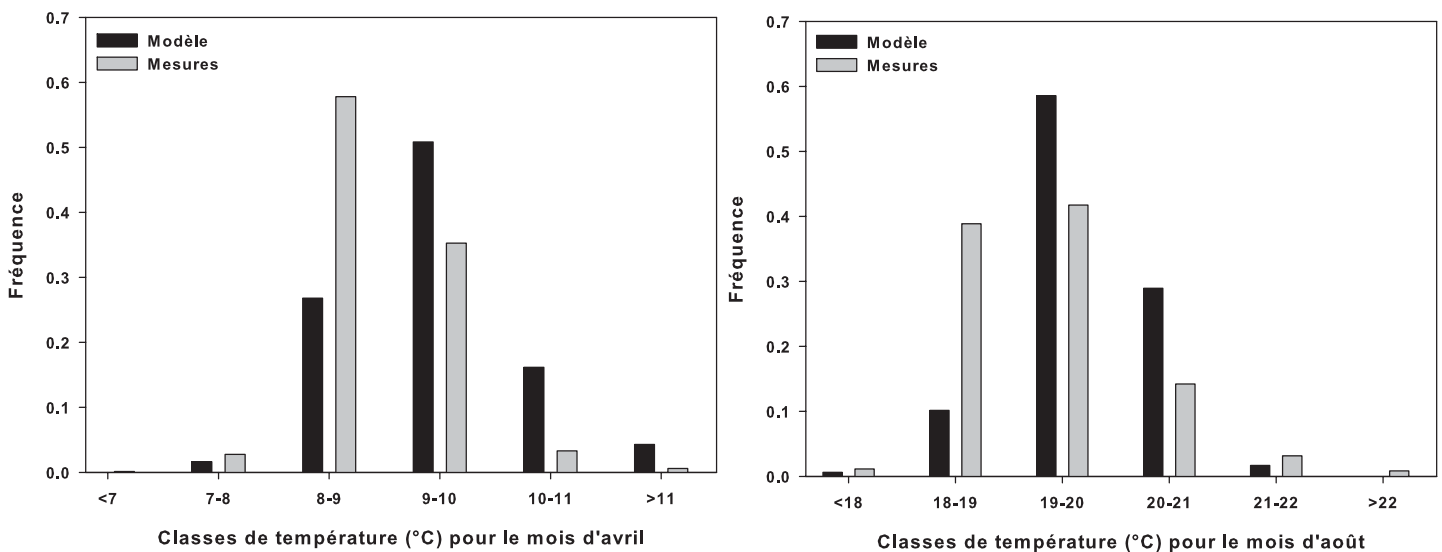


Figure 7-17 : Fréquence par classe des températures simulées et mesurées pour les mois d’avril 2000 (a) et août 2000 (b)

Dans l’ensemble, le modèle reproduit de manière satisfaisante les températures ; cependant, pour chacune des deux périodes étudiées, il tend à sur-estimer les fortes températures et à sous-estimer les faibles températures d’environ 1 °C (Fig. 7-17).

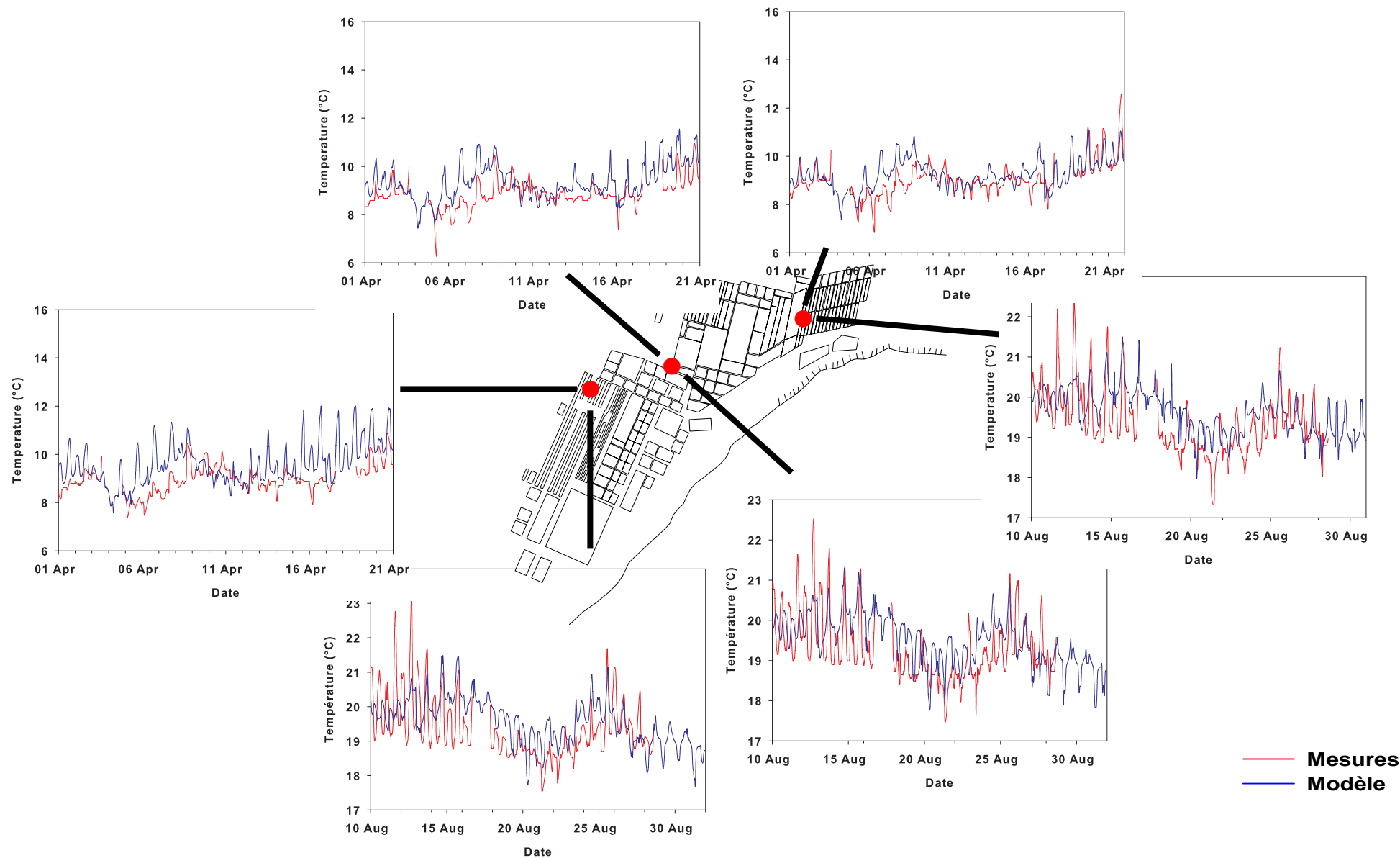


Figure 7-16 : Comparaison des températures simulées par le modèle (courbes bleues) avec les mesures (courbes rouges) effectuées à l'aide des sondes TPS placées dans la zone des parcs à huîtres. La validation a été réalisée sur trois points répartis sur la zone des parcs pour les mois d'avril et août 2000.

5. Evaluation du modèle hydrodynamique

L'évaluation du modèle hydrodynamique a été réalisée en appliquant les indicateurs de performance définis par Allen et al. (2007). Ces auteurs proposent deux indicateurs basés sur l'estimation de la performance du modèle (ME) et du biais (PB) :

$$ME = 1 - \frac{\sum (D - M)^2}{\sum (D - \bar{D})^2} \quad PB = \frac{\sum (D - M)}{\sum D} \times 100$$

L'estimation de la performance du modèle est une mesure de l'erreur du modèle (M) rapportée à la variabilité dans les données (D). Différentes classes ont été définies pour évaluer la performance du modèle testé : $> 0,65$ excellent, $0,65 - 0,5$: très bien, $0,5 - 0,2$: bien, et $< 0,2$: faible. Le choix des limites des catégories est arbitraire et sert seulement à donner une appréciation des performances du modèle. Le biais exprimé en pourcentage traduit l'erreur du modèle normalisée par rapport aux données. Les valeurs sont également rangées en différentes catégories : < 10 : excellent, $10 - 20$: très bien, $20 - 40$: bien, et > 40 : faible.

L'évaluation du modèle hydrodynamique a été réalisée pour la hauteur d'eau, les courants, la température et la salinité. Pour les deux derniers paramètres, l'évaluation du modèle a été réalisée non seulement sur l'ajustement aux mesures à basse fréquence, mais aussi, pour les mesures à haute fréquence. Pour chaque paramètre, l'évaluation du modèle a été réalisée de manière globale, ainsi, les différents points de mesures et les différentes périodes disponibles ont été compilés ensemble.

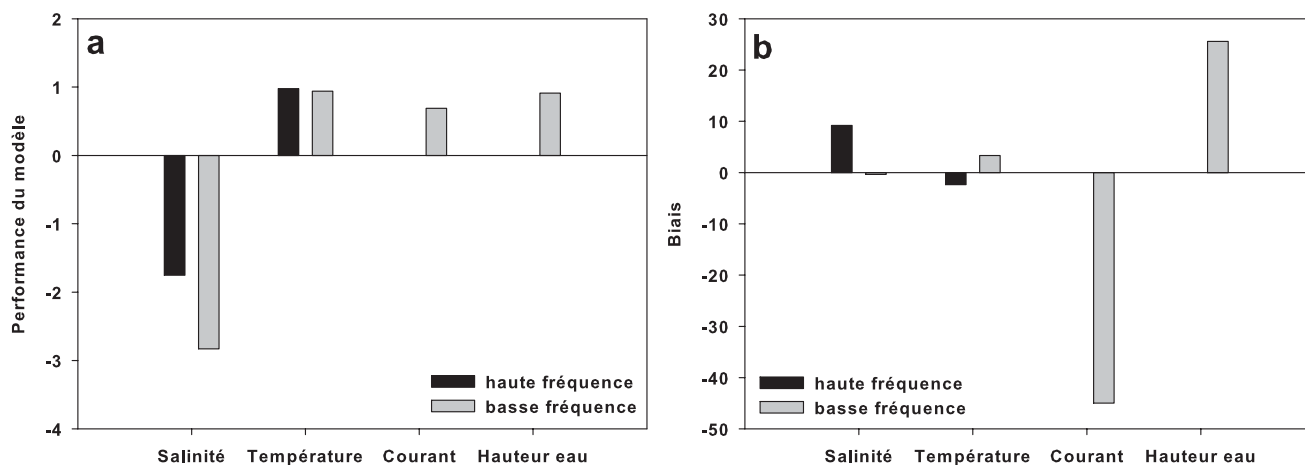


Figure 7-18 : Evaluation du modèle hydrodynamique par estimation de la performance du modèle et du biais pour la salinité, la température, les courants et la hauteur d'eau. Pour la salinité et la température, la comparaison a été faite pour les mesures à haute et à basse fréquence.

L'estimation des performances du modèle indique que le modèle reproduit de manière satisfaisante la variabilité de la température, des courants et de la hauteur d'eau. En revanche, qu'il s'agisse des données à haute ou à basse fréquence le modèle ne reproduit pas de manière satisfaisante les variations de salinité. Ce dernier point confirme les observations de la Fig. 7-13. En ce qui concerne le biais, celui-ci est très faible pour la température et la salinité (< 10%), et reste à un niveau acceptable pour la hauteur d'eau (25%) et les courants (45%).

En conclusion, les résultats obtenus au cours de la validation du modèle montrent que dans l'ensemble celui-ci simule de manière satisfaisante les structures hydrodynamiques (niveau de la surface libre, vitesse et direction du courant) dans le secteur de la baie des Veys. La validation du mélange est dans l'ensemble satisfaisante bien que des anomalies soient observées en fonction des périodes et des mailles étudiées. Cependant, dans le cadre des objectifs de ce travail, le résultat obtenu est suffisamment pertinent pour coupler le modèle physique avec le modèle biologique. Les différences observées seront tout de même prises en compte dans l'interprétation des résultats du modèle biologique.

6. Analyse des structures physiques

La connaissance du fonctionnement hydrodynamique d'un système est essentielle à la compréhension de la structuration spatiale des variables biologiques et par voie de conséquence à la compréhension du fonctionnement du système dans son ensemble (productivité du phytoplancton, répartition spatiale de la ressource trophique pour les huîtres...). Ainsi, une fois mis en place, le modèle hydrodynamique a été utilisé afin de caractériser l'hydrodynamisme de la baie des Veys. Pour cela, des estimations de trajectoires lagrangiennes de particules, des zones d'influence respectives des panaches des rivières, ainsi que du temps de résidence de la baie ont été réalisées.

6.1. Calcul de trajectoire

Les trajectoires des particules sont fortement variables suivant l'instant de leurs lâchés. Cela s'explique par le fait que le courant de marée instantané est tel qu'il peut porter dans des directions opposées au cours du cycle de la marée. Ainsi, la position finale des particules au bout d'un cycle de marée diffère, parfois notablement, de leur position initiale (Orbi et Salomon, 1988). Afin de couvrir l'ensemble de la baie sept trajectoires de particules ont été suivies (Fig. 7-19) pendant une semaine. Les particules ont été lâchées lors d'une marée de coefficient moyen (80). Les positions sont indiquées dans le Tableau 7-1.

Tableau 7-1 : Localisation géographique des positions initiales des particules suivies en baie des Veys.

Position	Symbole	Latitude (Degré décimaux)	Longitude (Degré décimaux)
Nord-Ouest	NO	49.3915	-1.1543
Sud-Ouest	SO	49.3695	-1.1694
Parc Nord	PN	49.3926	-1.0839
Parc Sud	PS	49.3832	-1.0998
Sud-Est	SE	49.3656	-1.1166
Centre Nord	CN	49.3897	-1.1251
Centre Sud	CS	49.3704	-1.1363

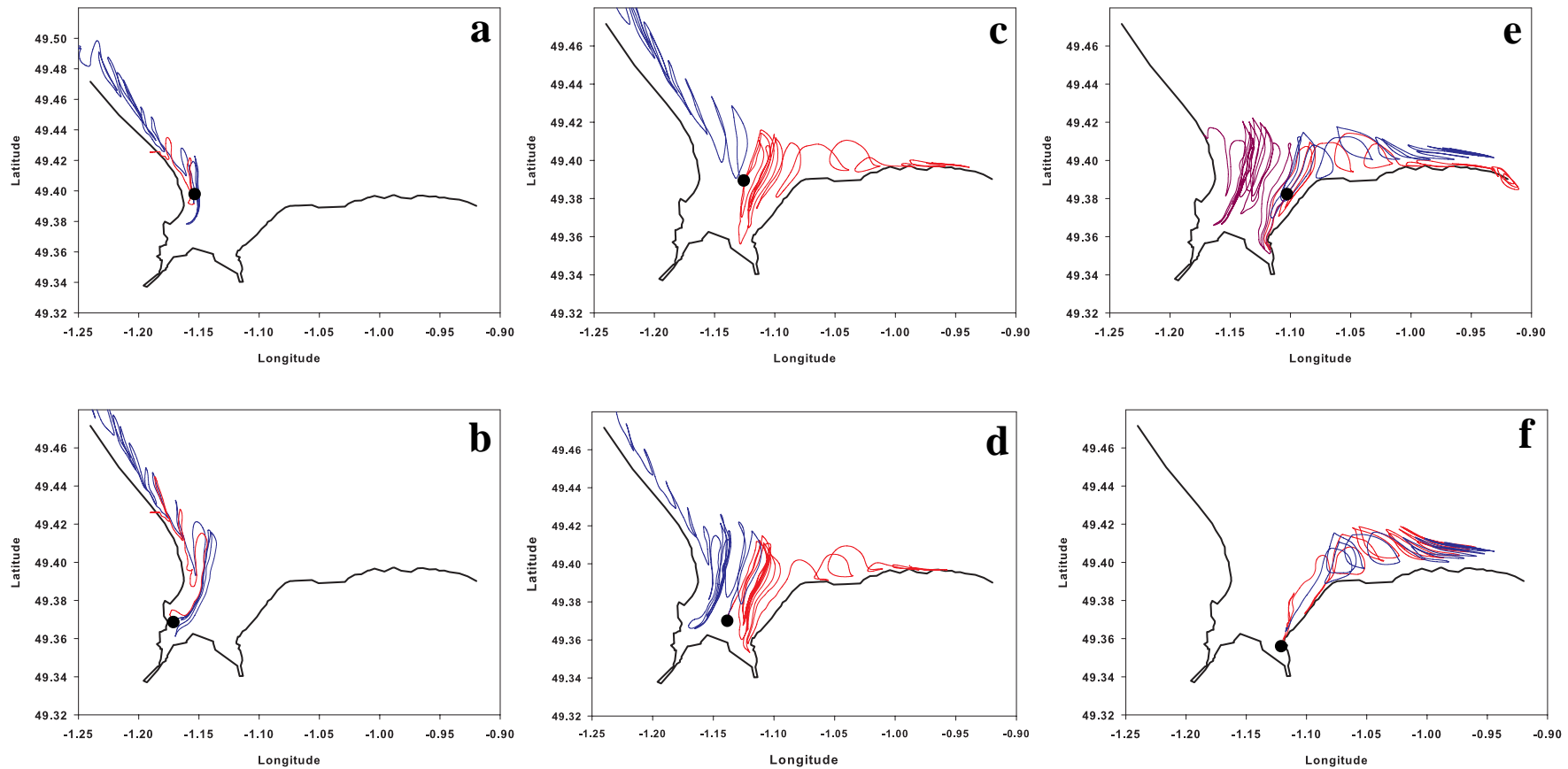


Figure 7-20 : Trajectoires de particules initialisées en différents points de la baie, nord-ouest (a), sud-ouest (b), centre nord (c), centre sud (d), nord-est (e) et sud-est (f). La trajectoire en rouge correspond à un lancement à basse mer et la trajectoire en bleue à un lancement à pleine mer. Les points noirs indiquent la localisation du point de lancement de la trajectoire.

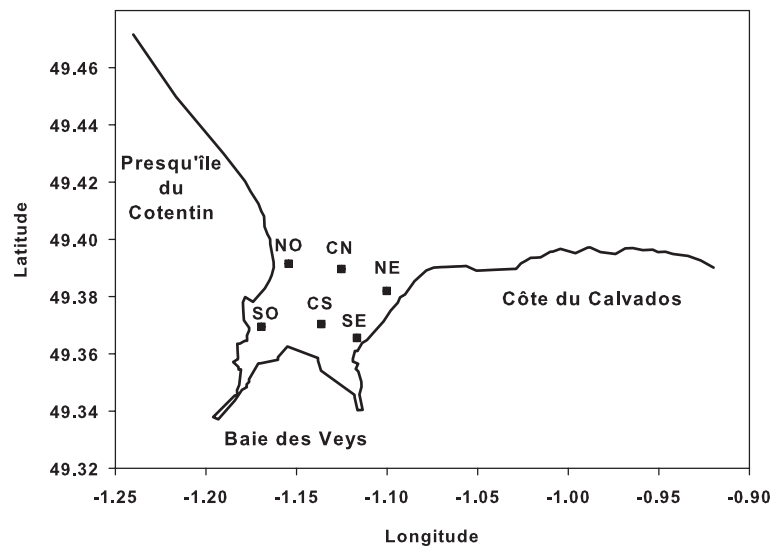


Figure 7-19 : Positionnement géographique des points de départ des particules.

Etant donné que le moment du lâché des particules peut avoir une influence significative sur les trajectoires obtenues, pour chaque trajectoire testée, plusieurs lâchés de particules ont été réalisés et cela tout au long d'un cycle de marée à raison d'un lâché toutes les heures.

Les résultats présentés indiquent les trajectoires de particules pour des lancements à pleine mer (début du jusant) et à basse mer (début du flot). Ces deux moments de la marée ont été choisis car ils permettent de caractériser les trajectoires des particules pour les deux principales directions de transport du courant de marée. Dans l'ensemble les résultats montrent que les particules initialisées dans la partie ouest sortent de la baie au bout de deux à trois cycles de marée et remontent le long de la côte est du Cotentin, suivant ainsi la direction du courant résiduel de ce secteur (Fig. 7-20 a et b). A l'inverse, les particules initialisées à l'est de la baie (Fig. 7-20 e et f) sortent au bout de quelques cycles de marée en se dirigeant vers l'est le long de la côte du Calvados. Pour ces différentes particules il n'y a pas de différence majeure en fonction du moment du lâché (pleine mer ou basse mer). Par contre, les particules situées au centre de la baie, présentent un comportement différent en fonction du moment du lâché. En effet, les particules lancées à pleine mer se dirigent vers l'ouest et sortent de la baie au bout de quelques cycles de marée, alors que celles lancées à basse mer se dirigent vers l'est et sortent de la baie au bout de quelques jours en continuant de se diriger vers l'est.

Ces résultats semblent indiquer une dichotomie est-ouest laissant penser à un fonctionnement différent entre les deux secteurs de la baie. Cependant, dans le cas de la particule initialisée au nord-est (Fig. 7-20e), les résultats montrent que la trajectoire lancée à mi-marée montante conduit à un déplacement vers l'ouest. Ce résultat illustre bien l'importance de prendre en compte le moment de lancement de la particule. De plus, dans un certain nombre de cas (Fig. 7-20c, d et e) les résultats montrent que certaines particules présentent des trajectoires très proches pendant plusieurs cycles de marée consécutifs. Ce schéma est très bien illustré sur la Fig. 7-20d. Les trajectoires montrent qu'après deux cycles de marée, la particule lâchée à pleine mer repasse sur une même trajectoire pendant les cinq cycles de marée suivant. De la même manière, la particule lâchée à basse mer suit le même schéma mais dans la partie est de la baie. La position de ces trajectoires particulières correspond à la localisation des chenaux d'écoulement des rivières, le chenal de Carentan à l'ouest et le chenal d'Isigny à l'est (Fig. 7-9c).

6.2. Zone d'influence des rivières

Les résultats obtenus suite à l'analyse des trajectoires de particules soulève la question de la zone d'influence des apports provenant des rivières. Pour cela une simulation a été réalisée avec un débit moyen dans laquelle deux traceurs différents ont été placés dans chacun des chenaux débouchant dans la baie des Veys : le chenal d'Isigny regroupant les apports de la Vire et de l'Aure et le chenal de Carentan regroupant les apports de la Douve et de la Taute (Fig. 1-1). Le traceur a été introduit de telle manière qu'un apport continu est réalisé tout au long de la simulation. Les résultats présentés sur la Fig. 7-21 indiquent les panaches de dilution et, par conséquent, les zones d'influence respectives de ces deux traceurs. Ainsi, les apports provenant du chenal d'Isigny vont avoir essentiellement une influence sur la partie est de la baie et, notamment, sur la zone des parcs. Comme cela a été précédemment décrit pour la salinité, l'influence des apports est plus forte dans la partie sud que dans la partie nord des parcs. A l'inverse, les apports provenant du chenal de Carentan vont essentiellement influencer la partie ouest de la baie, ainsi, leur influence sur la zone des parcs reste limitée. De plus, à l'extérieur de la baie, le panache de dilution du traceur provenant du chenal d'Isigny tend à s'étirer vers l'est ; à

l'inverse, celui du traceur provenant du chenal de Carentan tend à s'étirer vers l'ouest. Ces résultats sont cohérents avec les trajectoires de particules présentées précédemment.

Ces simulations ont été réalisées en absence de vent. En présence d'un vent suffisamment fort et en fonction de la direction, des changements peuvent se produire dans les structures. Cependant, des résultats antérieurs ont montré que, même en présence d'un vent de 10 m s^{-1} de secteur nord-ouest ou sud-ouest, l'influence des apports provenant du chenal d'Isigny sur la zone des parcs reste très limitée (Grangeré, 2004).

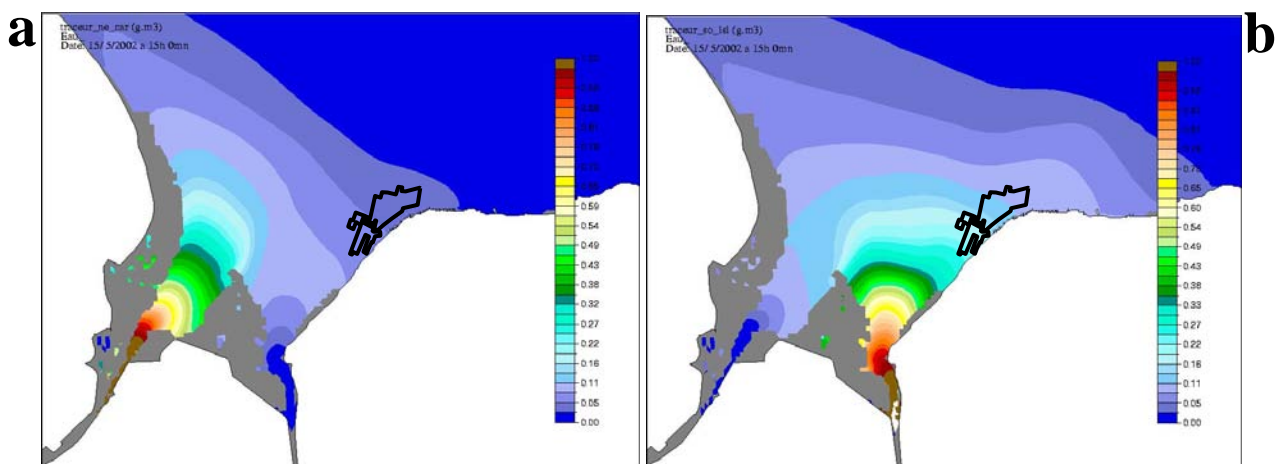


Figure 7-21 : Panaches de dilution de deux traceurs placés respectivement dans les chenaux de Carentan (a) et d'Isigny (b).

6.3. Estimation du temps de résidence dans la baie

Le temps de résidence est un paramètre permettant d'évaluer l'hétérogénéité spatiale dans la distribution des particules (Monsen et al., 2002). Il se définit comme le temps que met une particule partant d'une position donnée dans un système à sortir de celui-ci. L'estimation du temps de résidence d'une zone est une approche complémentaire à l'analyse des trajectoires de particules car elle permet de caractériser un secteur dans son ensemble. La comparaison du temps de résidence avec d'autres indicateurs (i.e. temps de filtration et temps de renouvellement du phytoplancton) permet de comparer l'influence respective des facteurs physiques et biologiques comme cela a été illustré dans le chapitre 6.

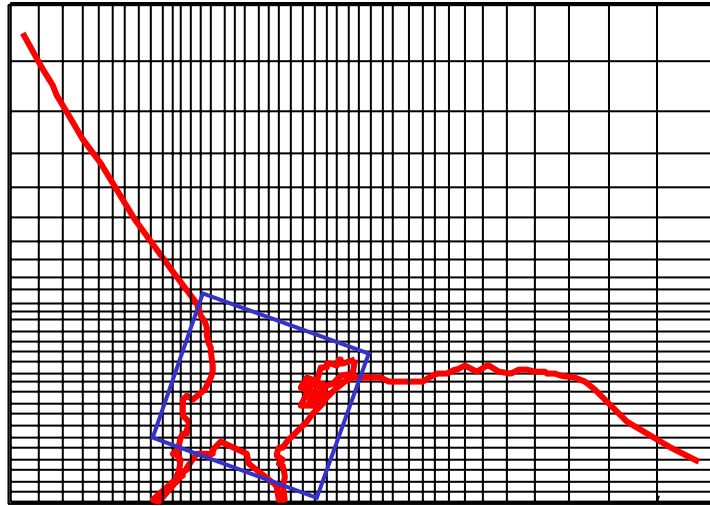


Figure 7-22 : Localisation géographique de la zone définie pour le calcul du temps de résidence de la baie (Carré bleu).

Afin d'estimer le temps de résidence de la baie un traceur dissous conservatif a été introduit en début de simulation dans l'ensemble de la baie (Fig. 7-22) de telle manière que sa concentration initiale soit égale à 1 unité m^{-3} dans chacune des mailles considérées, dans le reste du domaine, le traceur est initialisé à 0 unité m^{-3} . La durée des simulations a été fixée à 1 mois avec un pas de temps de calcul d'environ 30 secondes.

Au cours de la simulation, le traceur a été transporté suivant les processus d'advection-diffusion décrits précédemment. La masse totale restant dans le système est calculée à chaque pas de temps en faisant la somme, sur l'ensemble des mailles de la zone considérée, de la concentration du traceur multipliée par le volume d'eau (Fig. 7-23) :

$$\left(m_{totale} = \sum_{i=1}^n C(i) * V(i) \right)_t$$

Avec : n : nombre total de mailles utilisées

C : Concentration du traceur ($u.m^{-3}$) dans la maille « i »

V : Volume d'eau (m^3) dans la maille « i »

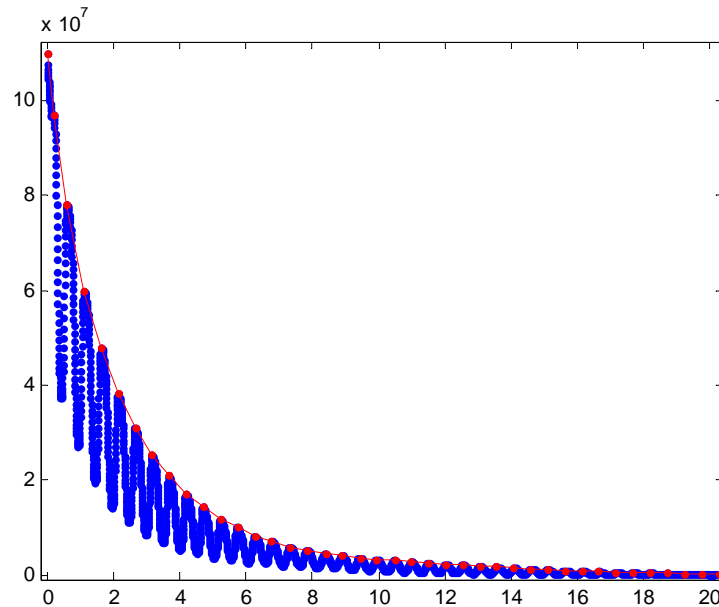


Figure 7-23 : Courbe de disparition de la masse au cours du temps pour un débit moyen et un traceur initialisé dans l'ensemble de la baie. La courbe rouge indique l'enveloppe utilisée dans le calcul du temps de résidence.

Le calcul du temps de résidence a été réalisé à partir de la formule suivante :

$$T = \frac{\int_{m_0}^0 t^* dm}{\int_{m_0}^0 dm}$$

Avec T : temps de résidence

dm : variation de la masse au cours du temps

Le temps de résidence obtenu représente le temps moyen que passe une particule dans le système définit initialement.

Plusieurs études ont montré que l'environnement physique (i.e. apports d'eau douce par les rivières, conditions météorologiques) a une influence sur la répartition et la structuration des masses d'eau. Chapelle (1991) et Cucco et Umgiesser (2006) ont montré une réduction significative du temps de résidence de la baie de Vilaine et du lagon de Venise respectivement, sous l'effet du vent. Yuan et al. (2007) ont montré que, pour de faibles coefficients de marée, l'augmentation du débit des rivières se traduit par une diminution significative du temps de résidence dans l'estuaire de la Mersey (UK).

Concernant la baie des Veys, l'estimation du temps de résidence a été effectuée pour différentes conditions de débit des rivières (Tableau 7-2). Le vent n'a pas été pris en considération car le débit des rivières s'est avéré être le facteur ayant une influence prépondérante sur le temps de résidence (Grangeré, 2004).

Trois catégories de débits ont été retenues : Q0, Q50 et Q90 (Tableau 7-2). La dénomination Q0 correspond à un débit nul. Le Q50 est un débit médian, c'est-à-dire que la probabilité sur une année, que le débit dépasse la valeur de Q50 est égale à la probabilité qu'il ne le dépasse pas : 0,5. De la même manière, le Q90 est le débit dépassé dans 10 % des cas, ce qui représente une situation de hautes eaux.

Tableau 7-2 : Débits des 4 principales rivières débouchant en baie en fonction des différents scénarios (Misko, 2003).

Scénarii	Aure	Vire	Taute	Douve
Q0 (m ³ .s ⁻¹)	0	0	0	0
Q50 (m ³ .s ⁻¹)	3,3	10	2,6	6,6
Q90 (m ³ .s ⁻¹)	14,4	43	10,5	26,3

Les estimations du temps de résidence en fonction du débit montrent que l'augmentation du débit se traduit par une disparition beaucoup plus rapide de la masse introduite dans le système. Le temps de résidence moyen d'une particule d'eau dans la baie est de 96 heures (*ca.* 4,0 jours) en absence de débit, 77 heures (*ca.* 3,2 jours) pour un débit égal au Q50 et 58 heures (*ca.* 2,4 jours) pour un débit égal au Q90. Ces résultats indiquent un temps de résidence qui semble assez court. Afin de caractériser le temps de résidence de la baie, il serait intéressant de comparer les valeurs obtenues avec celles estimées pour d'autres systèmes. Cependant, il est difficile de comparer directement deux systèmes, car le temps de résidence va beaucoup dépendre des caractéristiques du système étudié comme la surface, la profondeur, la géomorphologie de la zone (milieu ouvert, semi-ouvert ou fermé...).

7. Définition d'indicateurs de l'impact des huîtres

Le modèle hydrodynamique a aussi été exploité dans le but d'étudier de manière simple les interactions huîtres / environnement. En d'autres termes, l'objectif de ces

simulations était de mettre en évidence l'influence potentielle des huîtres sur leur environnement, et inversement, l'influence potentielle de l'environnement sur les huîtres. L'approche utilisée dans cette partie se base sur les indicateurs définis par Dame et Prins (1998) : le temps de résidence des masses d'eau (T), le temps de production primaire (P) et le temps de filtration des bivalves (I), qui ont été présentés en détail dans le chapitre 6. L'utilisation de ce type d'approche préalablement au couplage du modèle hydrodynamique à un modèle biogéochimique semble tout à fait pertinente pour appréhender les échelles caractéristiques du système.

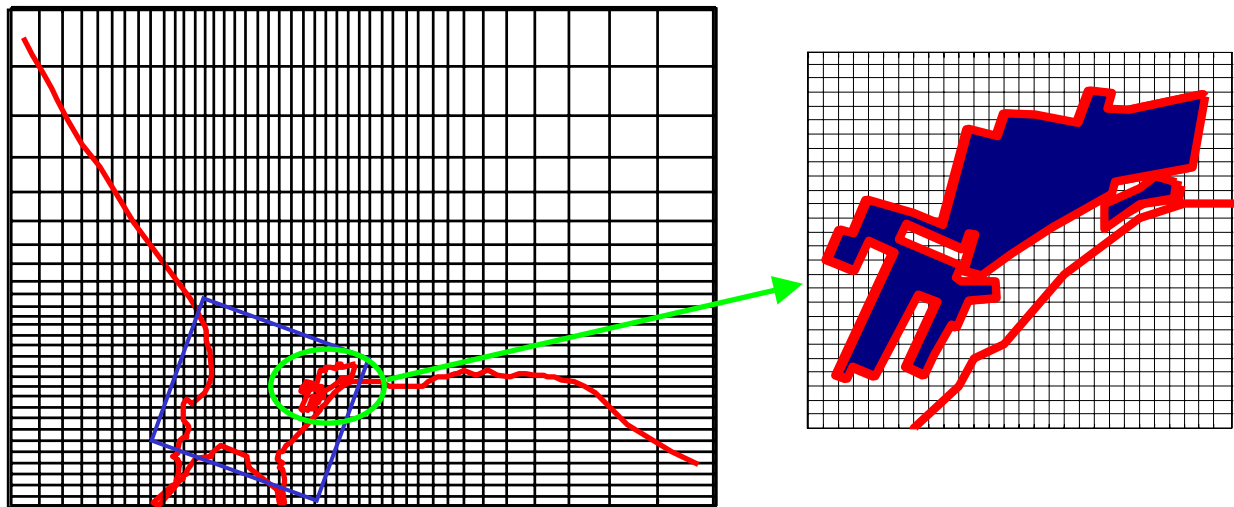


Figure 7-24 : Localisation géographique de la zone considérée pour l'estimation du temps de résidence de la zone des parcs.

À la différence des résultats présentés dans le chapitre 6 où l'échelle spatiale étudiée était la baie dans son ensemble, le temps de résidence des masses d'eau a ici été ré-estimé en considérant une nouvelle échelle de résolution spatiale : la zone des parcs à huîtres (Fig. 7-24). De la même manière, l'impact des filtreurs a été évalué en calculant le temps de filtration à cette même échelle. Pour cela, dans chaque maille des parcs à huîtres une densité de 125 individus par mètre carré a été introduite. Cette densité a été estimée de manière à ce que le stock total d'huîtres introduit corresponde à celui évalué lors de la dernière campagne d'estimation des stocks réalisée par le Laboratoire Ifremer de Port-en-Bessin (en 2000), soit environ 10 000 T d'huîtres. Cette biomasse a été répartie de manière homogène sur l'ensemble de la zone des parcs en considérant un poids moyen par individu de 1,5 g de poids sec. Un taux de filtration moyen a été utilisé soit $3 \text{ l h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ (Roper, 1999). De la même manière que pour l'estimation du temps de résidence de

l'ensemble de la baie, trois scénarios de débits ont été testés (Tableau 7-7). Pour chaque scénario, deux simulations ont été effectuées, la première sans effet des huîtres et la seconde avec effet des huîtres.

Le calcul du temps de filtration des huîtres dénoté « I » a été réalisée de la manière suivante :

Si on considère un système avec un volume donné traversé par un flux de traceur, la différence entre le flux entrant et le flux sortant permet d'estimer la masse restée dans le système et dans ce cas, la masse filtrée par les huîtres.

$$\frac{dC}{dt} = -\frac{F}{V} \cdot C - \frac{Q}{V} \cdot C \quad \text{soit} \quad C = C_0 \exp\left(-\frac{F+Q}{V}t\right)$$

Si on pose : $\left. \begin{array}{l} \frac{F+Q}{V} = \frac{1}{T_2} \\ \text{et : } \frac{Q}{V} = \frac{1}{T_1} \end{array} \right\} \frac{F}{V} = \frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1} = \frac{T_1 - T_2}{T_1 \cdot T_2} \quad \text{soit : } I = \frac{V}{F} = \frac{T_1 T_2}{T_1 - T_2}$

Avec : C : Concentration en traceur

F : Filtration

Q : Débit

V : Volume

T₁ : Temps de résidence sans huîtres

T₂ : Temps de résidence avec huîtres

Cet indicateur traduit l'effet seul de la filtration des huîtres, en d'autres termes le temps que mettraient les huîtres à filtrer le traceur en absence d'hydrodynamisme. Enfin, le temps de renouvellement du phytoplancton a été estimé à partir des mesures de production primaire réalisées dans la baie (Jouenne et al., 2007). Ainsi, la comparaison de ces trois indicateurs permet d'étudier l'influence des huîtres sur le système.

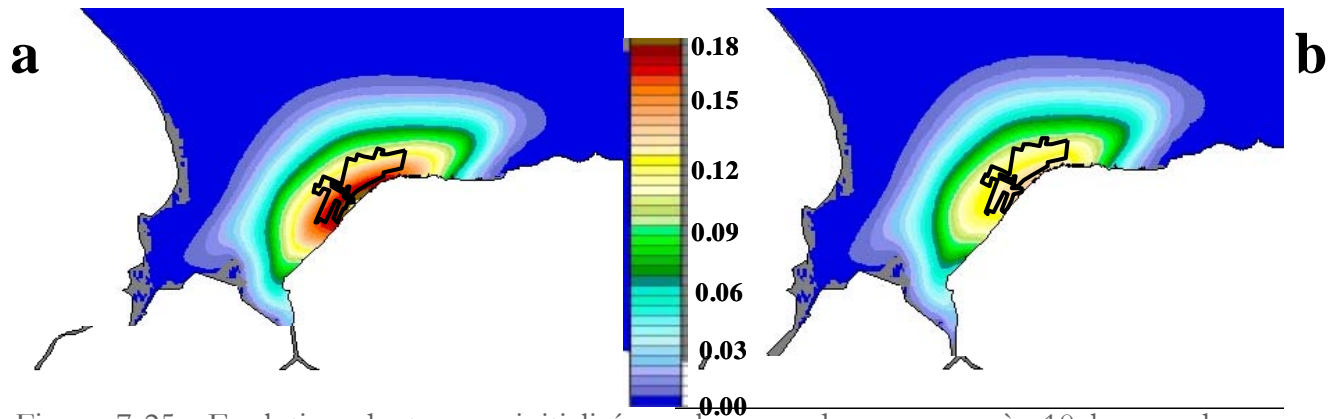


Figure 7-25 : Evolution du traceur initialisé sur la zone des parcs après 10 heures de simulations pour le scénario sans débit. La carte de gauche représente la simulation sans huîtres et celle de droite la simulation avec huîtres.

La comparaison des cartes présentées sur la Fig. 7-25 met en évidence l'existence d'un effet de la filtration des huîtres sur le traceur. En effet, après 10 heures de simulation, les résultats montrent qu'en absence d'huîtres la concentration maximale de traceur est d'environ 0,18 unité m^{-3} alors qu'en présence d'huîtres celle-ci est d'environ 0,10 unité m^{-3} .

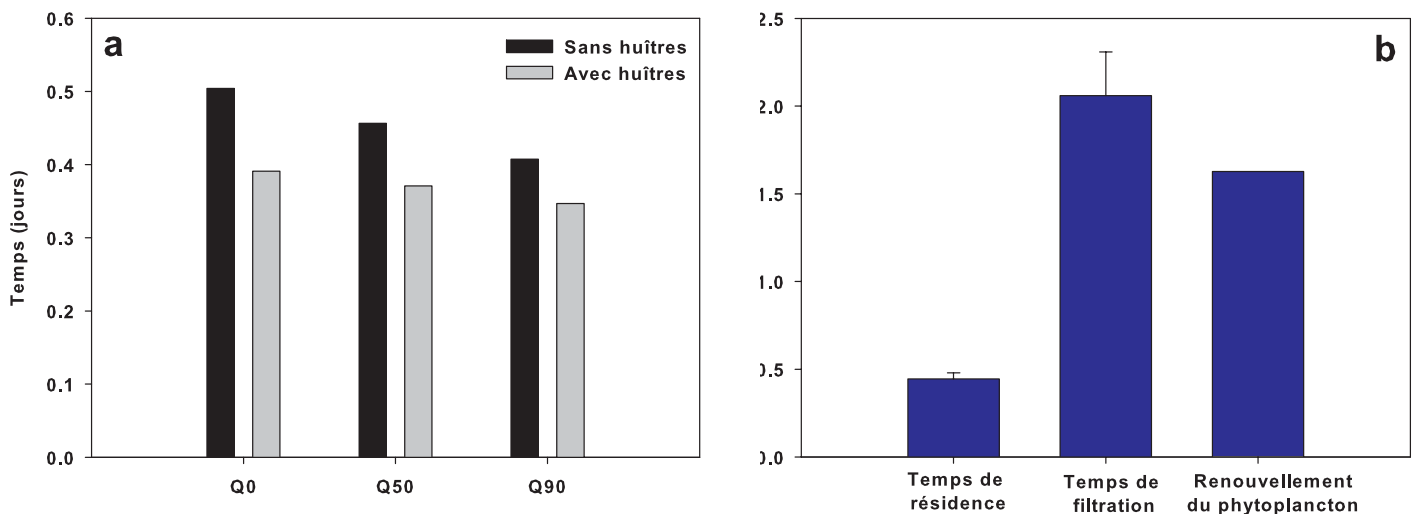


Figure 7-26 : Estimation du temps de résidence pour les trois scénarios de débits, pour les simulations avec et sans huîtres (a). Comparaison du temps de résidence moyen et du temps de filtration moyen des huîtres (b) estimés à partir des scénarios présentés sur la figure (a).

Quel que soit le scénario étudié, les résultats indiquent que le temps de résidence en absence d'huîtres (*ca.* 0,46 j \pm 0,04) est toujours supérieur à celui calculé en présence d'huîtres (*ca.* 0,36 j \pm 0,02) (Fig. 7-26a). Le temps de filtration moyen est de 2,06 j \pm 0,24, et le temps de renouvellement du phytoplancton est de 1,62 j (Fig. 7-26b).

Les résultats indiquent que le temps de renouvellement du phytoplancton est un peu plus faible que le temps de filtration des huîtres ($I > 1,3 P$). Cependant, la comparaison entre T et I (Fig. 7-26b) montre que le temps de résidence estimé en absence d’huîtres est quatre fois inférieur au temps de filtration des huîtres ($I > 4 T$) indiquant ainsi une prédominance de l’influence des facteurs physiques à l’échelle des parcs à huîtres.

Tableau 7-3 : Comparaison du rapport entre le temps de filtration (I) et le temps de résidence (T) calculé pour la Baie des Veys (BDV) et à Richibucto (R). Pour Richibucto différents scénarios ont été testés, biomasse en élevage (N), biomasse multipliée par (N*30) et biomasse multipliée par (N*100) (cf. Guyondet et al., 2005, pour plus de détails).

	BDV	R (N)	R (N*30)	R (N*100)
$\frac{I}{T}$	4	50	4	1,25

Guyondet et al. (2005) ont calculé les mêmes indicateurs pour un site ostréicole situé dans l’estuaire Richibucto (New Brunswick, Canada). La comparaison du temps de filtration et du temps de résidence dans ce système ($I > 50 T$) montre que l’influence des huîtres sur la dynamique du phytoplancton est faible en comparaison de l’influence des facteurs physiques (Tableau 7-3). En d’autres termes, le renouvellement des masses d’eau constitue la principale source de nourriture pour les huîtres à Richibucto. La forte valeur du rapport de I sur T obtenue, amène les auteurs à la conclusion que la biomasse actuelle de filtreurs en élevage ne doit pas induire d’effet de déplétion sur le phytoplancton. Afin d’étudier la réponse du système à une variation de la densité en élevage, ces auteurs ont ré-estimé les indicateurs I et T pour des densités 30 et 100 fois supérieures au niveau de base (Tableau 7-3). Les résultats montrent que dans le cas d’une multiplication de la densité en élevage par 30, le volume d’eau advectée devrait suffire pour assurer un apport de phytoplancton aux huîtres ($I > 4 T$). A l’inverse, une multiplication par 100 du stock induit une pression telle des bivalves sur le phytoplancton que le renouvellement des masses d’eau est tout juste suffisant pour contrebalancer cette demande ($I > 1,25 T$). Selon Guyondet et al. (2005), en présence d’une telle densité en élevage, une déplétion du phytoplancton devrait être observée.

En considérant les stocks actuellement en élevage, la comparaison de ces résultats avec ceux obtenus en Baie des Veys (Tableau 7-3) montre l'existence d'un contrôle beaucoup plus fort des huîtres en Baie des Veys ($I > 4 T$) qu'à Richibucto ($I > 50 T$). La multiplication de la densité en élevage par 30 à Richibucto conduit à un rapport I sur T identique à la Baie des Veys ($I > 4 T$). Selon Guyondet et al. (2005), dans ce scénario les apports extérieurs de phytoplancton sur la zone cultivée constitueraient une source de nourriture suffisante pour les huîtres, mais ils ne concluent pas sur l'existence d'une éventuelle déplétion du phytoplancton.

Cette comparaison nous amène à la conclusion que le renouvellement des masses d'eau à l'échelle des parcs à huîtres de la Baie des Veys semble suffisant pour apporter suffisamment de phytoplancton pour soutenir la croissance des huîtres. Cependant, ces résultats ne permettent pas de conclure sur l'existence d'un effet éventuel des huîtres sur le phytoplancton (i.e. déplétion). Le couplage du modèle hydrodynamique avec le modèle d'écosystème permettra de préciser les interactions huîtres/environnement et d'interpréter plus finement les structures mises en évidence par l'étude de ces indicateurs. Par exemple, l'utilisation du modèle couplé permettra de préciser l'influence des filtreurs en regardant s'il existe une déplétion du phytoplancton au niveau de la zone des parcs ostréicoles. De même, l'intégration du modèle écophysio-logique permettra d'analyser la disponibilité en nourriture au niveau de la zone des parcs ostréicoles en étudiant les conséquences en termes de croissance et d'état physiologique des huîtres.

Les différentes simulations réalisées dans ce chapitre ont mis en évidence la nécessité de considérer les dimensions spatiales et temporelles afin d'appréhender dans son ensemble la variabilité du système. De même, il est important de prendre en considération différentes échelles temporelles et notamment celle du cycle de marée. Les résultats montrent bien l'existence d'un signal non négligeable tant pour les MES que la salinité à cette échelle. Ainsi, le développement d'un modèle spatialisé fin semble être un outil tout à fait pertinent permettant d'étudier de manière précise ces différentes échelles de variabilité, ce qui ne s'avèrerait pas réalisable en ne se basant que sur des mesures. De plus, la définition d'indicateurs simples a permis de réaliser une première estimation des interactions existant entre l'huître et son environnement. L'étape suivante consiste à coupler ce modèle hydrodynamique au modèle d'écosystème (i.e. modèle couplé biogéochimie – écophysio-logie) présenté dans la partie 2, afin d'analyser plus finement les variations spatiales des variables biologiques ainsi que les interactions huîtres/environnement.

Chapitre 8

Ecophysiological response of oysters to spatial
variability in environmental factors :
a modelling study

Article en préparation

Abstract

Spatial patterns of available food for filter-feeders results of a combination between physical and biological factors. In the Baie des Veys ecosystem (France), some spatial differences in the structure of phytoplanktonic communities and in the biological performances of cultivated oysters were highlighted. It is assumed that a trophic heterogeneity may exist, however the mechanisms controlling it remain unclear. In order to assess whether spatial interactions between oysters and the ecosystem may significantly affect phytoplankton availability and oyster growth, a bi-dimensional (2D) hydrodynamic model was coupled to an ecosystem model. In order to optimise computation times, an horizontal rectangular grid was developed with irregular meshes allowing a more detailed approach for the studied area. This refinement enabled to study spatial patterns of oyster growth at the cultivation scale. The ecosystem model simulates the Baie des Veys nutrient-phytoplankton-oyster food web. The method consists of coupling a primary production model that simulates trophic resources and an oyster ecophysiological model (i.e. Dynamic Energy Budget model). Once validated, this model allowed to elucidate the influence of physical and biological factors on spatial patterns of phytoplankton at the bay scale, and spatial patterns of oyster growth at the cultivation scale. At the bay scale, the presence of oysters is the main factor influencing spatial variability of phytoplankton. Oyster density, immersion time and current velocity are the main factors influencing the availability of food for cultivated filter-feeders. Finally, the estimation of an indicator of energy needs which is the ratio between energy demands and energy inputs showed that in late summer energy needs are the highest in the south part of the cultivation scale. This pattern is discussed in relation with observed spatial variations in oyster summer mortalities.

Keywords : Hydrodynamical model, biogeochemical model, Dynamic Energy Budget model, *Crassostrea gigas*, physiological status, spatial variability, France, Normandy, Baie des Veys.

Résumé

La structuration spatiale de la nourriture disponible pour les filtreurs suspensivores résulte d'une combinaison entre facteurs physiques et biologiques. Dans l'écosystème de la Baie des Veys (France), des différences spatiales dans la structure des communautés phytoplanctoniques et dans les performances biologiques des huîtres cultivées ont été mises en évidence. Ces observations semblent traduire l'existence d'une hétérogénéité trophique à l'échelle de la baie, cependant, les mécanismes à son origine ne sont pas identifiés. Afin d'évaluer si les interactions spatiales entre les huîtres et l'écosystème peuvent affecter de manière significative la disponibilité du phytoplancton et la croissance des huîtres, un modèle hydrodynamique bi-dimensionnel (2D) a été couplé à un modèle d'écosystème. Afin d'optimiser le temps de calcul, une grille rectangulaire horizontale avec des mailles irrégulières a été mise en place. Ce maillage présentant un raffinement dans les zones d'intérêt a permis d'étudier les schémas spatiaux de la croissance des huîtres à l'échelle de la zone ostréicole. Le modèle d'écosystème simule le réseau trophique de la Baie des Veys ; nutriments-phytoplancton-huîtres. La méthode consiste à réaliser un couplage entre un modèle de production primaire qui simule les ressources trophiques des huîtres et un modèle écophysologique de l'huître (Budget d'Énergie Dynamique). Après avoir été validé, ce modèle a permis d'élucider l'influence des facteurs physiques et biologiques sur la répartition spatiale du phytoplancton à l'échelle de la baie, et la structuration spatiale de la croissance des huîtres à l'échelle de la zone ostréicole. À l'échelle de la baie, le stock d'huître en élevage est le principal facteur influençant la structuration spatiale du phytoplancton. La densité des huîtres, le temps d'immersion et la vitesse du courant sont les principaux facteurs contrôlant la disponibilité en nourriture pour les filtreurs. Enfin, l'estimation d'un indicateur des besoins énergétiques qui est le rapport entre la demande énergétique et l'apport, a mis en évidence qu'à la fin de l'été, les besoins énergétiques sont les plus forts pour les huîtres situées dans la partie sud de la zone ostréicole. Ce résultat est discuté en relation avec les variations spatiales des mortalités estivales d'huîtres enregistrées dans cette zone.

Mots-clés : Modèle hydrodynamique, modèle biogéochimique, modèle de budget d'énergie dynamique, *Crassostrea gigas*, état physiologique, variabilité spatiale, France, Normandie, Baie des Veys.

1. Introduction

Interactions between macrobenthic animals and their physical and biogeochemical environment were well studied in order to understand spatial distribution of natural macrobenthic assemblages. Some of the main physical factors influencing the distribution of macrobenthos are salinity, tidal depth (Fujii, 2007), sediment features for deposit feeders or tidal current velocity for suspension feeders (Herman et al., 1999). In addition to physical factors, food availability is one of the main factors influencing spatial pattern of benthic biomass (Fujii, 2007) and it is well known that physical processes (i.e. hydrodynamics) play a key role in controlling the food supply to benthic filter-feeders (Simpson et al., 2007). Several studies showed that benthic biomass is strongly linked to pelagic primary productivity (Herman et al., 1999). Conversely, other studies emphasized the control of phytoplankton biomass by the benthos (Cloern, 1982, Officer et al., 1982, Alpine and Cloern, 1992). In areas with high benthic biomass, phytoplankton dynamics is strongly coupled to benthic processes (Officer et al., 1982). The presence of wild or cultivated suspension feeders in an ecosystem was often linked to depletion of phytoplankton biomass in the water column (Prins et al., 1998), which can lead to the creation of important horizontal and vertical gradients (Simpson et al., 2007). Even though the influence of physical processes on the spatial repartition of wild benthic filter-feeders was well described in the literature (e.g. Millet and Guelorget, 1994, Sousa et al., 2006), relatively few studies explored the influence of physical processes on the biological performances of cultivated filter-feeders. In contrast with wild populations for which geographical distribution can change in function of physical conditions or food availability, cultivated species are not spatially structured in order to optimise their physical environment and they undergo local physical conditions occurring within the cultivated areas. The knowledge of the influence of physical processes on the availability of food for cultivated filter-feeders is thus essential.

In the literature several studies described the influence of filter-feeders on available food. Some are experimental (Lassen et al., 2006) or field studies (Roegner, 1998, Tweddle et al., 2005, Simpson et al., 2007), whereas others are modelling studies (Bacher et al., 1997, 2003, Chapelle et al., 2000, Grant et al., 2008, Duarte et al., 2008). The later are mainly seston depletion models in which growth is generally computed using a scope

for growth approach (Duarte et al., 2008). Bacher et al. (2003) used a coupling between a depletion model, a scope for growth model for *Chlamys farreri* and a one-dimensional horizontal transport equation. This model enabled to assess the influence of spatial variation of some environmental variables (e.g. food availability, temperature and hydrodynamics) on scallop growth. More complex coupled physical-biogeochemical-growth models were developed in order to estimate carrying capacity (Duarte et al., 2003) or to improve the management of bivalve farming (Pastres et al., 2001, Marinov et al., 2007, Spillman et al., 2008). These models aimed to simulate bivalve growth and not focus on energy allocation. The physiological response of cultivated species to space and time variations in biotic and abiotic conditions was seldom studied.

In the Baie des Veys ecosystem (eastern English Channel, France), some spatial differences in the biological performances of cultivated oysters were previously highlighted. Costil et al. (2005) showed a spatial variability in oyster growth at the cultivation scale (1.6 km²). Moreover, recurrent abnormal events of oyster summer mortalities were recorded in this ecosystem. The monitoring of mortality events showed the existence of spatial patterns in the oyster farming (Samain and McCombie, 2008). In a previous work, Grangeré et al. (in press) studied the influence of the inter-annual variability of the environmental conditions (i.e. river inputs, meteorology) on the growth and reproduction of the Baie des Veys Pacific oyster, using a box model (i.e. without spatial dimension). Results showed that inter-annual variability in food supply and water temperature led to variations in the temporal patterns of oyster growth and reproduction (i.e. variations in growth period and spawning...); but, the difference in terms of final dry weight was low (ca. 0.5 g). The influence of spatial variability of environmental factors on oyster physiology remains to be studied.

The aim of this work was to emphasize the ecophysiological response of oysters to spatial heterogeneity of environmental factors, and to identify the main physical factors (i.e. immersion time, hydrodynamics...) and biological factors (i.e. food availability) influencing growth patterns and physiological status of cultivated oysters. These questions were approached using two different spatial scales, the whole bay for spatial pattern of food availability and the oyster farming area scale for spatial pattern of oyster growth. To this end, a coupling between a hydrodynamical sub-model and an ecosystem sub-model was performed. The hydrodynamical model was developed with a refinement on the

oyster farms area in order to fully reproduce spatial pattern at the cultivation scale. The ecosystem model was a coupling between a biogeochemical sub-model which simulates trophic resources of oysters (i.e. phytoplankton), and an oyster ecophysiological sub-model which simulates energy allocation between growth and reproduction using mechanistic bases. Results obtained enabled to study the importance of oyster growth spatial variability compared to the inter-annual one, extensively discussed in Grangeré et al. (in press). Finally, the definition of an indicator of energy needs allowed to compare spatial pattern of oyster physiological status with those of recorded oyster mortalities (Samain and McCombie, 2008).

2. Methods

2.1. Study area

The Baie des Veys is located on the French coast of the English Channel, in the western part of the Baie de Seine (Fig. 8-1). It is an estuarine bay under a macrotidal regime (the maximum tidal range reaches 8 m) with an intertidal zone of ca 37 km² (Desprez et al., 1986). The mean depth is around 4 m and increases gradually outside of the bay until 25 m at the sea boundary (Fig. 8-1).

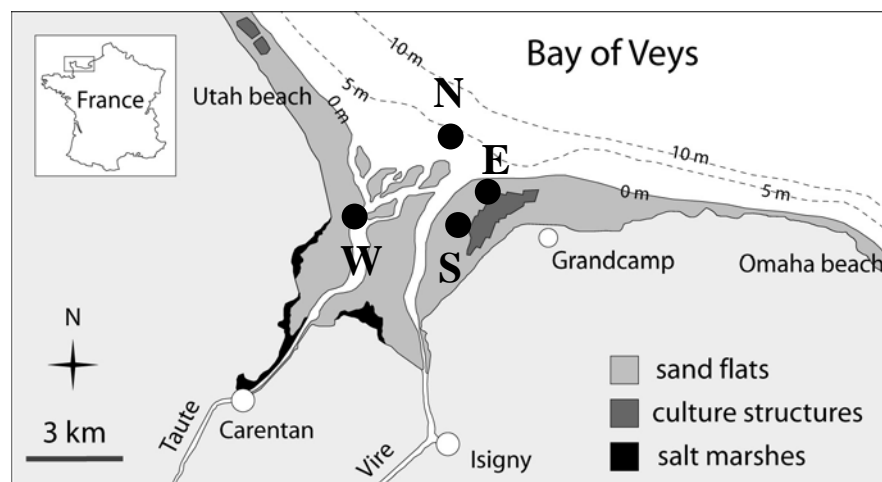


Fig. 8-1 : Map of the study area, the Baie des Veys estuary (modified after Dubois et al., 2007). The four points represent the sampling stations at which biogeochemical measurements were available (Chlorophyll *a*, nutrients, salinity and temperature). Two were located in the east part of the bay (E and S) on the oyster farming. The third was located in the north part (N) and the later in the west part (W).

The intertidal area supports considerable oyster farming activity (10 500 tons of biomass) in an area of approximately 160 ha located in the north-east part of the bay. The cultivated species is the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Freshwater enters the southern part of the bay from four rivers that drain a catchment basin of ca. 3500 km². The total mean discharge is around 53 m³ s⁻¹ (ranging from 2.2 m³ s⁻¹ at lowest water level to 400 m³ s⁻¹ during floods). The Vire is the main river and supplies 40% of total inputs. The primary production dynamics of the Baie des Veys ecosystem was described in Jouenne et al. (2007). These results indicate that river nutrient inputs lead to a phytoplanktonic bloom during spring, with diatoms predominating. This bloom is initially limited by a decrease in silicon availability in late spring, followed by a decrease in nitrogen concentration approximately two weeks later. Generally, *Phaeocystis* cells were seen to develop between the periods of silicon and nitrogen limitation in spring.

2.2. Model characteristics and implementation in the Baie des Veys

The SiAM 3D model was developed by Cugier and Le Hir (2002). It is a three-dimensional hydrodynamic model which solves the Navier-Stokes equations by applying the Boussinesq approximation, hydrostatic equilibrium and incompressibility. It is based on a finite difference “C” grid as defined by Arakawa and Lamb (1977). Since no thermal stratification was highlighted in this ecosystem (Le Goff et al., 2005, Jouenne et al., 2007), the model developed for the Baie des Veys is a 2D, vertically integrated, model. Haline stratification occurs in some occasions during winter due to high river discharges. However, it did not seem essential to simulate explicitly winter haline stratification considering the aim of this work. The bottom topography is based on data acquired by the SHOM (“Service Hydrographique et Océanographique de la Marine”) for the area located outside of the bay, and data coming from the “Parc Régional des Marais du Cotentin et du Bessin” for inside the bay. The model covers the area included between 49° 20' N and 49° 32' N and between 0° 5' W and 1° 16' W. The model grid is an irregular rectangular horizontal grid with 11310 meshes (130 columns x 87 lines). The spatial resolution is 100 m for the most southern meshes, allowing a local refinement in the bay and more precisely on the oyster farming (i.e. 207 meshes on the oyster farmed area) (Fig. 8-2), then, the mesh size increases regularly towards the northern sea boundaries.

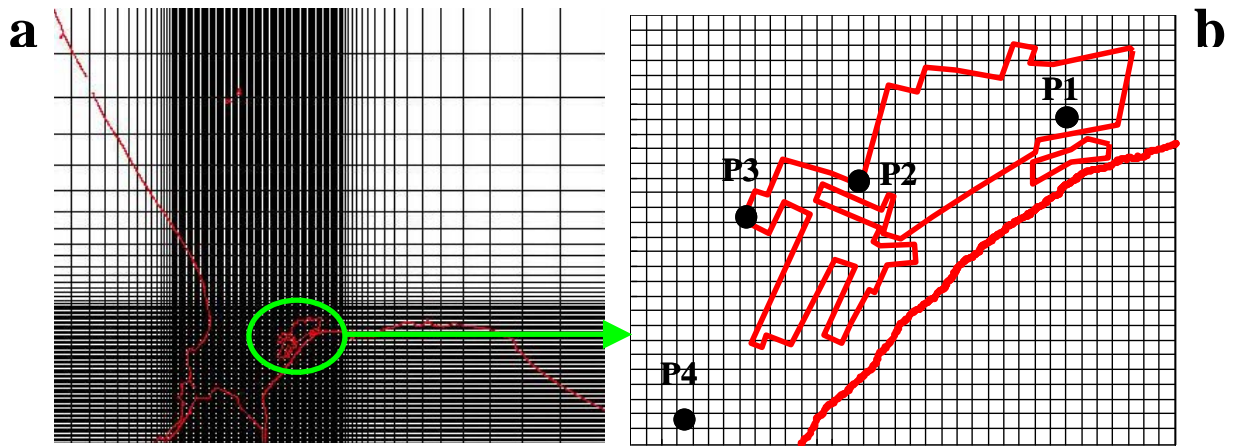


Fig. 8-2 : Grid of the hydrodynamical model. The model has irregular meshes allowing a local refinement in the bay, and more precisely on the oyster parks (i.e. grid = 100 m) (a). Model grid at the oyster park scale (b), the four points corresponds to stations where oyster growth was measured.

The evolution of both conservative and non-conservative variables is described using an advective-diffusive equation (Eq. 1), where biogeochemical processes provide the *Sources* and *Sinks* terms.

$$\frac{\partial(C)}{\partial t} + \frac{\partial(uC)}{\partial x} + \frac{\partial(vC)}{\partial y} = \frac{\partial}{\partial x} \left(k_x \frac{\partial C}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(k_y \frac{\partial C}{\partial y} \right) + Sources - Sinks \quad (1)$$

Where C corresponds to any dissolved or particulate variables, u and v represent current velocities in x and y directions ($m s^{-1}$), k_x and k_y correspond to the horizontal diffusion in the directions x and y respectively ($m^2 s^{-1}$).

One sediment layer was taken into account. Bottom exchanges were introduced using Partheniades formulation for erosion and Krone formulation for deposition (Cugier and Le Hir, 2000). Consequently, the level of Suspended Particulate Matter (SPM) in the water column is the result of river inputs as well as erosion-deposition processes (Cugier et al., 2005). An adequate simulation of SPM is essential to accurately estimate the light extinction coefficient in these turbid coastal waters. When a mesh is emerged, calculation of every state variable is stopped until the next immersion.

The model has a land boundary and an ocean one. It is forced by tidal harmonic components and concentrations for the simulated state variables at the sea boundary and

light intensity, air temperature, wind speed and cloud cover at the sea surface. Because of the limited available data close to the marine model boundary, state variable values come from outputs of the three-dimensional model of the Baie de Seine developed by Cugier et al. (2005). Tidal harmonic components are provided by the SHOM. Meteorological forcing is provided by Météo-France at the Englesqueville-la-Percée station (north-east of the bay). Daily average measurements (sunshine duration, air temperature, air moisture, atmospheric pressure and cloud cover) or three-hourly data (wind speed and direction) have been used for the calculation of sea temperature and surface wind-induced stress. Instantaneous solar irradiance is calculated from astronomic calculations corrected for cloudiness (Ménèsquen and Hoch, 1997). The horizontal grid allows a realistic representation of rivers, respecting channel depths and cross-sections (Cugier and Le Hir, 2002, Cugier et al., 2005). River forcings are derived from measurements carried out in the four tributaries. River discharges are measured every day by the “*Direction Régionale de l’ENvironnement* (DIREN)”. Dissolved nutrients (inorganic nitrogen and silicon), Suspended Particulate Matter (SPM), Kjeldahl nitrogen and temperature are measured monthly by the “*Agence de l’eau Seine-Normandie*”. Detrital organic nitrogen concentrations have been estimated as Kjeldahl nitrogen minus dissolved inorganic nitrogen (Ménèsquen et Hoch, 1997). Initial conditions for pelagic variables were determined using field measurements. Concerning benthic variables, because of the lack of available data, initial conditions for benthic stocks (nutrients and detrital matter) were fixed equal to zero.

2.3. The ecosystem model

The ecosystem model is a coupling between a biogeochemical sub-model which simulates trophic resources of oysters (i.e. primary production) depending on environmental conditions (i.e. river inputs, meteorology) and an ecophysiological sub-model which simulates oyster growth and reproduction as a function of trophic resources. This coupling was previously fully described in Grangeré et al. (in press) and applied into a single box model. Only the main features of both sub-models are developed in the next section.

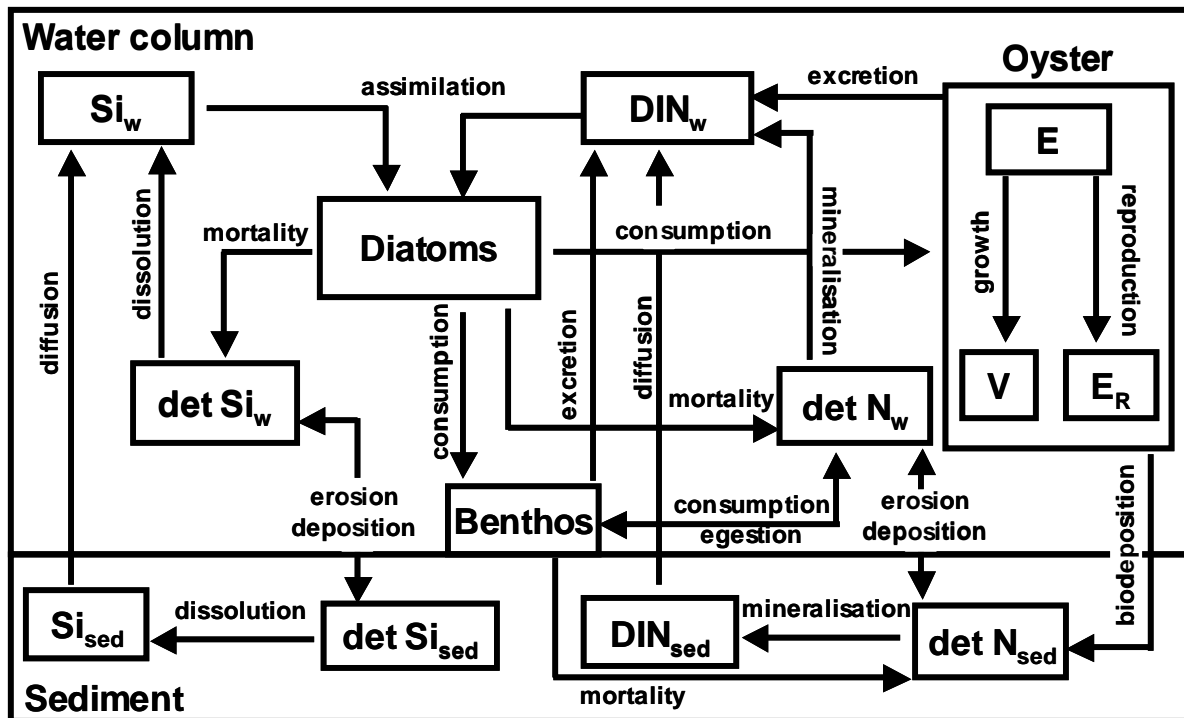


Fig. 8-3: Conceptual diagram of the coupling of the biogeochemical sub-model and the ecophysiological sub-model for the Baie des Veys estuary.

The biogeochemical sub-model is based on a NPZD model (Nutrients, Phytoplankton, Zooplankton and Detritus) developed for the Baie de Seine. The conceptual structure of the ecosystem model is presented on Fig. 8-3, and state variables are indicated in Table 8-1. All differential equations, processes and parameters, on nutrients, phytoplankton and zooplankton are detailed in Guillaud et al. (2000) and in Cugier et al. (2005) with the exception of primary production equation. A specific work on the calibration of photosynthetic processes using field measurements of primary production was performed in another study (Grangeré et al., 2009).

Previous study has revealed no influence of phosphorus on primary production in the Baie des Veys (Jouenne et al., 2007). In this ecosystem, phytoplanktonic growth is only limited by nitrogen and silicon availability. Thus, the model simulates only the nitrogen and silicon biogeochemical cycles in the water column and the sediment (Fig. 8-3). The nitrogen cycle is simulated using three state variables: Dissolved Inorganic Nitrogen (i.e. Ammonia and Nitrate) and particulate organic nitrogen. The silicon cycle requires two state variables: dissolved inorganic silicon and biogenic silicon. The dominance of diatoms in this ecosystem (Jouenne et al., 2007) led us to select only this phytoplanktonic group.

Both grazing of diatoms by zooplankton in the water column and consumption of phytoplankton by cultivated oysters are modelled.

Table 8-1: State variables of the biogeochemical model and the ecophysiological model.

Symbols	State variable	Unit
Biogeochemical model		
DIN _w	Pelagic dissolved inorganic nitrogen	μmol N l ⁻¹
detN _w	Pelagic detrital organic nitrogen	μmol N l ⁻¹
DIN _{sed}	Benthic dissolved inorganic nitrogen	μmol N l ⁻¹
detN _{sed}	Benthic detrital organic nitrogen	μmol N l ⁻¹
Si _w	Pelagic silicate	μmol SI l ⁻¹
Si _{sed}	Pelagic biogenic detrital silicon	μmol SI l ⁻¹
detSi _w	Benthic silicate	μmol SI l ⁻¹
detSi _{sed}	Benthic biogenic detrital silicon	μmol SI l ⁻¹
D	Diatoms	μmol N l ⁻¹
Zoo	Zooplankton	μmol N l ⁻¹
Ecophysiological model		
E	Reserve	J.ind ⁻¹
V	Structural body volume	J.ind ⁻¹
E _R	Reproduction buffer	J.ind ⁻¹

The ecophysiological sub-model used is based on the Dynamic Energy Budget theory (Kooijman, 2000). This theory describes the way in which energy derived from food is used for maintenance, growth, development and reproduction (Kooijman, 2000). Growth and reproduction of the Pacific oyster are modelled using the oyster DEB model developed by Pouvreau et al. (2006) and Bourlès et al. (submitted). Three state variables are simulated: structural body volume (V), reserves (E) and reproduction buffer (E_R) (Fig. 8-3 and Table 8-1). All are expressed in energy units (Joules). From these three state variables, two additional variables are calculated, dry flesh body weight (g) and length (cm).

Energy assimilated from food is initially integrated in a reserve pool. This energy is a function of the assimilation surface area of the organism and external food concentration. A fixed proportion of the reserve energy content is spent on growth and maintenance, considering that maintenance has priority on growth. The remaining energy is spent on development in juveniles and on reproduction in adults. The energy allocated to reproduction is stored in a buffer, converted to eggs at the time of reproduction, and emptied at spawning. Spawning occurs when the gonado-somatic index (i.e. the ratio between energy allocated to the reproduction buffer and total energy in the animal) and

water temperature reached threshold values. These values were determined as a function of the reproductive cycle of the species concerned.

The coupling between both sub-models consists in using outputs of the biogeochemical model (i.e. chlorophyll *a* concentration) as trophic resources for oysters. In parallel, outputs of the ecophysiological model (i.e. excretion and biodeposition) provide feedback on nutrient dynamics (i.e. dissolved inorganic nitrogen and detrital organic nitrogen) simulated by the biogeochemical model. The coupling previously performed in a single box model (Grangeré et al., in press) showed that oyster dry weight was better simulated using phytoplankton carbon concentrations instead of chlorophyll *a* concentrations as quantifier for food. Since no carbon measurements were available, phytoplankton carbon concentrations were estimated from simulated chlorophyll *a* concentrations transformed into carbon concentrations using a variable chlorophyll *a* to carbon ratio (Chl *a*:C). To this end, we used the empirical formulation of the Chl *a*:C ratio given by Cloern (1995). In this study, phytoplankton is the only trophic resource for oysters. Although phytoplankton is the main contributor to oyster diet in the Baie des Veys, other sources like terrestrial and organic matter from the sediment also take part to oyster diet (Marín-Leal et al., 2008). However, Grangeré et al. (in press) showed that the only use of phytoplankton is sufficient to reproduce the main pattern of oyster dry weight, thus, other sources were not taken into account in this study. The formulation of the influence of oysters on the environment (consumption, biodeposition and excretion) is fully detailed in Grangeré et al. (in press).

2.4. Validation data set

Between May 2002 and October 2003, Chlorophyll *a* and physicochemical measurements (i.e. water temperature, Dissolved Inorganic Nitrogen (DIN) and Silicon (Si)) were performed every fortnight at four stations located in the bay (Fig. 8-1). Two stations were located close to the oyster farming area (named E and S stations, see Fig. 8-1), another one in the north part of the bay (N station, Fig. 8-1) and the later in the west part of the bay (W station, Fig. 8-1). Measurements were performed by the University of Caen Basse-Normandie, further details are indicated in Jouenne et al. (2007). Considering

spatial variability of biogeochemical variables at the bay scale, comparison between simulated and measured variables were presented only for the E and W stations. These two stations were chosen because, in this ecosystem, the main spatial variations (biomass and primary production) occur between the east and the west part of the bay (see § 3.3). However, in order to adequately validate the ecosystem model, statistical analyses were performed for all available data at the four stations. Regression analysis was performed between simulated and measured Chlorophyll *a*, Dissolved Inorganic Nitrogen, Ammonia, Silicates, temperature and oyster dry weight. For each variable we tested if the slope and the intercept are significantly different from 1 and 0 respectively.

Oyster data were collected from January 2002 to December 2002 at four stations located in the northern part of the oyster farming area (Fig. 8-2). Sampling was carried out every month, except during the reproductive period (late summer), when it was every fortnight. At each sampling date, 30 individuals were randomly selected. The dry flesh weight was then measured at the laboratory. This is the only available data set allowing to study at the same time spatial variations in biogeochemical variables in the bay and spatial variations in oyster growth within the oyster farms. Thus validation of the biogeochemical model was performed for the years 2002 and 2003 and validation of the ecophysiological model was performed for the year 2002.

2.5. Simulations

All simulated scenarios of spatial variability of phytoplankton and oyster growth were performed for the years 2002 and 2003. However, due to the similarity obtained in phytoplankton and oyster growth spatial patterns between both years, only the results of the year 2002 are presented in this study.

In order to assess if oyster density has an influence on the spatial variability of the main biological variables (i.e. phytoplankton and oyster growth), two scenarios were undertaken. The first one uses the fully coupled model described above, and cultivated oyster stock distributed homogeneously in all meshes located on the oyster farmed area. The second one uses the same model, but without taking into account the influence of oyster stock on the environment (i.e. phytoplankton consumption, excretion and biodeposition processes). In this scenario only one oyster was introduced in all meshes

located on the oyster farms. The comparison between both scenarios enabled us to study the influence of cultivated oyster stock on the spatial variability of oyster growth.

According to previous results obtained with the coupled model (Grangeré et al., in press), in all simulations phytoplankton carbon concentrations were used as quantifier for food. Only the half-saturation constant for food uptake was free calibrated. The same value of was used in all simulations.

Space and time variability of oyster physiological status was studied using an indicator of energy needs corresponding to the ratio between energy demand (i.e. maintenance processes) and energy input (i.e. assimilation):

$$E_n = \frac{\text{energy demand}}{\text{energy input}} = \frac{\text{maintenance}}{\text{assimilation}}$$

We assume that if energy demand is higher than energy input, oysters can be in a physiological distress, because, both the food available and the level of reserves are not sufficient to sustain maintenance needs.

3. Results

3.1. Spatial variability at the bay scale

The model successfully simulated temperature (Fig. 8-4 a and b, Table 8-2). Maxima occurred in summer with ca. 19 °C and ca. 21 °C for 2002 and 2003 respectively, and minima occurred in winter around 5 °C. Overall good agreement occurred between simulated and measured chlorophyll *a* concentrations for both stations and both years (Fig. 8-4 c and d, Table 8-2). The timing of the spring bloom was well reproduced, although in 2002 the model failed to simulate the magnitude of the spring bloom. Higher chlorophyll *a* concentrations were observed in the west part of the bay. This trend was adequately reproduced by the biogeochemical model. For both years simulated chlorophyll *a* concentrations were higher at the west station. Time courses of Dissolved Inorganic Nitrogen concentrations and silicon concentrations were adequately simulated by the biogeochemical model. In particular, the timing of the decrease of DIN and silicon

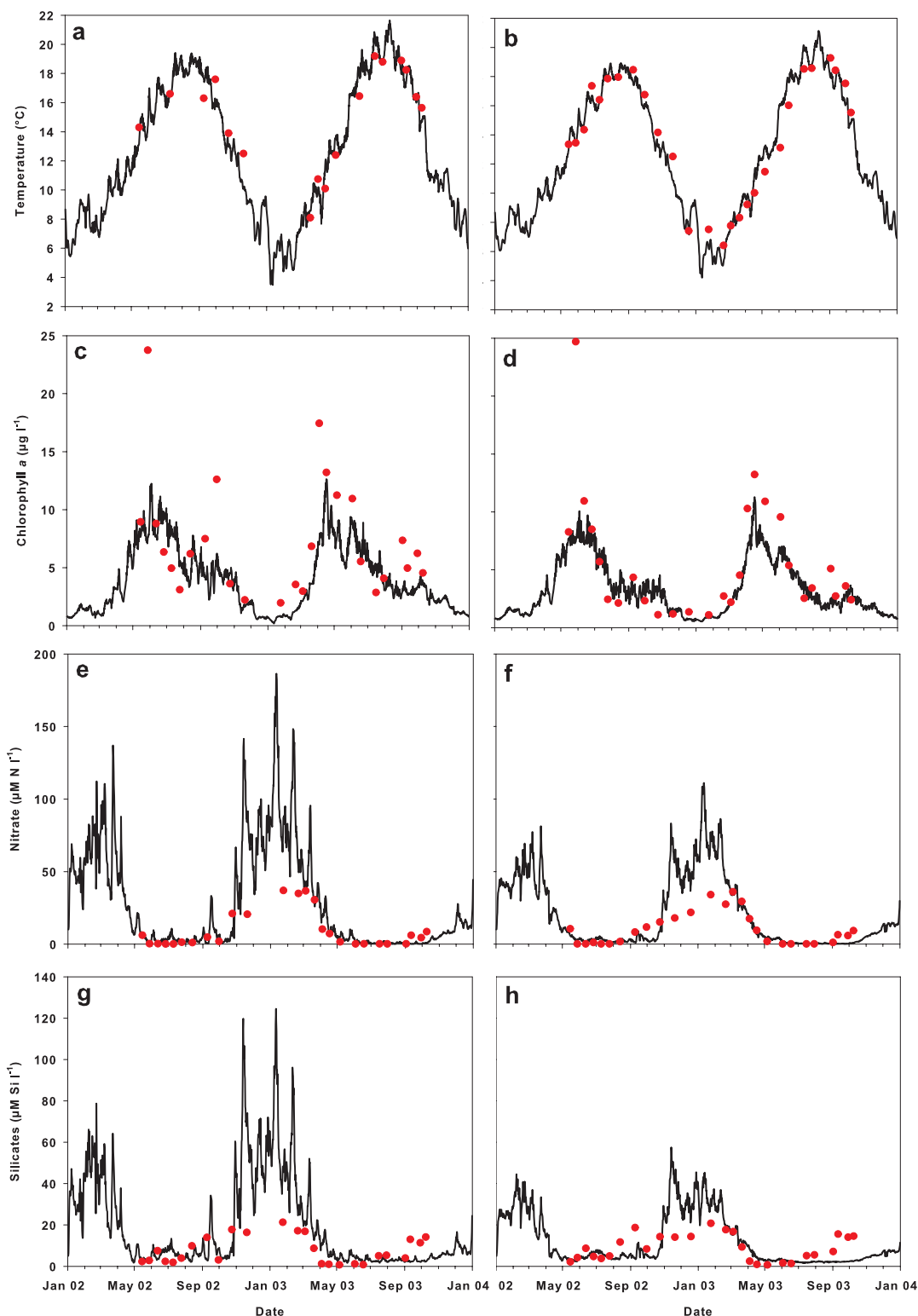


Fig. 8-4: Validation of the biogeochemical model, water temperature (a and b), chlorophyll *a* (c and d), nitrate (e and f), silicate (g and h) and ammonium (i and j). Black lines correspond to model simulations and red dots to field measurements. Validation was performed for two stations, the W station located in the west part of the bay (a, c, e, g, i), and the E station located in the east part of the bay (b, d, f, h, j), (see Fig. 1 for station location).

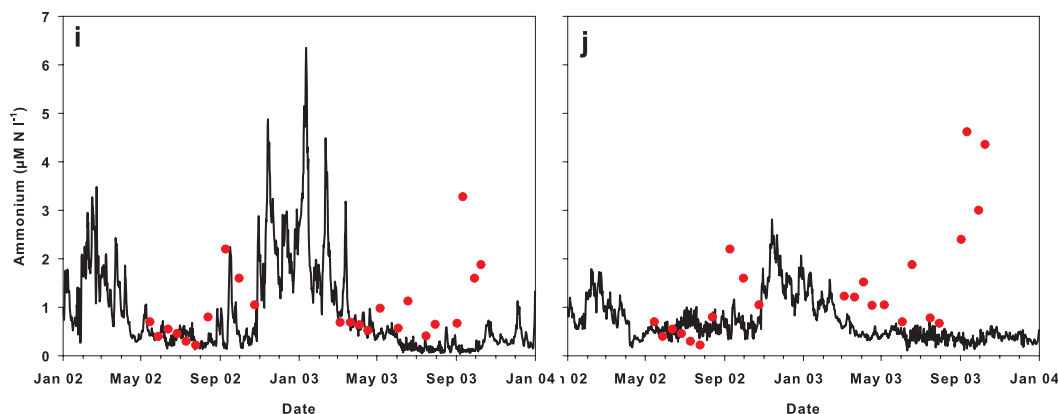


Fig. 8-4 (continue)

concentrations in spring was well reproduced (Fig. 8-4 e, f, g and h, Table 8-2). However, some discrepancies were obtained for both stations, mainly during winter, where the simulation over-estimated measured DIN and silicon concentrations. A satisfactory simulation of ammonium concentrations was obtained, with the exception of late 2003 where the simulation under-estimated ammonium concentrations for both stations (Fig. 8-4 i and j). This later point led to a low value for the determination coefficient (Table 8-2). As a whole, results showed a spatial heterogeneity in simulated variables. All biogeochemical variables displayed higher values in the west part of the bay compared to the east one.

Table 8-2: Regression parameters obtained between measured and simulated state variables of the biogeochemical model (Chlorophyll *a*, Dissolved Inorganic Nitrogen, Ammonia, Silicon and temperature) and the oyster DEB model (dry weight) using a simple linear regression. Slope, intercept and determination coefficients were tested according to the equation $Y=aX+b$.

Regression parameters	Chl <i>a</i>	DIN	NH4	SIOH	Temperature	Dry weight
R ²	0.54	0.64	0.12	0.23	0.92	0.69
p-value	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
slope	0.36	1.3	0.1	0.8	0.97	0.91
p-value	< 0.001	0.002	< 0.001	0.14	0.45	0.34
intercept	2.36	-1.5	0.43	0.58	0.50	0.099
p-value	< 0.005	0.29	< 0.001	0.71	0.44	0.48

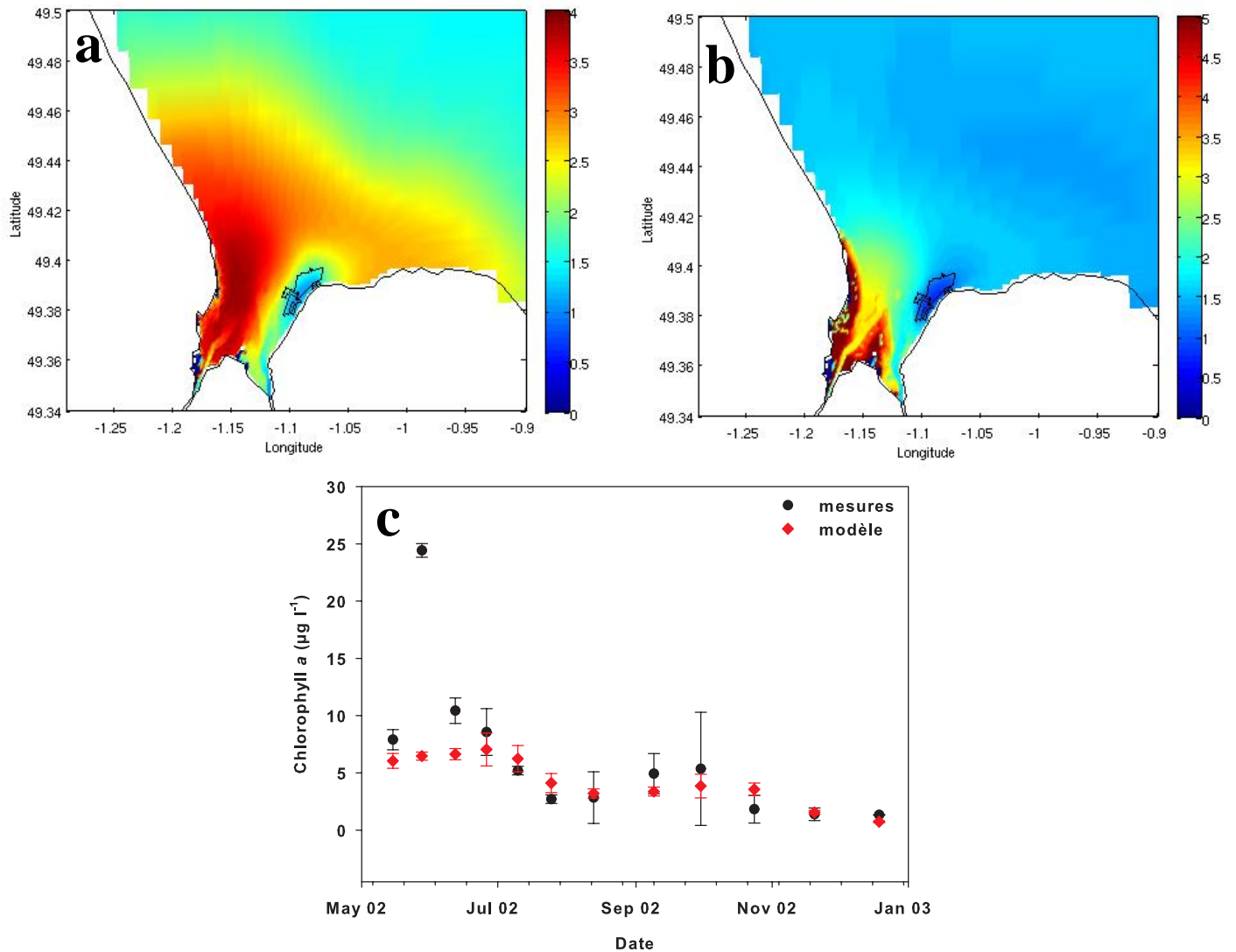


Fig. 8-5 : Space and time variations of chlorophyll *a* concentrations for the year 2002. Map of the annual mean chlorophyll *a* concentration (a) and associated standard deviation (b) for the whole bay. Time course of average measured chlorophyll *a* and corresponding average simulated chlorophyll *a* (c). Average corresponds to the four stations presented in figure 1. Associated standard deviations are indicated.

Spatial variability of phytoplankton at the bay scale was studied by taking into account the oyster stock. Spatial distribution of chlorophyll *a* average over the year 2002 (Fig. 8-5a) showed maximum values inside of the bay, ca. 4 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. Then, concentrations decrease regularly outside of the bay until they reach 1 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ at oceanic boundaries. Inside the bay, a dichotomy between the east part and the west part was highlighted (Fig. 8-5a). Maximum concentrations were found in the west part of the bay ca. 4 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$, whereas a sharp drop of chlorophyll *a* concentrations was obtained in the east part of the bay ca. 1.5 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. Outside the bay, spatial patterns displayed a

more homogeneous structure. Map of standard deviation (Fig. 8-5b) showed a high variability in the west part of the bay, mainly on the intertidal area (ca. 4-5 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$). In the east part, a lower variability was highlighted (ca. 1 – 2 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$). The lowest standard deviation was obtained on the oyster park area (ca. 1 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$). In order to highlight when spatial discrepancies occurred, available data of chlorophyll *a* were spatially averaged. Results were compared with the simulated chlorophyll *a* averaged for the same locations. Time course of average simulated and measured chlorophyll *a* showed a slight variability all along the year 2002, the highest discrepancies were observed during autumn (Fig. 8-5c).

3.2. Spatial variability at the cultivation scale

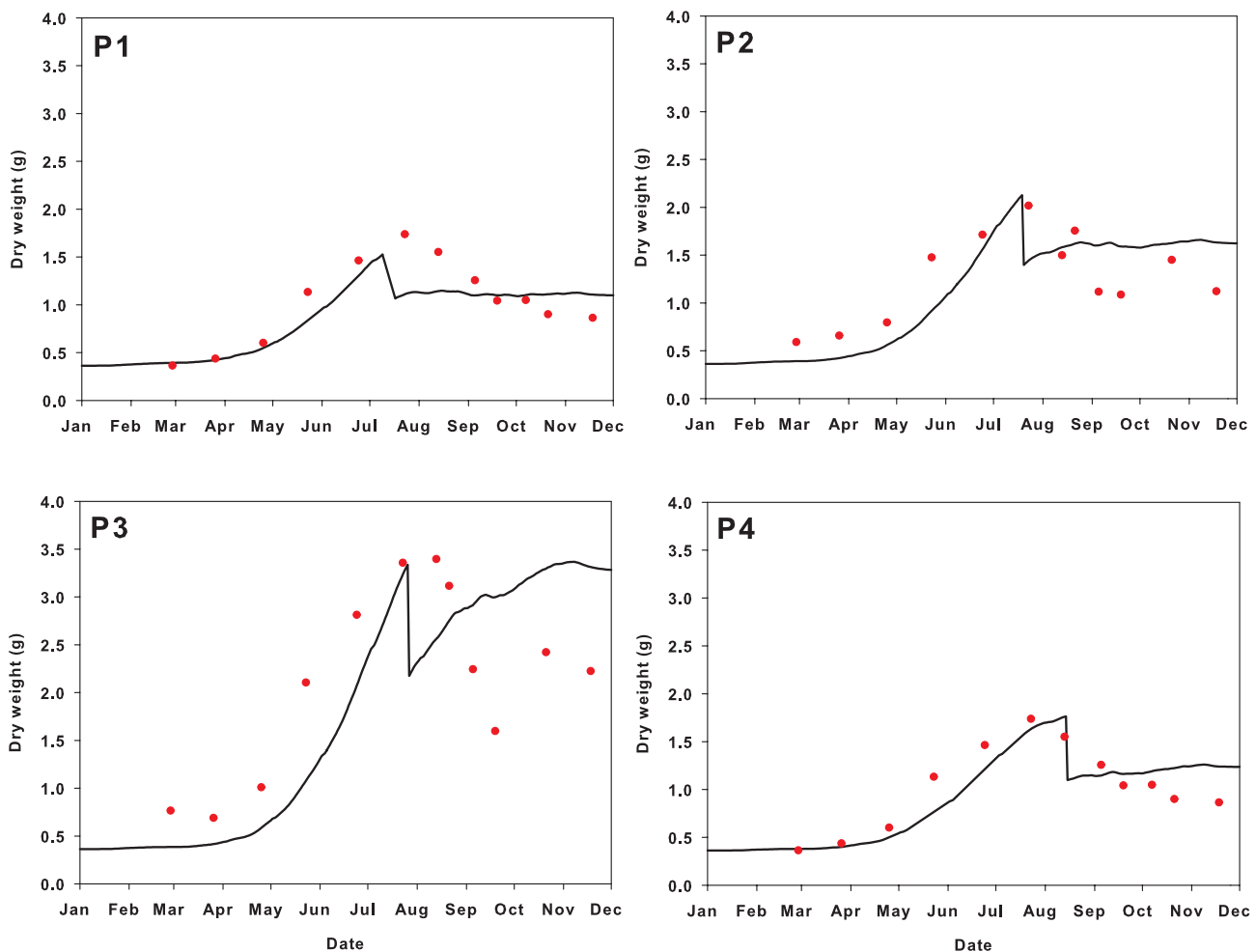


Fig. 8-6 : Validation of oyster dry mass simulated with the coupled model at four stations located on the oyster farming. Black lines correspond to model simulations and red dots to field measurements (see Fig. 3 for station location).

The time course of oyster dry weight was simulated using carbon concentrations as quantifier for food. The half-saturation coefficient for food uptake was adjusted to $150 \mu\text{g C l}^{-1}$. As a whole, oyster dry weight was adequately simulated for the four stations studied (Fig. 8-6 and Table 8-2, see Fig. 8-2 for stations location). However, for each station, simulations showed a slight under-estimation of oyster dry weight before spawning and an over-estimation after spawning. Indeed, during autumn and winter, the decrease of dry weight was not reproduced by the model. The timing of spawning was well simulated for stations P2 and P4 (Fig. 8-6), whereas spawning occurred about one month sooner for stations P1 and P3 (Fig. 8-6). The observed spatial differences in oyster dry weight were adequately reproduced by the model. The highest dry weight was simulated for the P3 station and the lowest for the P1 station.

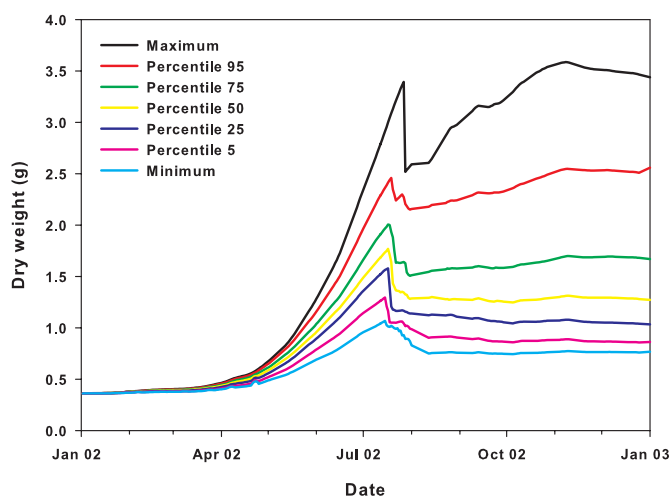


Fig. 8-7 : Variability of the oyster dry weight at the oyster park scale over the year 2002. All descriptive statistics were estimated on the whole oyster park area every day. Corresponding statistics are the minimum, the 5th percentile, the 25th percentile, the median, the 75th percentile, the 95th percentile and the maximum value, from the cyan curve to the black one respectively.

In order to quantify the importance of spatial differences in oyster dry weight over the year, descriptive statistics were estimated for the whole meshes where oysters were present (see Fig. 8-2 for oyster farmed model grid). To this end, every day we extracted the smallest simulated value, the 5th percentile, the 25th percentile, the median, the 75th percentile, the 95th percentile and the highest simulated value among the 207 meshes located on the oyster farms (Fig. 8-7). Results showed a marked difference between the highest and the lowest values. In all meshes initial condition was fixed to 0.4 g.

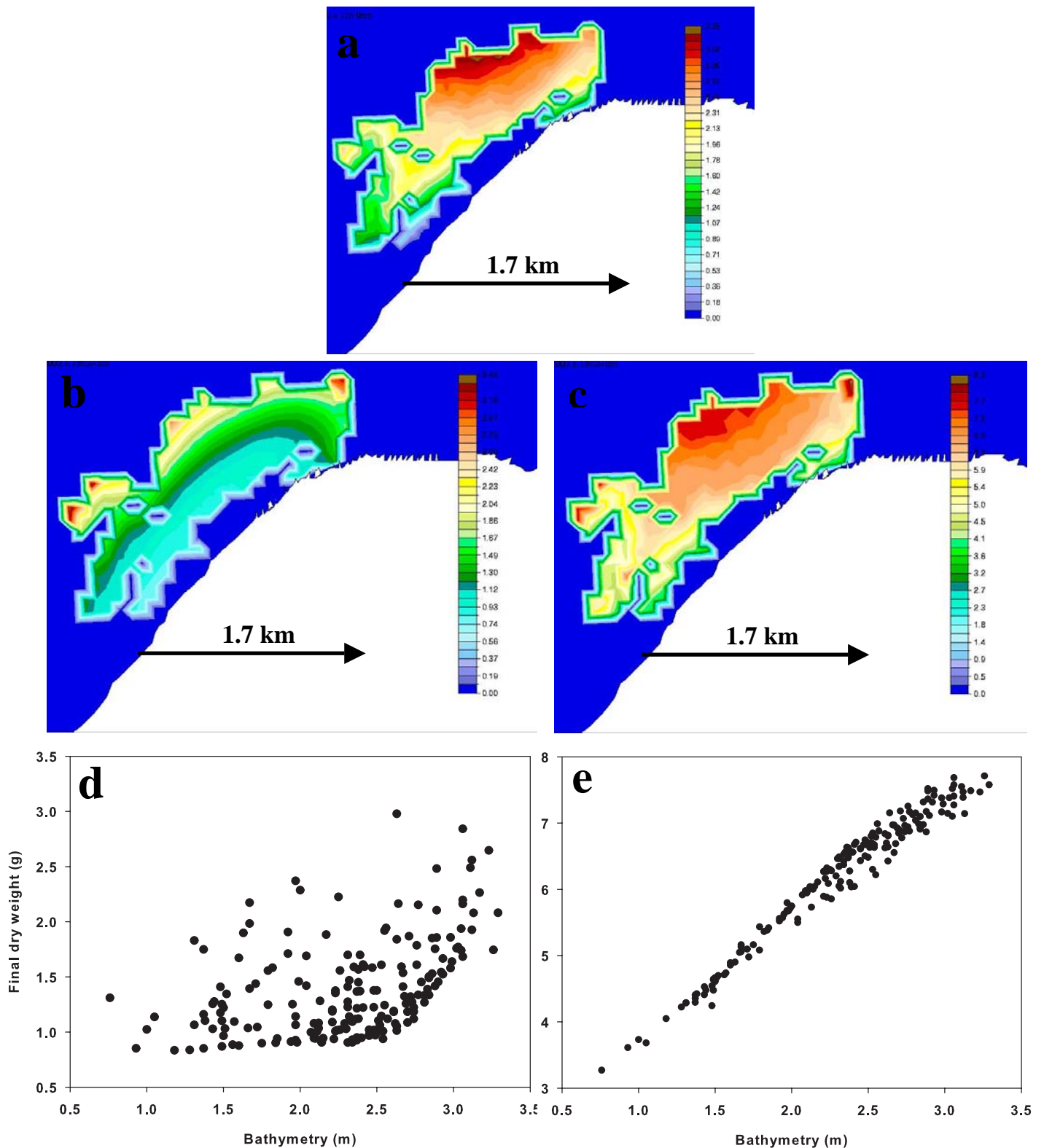


Fig. 8-8 : Spatial pattern of oyster final dry weight at the oyster cultivation scale for the year 2002. Bathymetry of the oyster park (a). Oyster final dry weight in simulations with the oyster stock (b) and without the oyster stock (c). Relation between oyster final dry weight and the bathymetric level for simulations with the oyster stock (d) and without the oyster stock (e).

The lowest final dry weight was ca. 0.76 g, whereas the highest final dry weight was ca. 3.3 g. However, all values were not distributed regularly between both extremities. 75 % of the individual oyster final dry weights were included between 0.76 g and 1.77 g and only 25 % were included between 1.77 g and 3.3 g. In this last range, 20 % were included between 1.77 g and 2.5 g, and only 5 % were higher than 2.5 g.

In the simulation taking into account the oyster stock (i.e. feedback of oyster on phytoplankton biomass through filtration Fig. 8-8b), spatial pattern of oyster final dry weight showed the existence of a gradient between the coast and the open water. The highest dry weights were obtained for oysters located further from the coast in the north and north-west part of the oyster farming (ca. 2.5 g to 3.5 g). Then, the dry mass regularly decreased from the open water towards the coast, where it reached ca. 0.7 g. In contrast, the simulation without oyster stock displayed a very different spatial structure (Fig. 8-8c). A north-south gradient was found with the highest dry mass in the north part (ca. 8 g) and conversely, the lowest dry mass in the south part (ca. 3.2 g). In this scenario, the spatial pattern of oyster dry weight was very close to the bathymetric pattern (Fig. 8-8a). Comparison between final dry mass and bathymetry showed the existence of a linear relationship between both parameters (Fig. 8-8e). This was not the case in the scenario considering the oyster stock (Fig. 8-8d).

In the simulation without oyster stock, at a given bathymetric level, a variability in oyster dry weight was obtained. This can reach ca. 0.7 g for the highest bathymetric level (Fig. 8-8e). In parallel, a heterogeneity in the average eulerian residual currents was simulated at the scale of the oyster farmed area (Fig. 8-9a). The highest current velocities (ca. 0.01 m s⁻¹) were found in the north and the south part of the oyster farms, whereas the lowest current velocities (ca. 0.002 m s⁻¹) were found along the coast and in the middle part of the oyster farms. In this later area, the presence of an eddy with low current velocities was highlighted (Fig. 8-9a). Thus, the variability in oyster dry weight at a given bathymetric level was studied by estimating the relation between final dry mass and residual eulerian current velocity (Fig. 8-9b). Results highlighted the existence of different patterns between simulations with and without oyster stock. When oyster stock was taken into account, a positive relationship was obtained between both parameters (Fig. 8-9c). In contrast, without oyster stock, there was no significant relationship between both parameters (Fig. 8-9b).

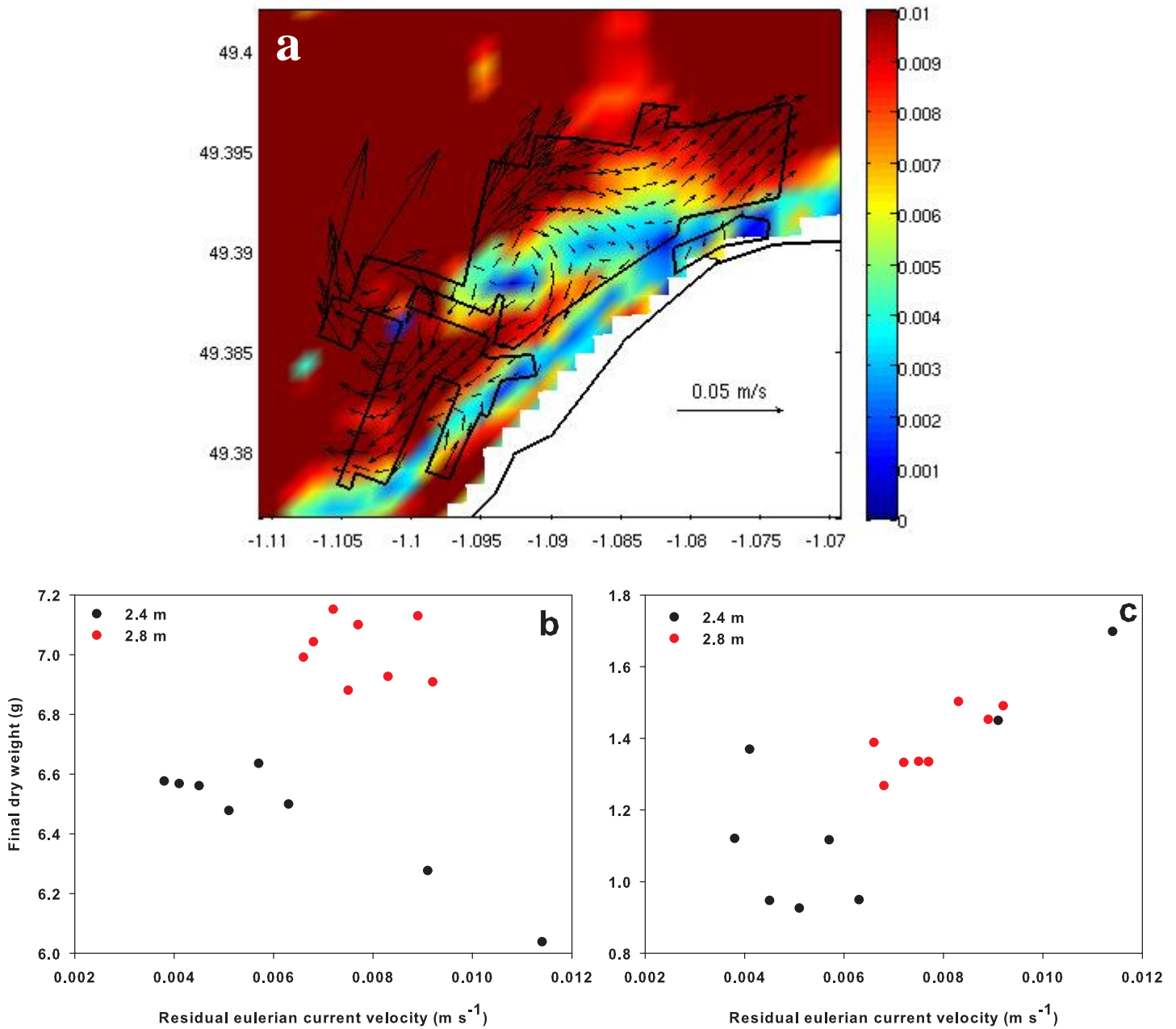


Fig. 8-9 : Residual eulerian currents on the oyster parks (a). Correlation between final dry weight and residual eulerian current velocity for two bathymetric levels : 2.4 m and 2.8 m, for simulations without oyster stock (b) and with oyster stock (c).

A space and time variability of the indicator of energy needs (E_n) was highlighted on the oyster farms (Fig. 8-10). Spatial variations of E_n for the beginning of September (Fig. 8-10b) displayed the highest values in the south part of the oyster parks (ca. 2 – 2.5) and the lowest values in the north part (ca. 0.5 – 1). Time course of E_n (Fig. 8-10a) in two meshes, chosen in the north and the south part of the oyster parks, showed that until July,

energy input was always higher than energy demand. More particularly during spring and summer the ratio was very low for both studied meshes. From July, marked differences appeared between both meshes. For the PN mesh, E_n increased rapidly and energy demand became higher than energy input from the middle of July until October. In contrast, for the PS mesh, E_n increased slowly and on average stayed around 0.5. The threshold value of 1 corresponding to energy demands similar to energy inputs was seldom reached and only during few days.

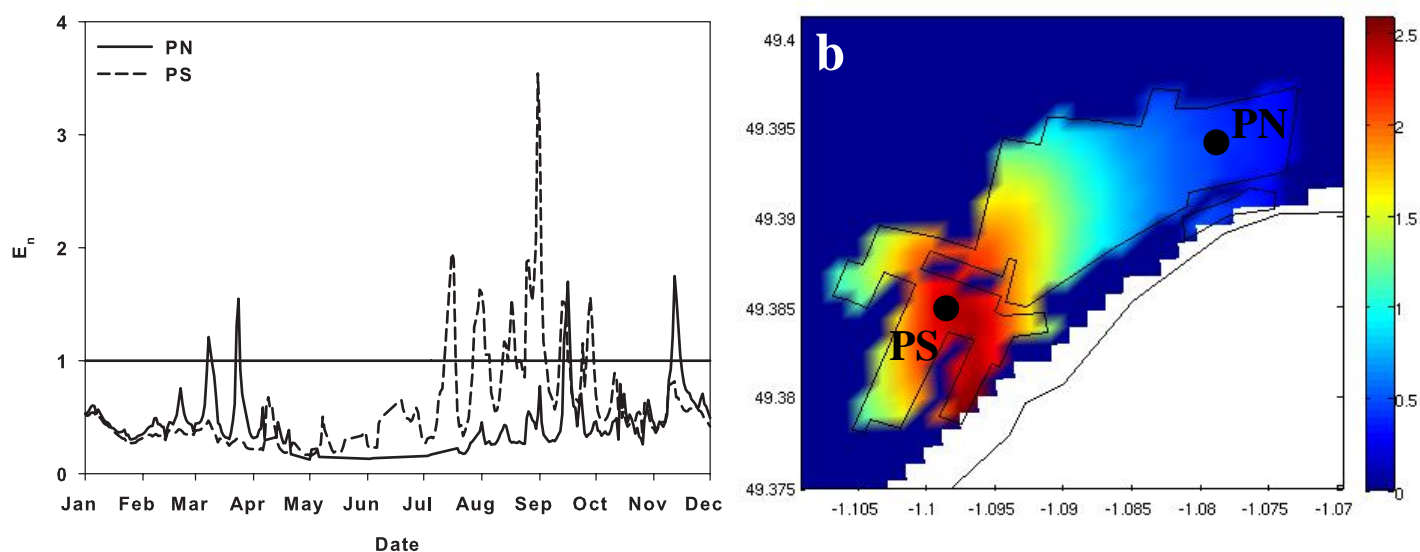


Fig. 8-10 : Time course of the indicator of energy needs (E_n) over the year 2002, for two meshes located in the north part of the oyster parks (PN) and in the south part of the oyster parks (PS) (a). Spatial pattern of the indicator of energy needs (E_n), the 15th September 2002 (b).

4. Discussion

4.1. Validation of the coupled model

Globally speaking, the coupled model enabled to reproduce the main space and time patterns for the biogeochemical variables and for oyster growth. Validation of biogeochemical variables was performed at two stations, the first one located in the west part of the bay and the second one in the east part. As a whole, the model adequately simulated nutrients and temperature for both stations and both years.

The main spatial differences in measurements were observed for chlorophyll *a* concentrations. For both years studied, the chlorophyll *a* level was always higher in the

west part of the bay. Simulations adequately reproduce this spatial pattern, however, in 2002 for both stations the model under-estimated the magnitude of the spring bloom. In this ecosystem a development of *Phaeocystis* was commonly observed in late spring between the silicon and nitrogen limitation (Jouenne et al., 2007). The high chlorophyll *a* concentrations observed during spring 2002 can be attributed to the presence of this phytoplanktonic group which is not simulated by the biogeochemical model. Jouenne et al. (2007) observed that the cell density of *Phaeocystis* was fourfold lower in 2002 than in 2003. Our results are in accordance with this observation, because in 2003 the simulation of diatoms is sufficient to reproduce the magnitude of the spring bloom. Several studies reported the trophic significance of *Phaeocystis* for benthic suspension feeders. Smaal and Twisk (1997) studied the filtration and absorption of *Phaeocystis* by the mussel *Mytilus edulis*. They concluded that the influence of *Phaeocystis* on bivalve physiology depends on the colony concentration. More precisely, they observed a decrease of clearance rate with the increase of colony concentrations and that a large part of filtered colonies is rejected as pseudofaeces. Because colony form dominates during bloom (Schoemann et al., 2005), it seems not to be essential to simulate explicitly the *Phaeocystis* bloom in order to improve oyster growth. However, the simulation of *Phaeocystis* could be interesting in order to take into account the negative effect on filtration and ingestion rate.

Simulation of oyster growth was validated for four stations located in various places on the cultivation area. The model enabled to reproduce spatial variations of oyster growth, with the highest dry weight in the south-west part of the cultivation area and the lowest dry weight in the north-east part (see Fig. 8-3 for station localisation). Generally, the model adequately simulated oyster growth pattern before spawning. Only a slight under-estimation of oyster growth was observed at this period. In this study, phytoplankton is the only trophic resource for oysters. However, using isotopic measurements, Marín-Leal et al. (2008) observed that a space and time variability of oyster trophic resources occurred in this ecosystem. They estimated that phytoplankton is the main contributor of oyster diets in the north and the south part of the bay (ca. 47% and 60% respectively). Other sources identified are organic matter from various origins (i.e. terrestrial, macroalgae) and microphytobenthos. In another study, Grangeré et al. (in press) applied the same coupled model into a box model of the Baie des Veys. They showed that the use of phytoplankton is sufficient to reproduce the main temporal

patterns of oyster growth in this ecosystem. Thus, we decided to use only this trophic resource. A future improvement of the model would be to take into account the influence of other trophic resources.

For all stations, oyster growth was more or less over-estimated after spawning. The influence of suspended particulate matter (SPM) on the filtration rate was not taken into account in this study. Measurements performed at high tide in this ecosystem showed that the average level of SPM is ca. 25 mg l⁻¹ (Jouenne et al., 2007). Barillé and Prou (1993) found that below 50 mg l⁻¹, the filtration rate of *Crassostrea gigas* was independent of seston concentrations. Thus, in a first attempt we decided to make filtration only function of food concentration and temperature. However, high frequency measurements performed in this ecosystem showed a higher variability in SPM at the tidal scale, mainly during autumn and winter when weather conditions were the worse. This could explain the higher dry weight simulated in autumn and winter. An improvement would be to introduce the effect of seston concentrations on oyster filtration in order to limit the oyster growth during high sediment resuspension events.

4.2. Spatial pattern at the bay scale

Spatial pattern of phytoplankton showed a dichotomy between the east and the west part of the bay. More precisely, a high decrease of chlorophyll *a* concentration was simulated above the cultivation area and all along the east coast of the bay until the river mouth. Decrease in phytoplankton biomass was commonly attributed to high grazing rates by the bivalves (Prins et al., 1998, Newell, 2004). Numerous studies highlight the control of phytoplankton biomass by the activity of natural (Cloern, 1982, Officer et al., 1982, Hily, 1991, Herman et al., 1999) or cultivated (Grant et al., 2008) suspension feeders. According to these authors, dense bivalve populations led to a depletion effect of phytoplankton biomass. In our study, simulations performed without the oyster stock showed a homogeneous chlorophyll *a* concentration in the whole bay (results not shown). Thus, we assume that the significant decrease of phytoplankton biomass is a consequence of the presence of cultivated oyster. Furthermore, the map of the chlorophyll *a* standard deviation indicated a low variability on the oyster farms. In contrast, a high variability of phytoplankton biomass was found in the west part of the bay. These results emphasize

that cultivated oysters control phytoplankton biomass in the east part of the bay. However, they have a lower influence on the phytoplankton dynamics in the west part of the bay. This later point highlights some differences in the ecosystem functioning between both parts of the bay, which could be explained by differences in physical circulation patterns. The presence of cultivated oysters is the main factor controlling spatial patterns of phytoplankton dynamics at the bay scale.

4.3. Spatial pattern at the oyster cultivation scale

Simulations enabled to identify that spatial patterns of oyster growth are controlled by three main factors: oyster density, immersion time and current velocity. The high difference obtained in the spatial patterns of final oyster dry weight between simulations with and without oyster stock led to the conclusion that cultivated oyster density is the first factor controlling the spatial variability in oyster growth. Simulation with oyster stock displayed a decreasing gradient between the open sea and the coast. The main part of the bay, except the channels, corresponds to tidal flats. Thus, at low tide the main part of the bay is emerged depending on the tidal level. Tidal circulation at the oyster farmed scale is directed from the north towards the south (Ropert, 1999). Available food in the water column is firstly filtered by oysters located in north and north-west part of the oyster farms. Consequently, for oysters located in the south part of the farms and along the coast the probability of refiltering previously filtered water increases much more if the local biomass is important (Herman et al., 1999). This structure is consistent with the depletion of phytoplankton highlighted above the oyster farms. Prins et al. (1998) argued that, for natural populations, depletion of food can result in lower growth rates for the bivalves located in the inner patches of a bed. In this study, lower growth rates were not obtained for oysters located in the inner part of the oyster farms, but for oysters which are confined along the coast. For these oysters, lower growth rate will be the result of a combination between local tidal circulation and intraspecific competition occurring at high oyster density (Prins et al., 1998, Newell, 2004).

In order to identify other physical factors which influence spatial pattern of oyster growth, the effect of food depletion was deleted. For this purpose, oyster stock was not taken into account and only one oyster was introduced in each mesh of the oyster farms.

In this case, spatial pattern simulated are similar with those of the bathymetric level on the oyster farms. This indicates that immersion time also has an influence on oyster growth spatial variability at the cultivation scale. Honkoop and Beukema (1997) showed experimentally that long immersion periods, allowing long feeding times, support higher body mass. Moreover, Costil et al. (2005) attributed some spatial differences in oyster growth measured in the Baie des Veys to immersion time. However, for given immersion levels, a significant variability was obtained in final oyster dry weight. Thus, immersion time did not completely explain simulated patterns of oyster growth. Another factor is the food availability. Indeed, residual eulerian currents did not display homogeneous structure at the oyster farmed scale. A positive relationship between current velocity and final dry weight was highlighted. This result indicates that current velocity is the third physical factor influencing oyster growth spatial patterns in this ecosystem. Bacher et al. (2003) highlight a positive relationship between the scallop dry weight and the maximum current velocity until 20 cm s^{-1} . Furthermore, their results showed a decrease in scallop dry weight in relation with the increase of food depletion. In the previous section, we highlighted the existence of food depletion above the oyster farms, when oyster stock is taken into account. Thus, we assume that the increase of current velocity support the food availability for oysters.

4.4. Oyster growth spatial variability vs inter-annual one

Grangeré et al. (in press) applied the same ecosystem model into a box model of the Baie des Veys in order to study the influence of the inter-annual variability in environmental factors (i.e. river nutrient inputs and meteorology) on the biological performances (i.e. growth and reproduction) of the Pacific oyster. Results showed that the inter-annual variability in food availability and water temperature led to shifts in the growth and reproductive patterns of oysters (i.e. initiation of the spring growth period, timing of spawning). However, the variability in terms of final dry weight did not exceed 0.4 g. In contrast, the magnitude of the spatial variability highlighted in the present study showed a difference of approximately 2.6 g between the highest and the lowest final dry mass. However, descriptive (percentile) statistics indicated that this difference drops to 1 g for 75 % of cultivated oysters. Differences appeared primarily during the spring growth

period. After spawning, spatial patterns in dry weight seem to be stabilized. Comparison between both studies leads to the conclusion that, in this ecosystem, the space variability scale seems to be more important than the inter-annual one.

In the same way, Grangeré et al. (in press) estimated the inter-annual variability in oyster physiological status in terms of energy needs in order to emphasize some periods of potential physiological distress. Recurrent abnormal summer mortalities were observed in this ecosystem. In addition to the inter-annual variability observed in mortality events (Samain and McCombie., 2008), some significant spatial differences were recorded in this ecosystem at the bay scale. The indicator of energy needs defined in Grangeré et al. (in press) was applied in the present study in order to explore spatial patterns of oyster physiological status. Results showed spatial differences at the cultivation scale. At the beginning of September, spatial variations of the indicator of energy needs showed that energy demand is higher than energy input only for oysters located in the south part of the cultivation area. Thus, we assume that at this period a physiological stress can occur. This pattern is consistent with the observed spatial variability in oyster mortalities. Indeed, in this ecosystem oyster mortalities occurred mainly in late summer and were more important in the south part of the bay (Samain and McCombie, 2008).

5. Conclusion

This study was undertaken in order to identify the key processes that best explain the observed spatial variability in phytoplankton biomass and oyster growth. Results showed that oyster density is the main factor controlling phytoplankton spatial patterns at the bay scale. Some differences in the ecosystem functioning were highlighted between the east part and the west part of the bay. The coupled hydrodynamical-biogeochemical-ecophysiological model allowed to reproduce the space and time variations of the main variables (i.e. nutrients, chlorophyll *a* and oyster growth and reproduction). Spatial variability of oyster dry weight at the cultivation scale is the result of the combination of several physical and biological factors. Oyster density, immersion time (i.e. feeding time) and current velocity were identified as the main factors controlling food availability and consequently oyster growth patterns. The use of an indicator of energy needs allowed to study spatial variations of oyster physiological status at the cultivation scale. Previous

results showed that inter-annual variability in environmental conditions leads to variations in the ecophysiological response of oysters (i.e. growth, reproduction and physiological status). Our results show that, to assess simultaneously inter-annual and spatial variability, the use of a 2D model is necessary.

Conclusion générale

Les différents épisodes de mortalités massives d'huîtres en période estivale observés de manière récurrente depuis les 20 dernières années, ainsi que la forte crise d'ampleur nationale traversée par la profession au cours de l'été 2008 justifient l'intérêt d'étudier les facteurs liés à ces événements. Température, niveau trophique, effort de reproduction, caractéristiques génétiques et stress sont cinq facteurs nécessaires au déclenchement des mortalités estivales (Samain et McCombie, 2008). Hormis le facteur génétique propre à l'espèce, les autres facteurs sont tous pilotés à différents niveaux par l'environnement. Dans ce contexte, il est tout à fait pertinent de s'intéresser à la réponse écophysiological de l'huître à la variabilité des conditions environnementales.

Dans ce travail de thèse, nous avons choisi d'aborder cette question par le biais de la modélisation écologique. Dans ce but, un couplage a été réalisé entre un modèle biogéochimique simulant le phytoplancton, considéré comme la principale ressource trophique de l'huître et un modèle écophysiological de l'huître simulant explicitement l'allocation d'énergie entre la croissance et la reproduction. Dans la littérature existant sur les interactions entre aquaculture et environnement, il existe peu de modèles utilisant ce type d'approche. Notamment, les publications portant sur le couplage de ce type de modèle avec un modèle hydrodynamique sont relativement peu nombreuses et la plupart sont très récentes (e.g. Pastres et al., 2001, Duarte et al., 2003, Marinov et al., 2007, Sato et al., 2007, Spillman et al., 2008). Dans l'ensemble, ces études sont essentiellement axées sur l'estimation de la capacité trophique des écosystèmes ou sur la mise en place de scénarios de gestion des zones cultivées. L'application de ce type d'approche pour étudier de manière fine les réponses des bivalves cultivés, non seulement en termes de croissance, mais aussi d'état physiologique, n'est pas documentée.

Dans ce travail, la réponse écophysiological des huîtres a été appréhendée par la définition d'un indicateur relativement simple permettant de caractériser les variations de l'état physiologique de l'huître, dans le but d'identifier des phases de stress potentiel et de déterminer les facteurs environnementaux impliqués. L'analyse des échelles de variabilité dans les phénomènes de mortalité observés a mis en évidence l'existence d'une composante temporelle et spatiale. Un autre aspect innovant de ce travail est la prise en compte de ces différentes échelles de variabilité et la mise en place d'une stratégie de modélisation en conséquence. L'utilisation du logiciel de modélisation ELISE (Ménesguen, 1991) permet à partir du même sous-modèle écologique, de développer deux

approches complémentaires explorant l'une, la dimension temporelle, l'autre la dimension spatio-temporelle. Un premier modèle sans discrétisation spatiale (0D) a été développé dans le but d'étudier les réponses moyennes d'un individu à la variabilité inter-annuelle des facteurs environnementaux. Dans un second temps, un modèle spatialisé centré sur la baie et plus particulièrement sur la zone ostréicole a été mis en place dans le but d'étudier de manière fine les réponses de l'huître à l'échelle de la zone cultivée.

Afin de mettre en évidence les principaux résultats de ce travail ainsi que les limites de l'approche, cette conclusion est structurée en quatre parties. La première partie retrace les principaux résultats obtenus avec l'indicateur de l'état physiologique. La seconde partie résume les principaux résultats obtenus en relation avec les différentes échelles de variabilité. La troisième partie fait la synthèse des apports et des limites de la stratégie de modélisation suivie. Enfin, la dernière partie détaille les perspectives de ce travail.

Définition d'un indicateur de l'état physiologique de l'huître

Il existe différents types de mortalité identifiés chez les bivalves. Le plus souvent un virus ou un pathogène a été identifié comme étant responsable des événements observés. Par exemple, les fortes mortalités de la palourde *Ruditapes philippinarum*, connues sous le nom de « maladie de l'anneau brun » sont la conséquence de la présence d'un agent pathogène *Vibrio tapetis* (Paillard et al., 1989). Les précédentes crises de mortalité d'huîtres observées en France ont également été attribuées à la présence de parasites ou de virus (cf. Introduction générale). A l'inverse de ces différents exemples, dans le cas des phénomènes de mortalité de l'huître du Pacifique (*Crassostrea gigas*), aucun virus ou pathogène n'a été clairement identifié comme étant responsable des épisodes observés. Les différentes études réalisées sur ces événements arrivent à la conclusion que ces mortalités résulteraient d'une conjonction entre différents facteurs, ce qui rend d'autant plus difficile la formalisation de ce processus. Ainsi, pour répondre aux objectifs de la thèse, le choix a été fait de définir un indicateur de l'état physiologique basé sur les besoins énergétiques de l'animal. La construction de cet indicateur est fondé sur le modèle écophysiological utilisé dans ce travail. Ce modèle se base sur un ensemble de règles déterministes d'allocation d'énergie, décrivant de manière simple la manière dont l'énergie acquise de l'environnement est utilisée pour la croissance, la reproduction de l'individu et

pour répondre aux besoins de maintenance. En se basant sur les principes du modèle DEB, l'indicateur des besoins énergétiques a été défini comme le rapport entre la demande énergétique (i.e. tous les processus d'entretien des différents constituants nécessaires au bon fonctionnement de l'organisme) et l'apport énergétique (i.e. apport par la nourriture). Ainsi, lorsque la valeur de cet indicateur dépasse le seuil de 1, cela signifie que les apports en énergie ne sont plus suffisants pour compenser la demande énergétique. Dans ce cas, nous avons considéré que cette situation traduisait un stress physiologique chez l'individu.

Pour les deux échelles de variabilité étudiées (i.e. temporelle et spatiale), les résultats mettent en évidence une période de stress physiologique débutant à la fin de l'automne et tout au long de l'hiver. A cette période les apports énergétiques extérieurs ne permettent pas d'assurer les besoins de maintenance, ce qui se traduit par un amaigrissement des individus qui puisent dans leurs réserves pour répondre à leurs besoins. Ces observations ne sont pas nouvelles, car il est bien connu qu'en période hivernale, lorsque les températures sont basses, le métabolisme des animaux est ralenti. Dans ce travail, nous n'avons pas cherché à identifier des périodes de stress en tant que tel, mais nous avons voulu étudier l'existence d'une dynamique différente de cet indicateur à l'échelle inter-annuelle et à l'échelle spatiale. Les résultats de la comparaison inter-annuelle de l'évolution de l'indicateur pour les années 2000 à 2003 montrent que la demande devenait supérieure aux apports vers le milieu du mois de septembre pour les années 2000 et 2001 alors que cela ne se produit que début octobre en 2002 et 2003. Bien que ce résultat ne permette pas de conclure de manière claire à l'existence d'une détresse physiologique au mois de septembre 2000 et 2001 (i.e. années et période à mortalités), ces résultats associés aux différences obtenues dans les schémas de croissance et de reproduction vont dans le sens d'une réponse écophysologique de l'huître différente entre les années à tendance humide et les années à tendance sèche. De la même manière, l'indicateur estimé à l'échelle des parcs à huîtres a montré l'existence d'une spatialisation des besoins énergétiques et plus particulièrement, l'existence d'un état de stress physiologique potentiel dans la partie sud des parcs ostréicoles au début du mois de septembre. Ces résultats sont cohérents avec les observations indiquant une mortalité plus forte dans la partie sud.

Ces différents résultats mettent en évidence que l'indicateur défini, bien que relativement simple, est pertinent et permet d'identifier des phases de stress physiologique

potentiel. Ces résultats mettent également en évidence que les différences, qu'elles soient inter-annuelles ou spatiales, se produisent dans des fenêtres de temps assez courtes mais suffisantes pour faire la différence entre des années ou des secteurs à mortalité ou non. Cependant, la composante environnementale dans les événements de mortalité, bien qu'essentielle, n'est pas unique. Ainsi, cet indicateur n'est pas proposé comme une réponse à l'identification de périodes ou de zones à mortalité, mais plutôt comme un outil permettant d'identifier des phases de stress physiologique potentiel pouvant placer l'animal dans une situation délicate. Bien que ces résultats soient très encourageants, la validité de cet indicateur ainsi que les implications des résultats obtenus d'un point de vue purement physiologique restent à évaluer.

Etude des différentes échelles de variabilité

Afin d'appréhender les différentes échelles de variabilité dans l'écosystème, le choix d'utiliser deux approches de modélisation a été fait. La variabilité temporelle (i.e. échelle saisonnière à inter-annuelle) a été analysée à l'aide d'un modèle non-spatialisé (0D). La simplicité de la structure physique du modèle et les temps de calcul très courts en font un outil facilement utilisable et parfaitement adapté à l'étude de la variabilité inter-annuelle. L'absence de prise en compte de la variabilité spatiale lisse les principales structures et permet d'étudier la réponse moyenne d'un individu à la variabilité des conditions environnementales. L'application de cette approche a permis de montrer que la variabilité temporelle de la disponibilité en nourriture se traduisait par une réponse différente dans les schémas de croissance de l'huître. L'utilisation du modèle couplé biogéochimie / écophysiologie a conduit à l'identification des facteurs environnementaux à l'origine de la variabilité inter-annuelle de la ressource trophique (i.e. apports en sels nutritifs et en matière en suspension). Ces résultats montrent également des variations dans la période de ponte liées à l'évolution de la température de l'eau.

L'étude de la variabilité spatiale fine des réponses de l'huître à l'échelle des parcs ostréicoles a été effectuée à l'aide d'un modèle spatialisé en 2 dimensions horizontales. A l'échelle de la baie, les résultats montrent une importante déplétion du phytoplancton au-dessus des parcs à huîtres, ainsi que l'existence d'un fonctionnement différent entre les parties est et ouest de la baie. La discrétisation fine de la zone des parcs ostréicoles (i.e.

207 mailles de calcul) a montré l'existence d'une structuration spatiale de la croissance à l'échelle des parcs à huîtres. La densité d'huître en élevage, le temps d'immersion et la vitesse du courant influencent la quantité de nourriture disponible pour les huîtres (Fig. C-1). Ce sont les principaux facteurs structurant la croissance sur la zone ostréicole.

La comparaison des résultats obtenus entre les deux approches indique que la variabilité inter-annuelle influence essentiellement les schémas de croissance et de reproduction. En revanche, en termes de poids final, la variabilité spatiale a une influence plus importante que la variabilité inter-annuelle.

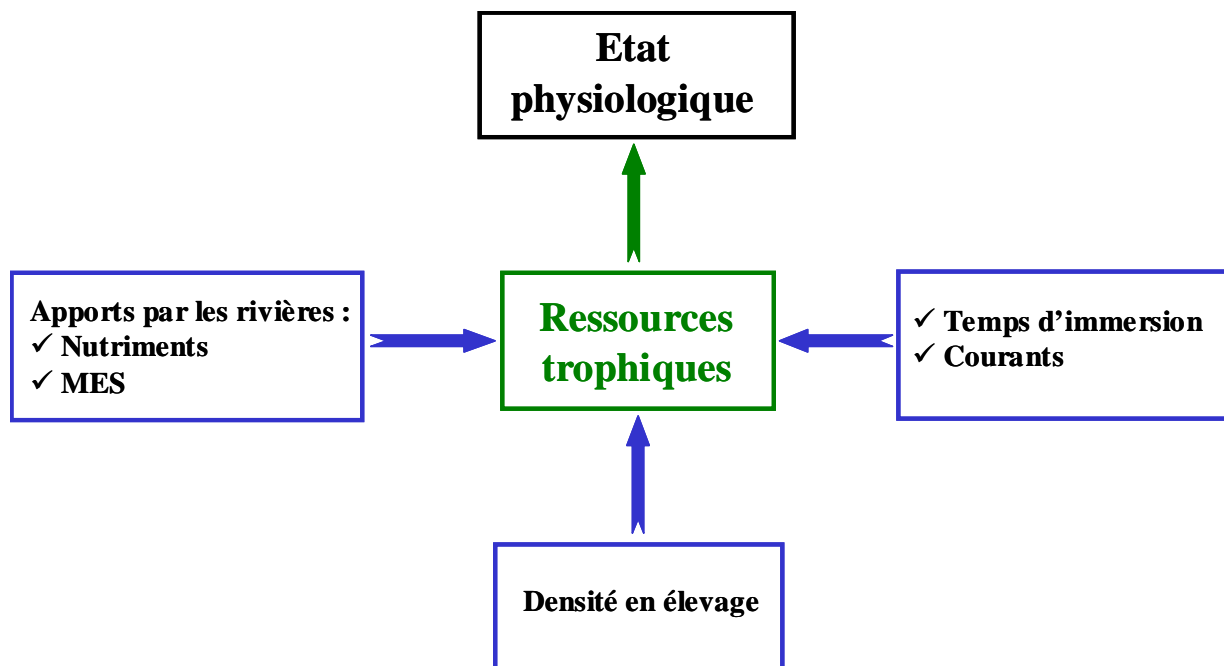


Figure C-1 : Synthèse des principaux facteurs contrôlant l'état physiologique des huîtres en Baie des Veys.

Stratégie de modélisation : Apports et limites

L'objectif de cette partie de la conclusion générale est de réaliser non seulement une synthèse des développements réalisés au cours de la thèse en relation avec les objectifs de ce travail ainsi qu'avec la stratégie de modélisation adoptée, mais aussi de mettre en relief les problèmes rencontrés et les limitations de l'approche.

Evaluation des modèles

Les performances des modèles 0D et 2D ont été évaluées en utilisant les indicateurs statistiques définis par Allen et al. (2007) (Fig. C-2) et présentés dans le chapitre 7.

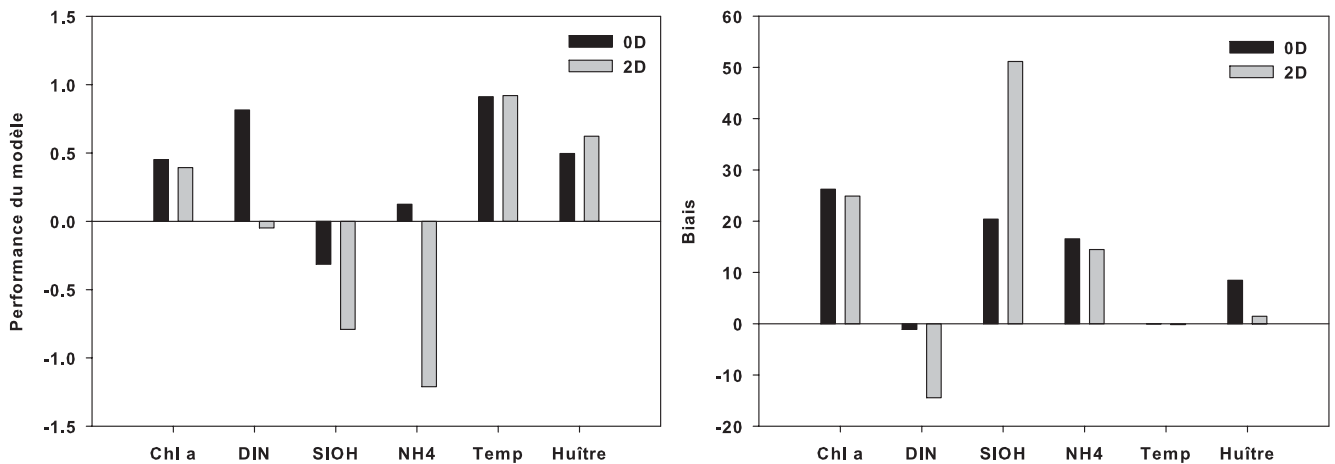


Figure C-2 : Evaluation de la simulation des variables biogéochimiques et du poids sec de l'huître dans les modèles 0D et 2D. La performance du modèle est évaluée de la manière suivante : $> 0,65$ excellent, $0,65 - 0,5$: très bien, $0,5 - 0,2$: bien, et $< 0,2$: faible. Pour le biais les critères sont : < 10 : excellent, $10 - 20$: très bien, $20 - 40$: bien, et > 40 : faible.

La comparaison entre les performances des modèles 0D et 2D montre les mêmes tendances pour les différentes variables biogéochimiques et le poids sec des huîtres. Les simulations de la température, de la chlorophylle *a* et du poids sec sont satisfaisantes dans les deux modèles. En revanche, la silice et l'ammonium sont les variables les moins bien simulées. Pour ces deux variables, les différences se produisent essentiellement en hiver au moment où les sels nutritifs ne sont pas limitants ; en période de limitation, les concentrations sont assez bien reproduites. Le même jeu de données est utilisé pour forcer les deux modèles et la formulation des processus est également identique. La principale différence entre ces deux modèles est la structure physique. Cependant, la mauvaise simulation de l'ammonium et de la silice étant obtenue à la fois dans le modèle 0D et dans le modèle 2D, celle-ci ne peut pas être attribuée à une simple différence de structure physique. La sous-estimation des concentrations de ces deux variables pourrait provenir de l'absence de prise en compte d'une source (i.e. mauvaise estimation des apports par les rivières, sous-estimation du stock dans le sédiment...) ou d'une mauvaise formulation de certains processus (i.e. régénération dans le sédiment, excrétion par les

filtreurs...). Ainsi, les deux modèles développés au cours de la thèse permettent non seulement d'étudier les différentes échelles de variabilité, mais aussi, d'identifier des problèmes dans la conceptualisation du système ou dans la formulation des processus.

Les données de forçage

Dans ce travail la qualité des données de forçage, notamment en ce qui concerne les apports par les rivières (i.e. eau douce, sels nutritifs et matière organique) s'est avérée essentielle pour obtenir une réponse réaliste de l'écosystème à l'étude de la variabilité des apports. La synthèse des données existantes sur les bassins versants a mis en évidence des besoins d'acquisition de données, notamment pour les deux rivières situées dans l'ouest de la baie (la Douve et la Taute) où les données disponibles sont plus limitées. De la même manière, cette synthèse a mis en évidence la très faible quantité, voire l'absence, de mesures de certains paramètres essentiels à la modélisation. La silice dissoute n'est mesurée que très ponctuellement et seulement dans deux des quatre rivières débouchant dans la baie, et la silice particulaire n'est jamais mesurée. Ce dernier point n'est pas une spécificité de la Baie des Veys, car ce paramètre est rarement mesuré en eau douce. Suite à cette synthèse, nous avons décidé de réaliser un ensemble de mesures dans les quatre rivières sur une période d'un an. L'objectif de ces mesures était d'étudier la variabilité de la matière organique dissoute dans les quatre rivières et d'essayer d'élaborer des relations statistiques dans le but de reconstituer les données manquantes. Ces résultats ont notamment permis d'analyser le comportement de la silice entre les différentes rivières et de compléter les données de forçage disponibles. Cependant, une seule année de mesures ne permet pas de reconstituer de manière fiable des chroniques d'apports. Des mesures sur une plus longue période s'avèrent nécessaires pour ajuster des relations statistiques entre débits des rivières et concentrations en nutriments (Guillaud et Bouriel, 2007). Le même problème s'est posé pour les débits des rivières, car une seule rivière est jaugée en Baie des Veys. Un protocole de mesures en routine est en cours d'application sur la Douve. Ainsi, quand un certain nombre de données seront disponibles, on peut envisager d'utiliser cette source pour reconstituer les données manquantes. Une autre approche consiste à utiliser un modèle de bassin versant permettant de reconstituer les débits des rivières à partir de mesures de la pluie et de l'évapotranspiration (e.g. Perrin et al., 2003).

Ces données sont facilement disponibles dans les stations météorologiques présentes sur les bassins versants. Cette stratégie n'a pas été utilisée dans la thèse car ce modèle nécessitant quand même la disponibilité de mesures de débits pour être calibré, il ne peut pas être appliqué pour des rivières ou aucune mesure n'est réalisée.

Le modèle biogéochimique

Dans ce travail, le processus de production primaire modélisé dans le modèle biogéochimique a été calibré spécifiquement à partir d'un important jeu de données de courbes Photosynthèse - Irradiance mesurées en Baie des Veys. L'application de ces paramètres avec succès dans le modèle biogéochimique a permis d'améliorer la simulation de la production primaire. Afin de mettre en évidence l'intérêt de ce travail, la simulation de la chlorophylle *a* a été comparée avec une simulation réalisée en utilisant une approche plus classique basée sur des valeurs de paramètres provenant de la littérature et choisies de manière à obtenir la meilleure simulation des stocks de chlorophylle *a*. Les résultats obtenus indiquent une représentation des stocks de chlorophylle *a* un peu meilleure dans la simulation classique. Ce résultat qui, à première vue, semble paradoxal met en évidence deux points très intéressants. Dans l'approche développée dans la thèse, les paramètres de production primaire sont calibrés directement sur des mesures réalisées dans la baie. On peut ainsi considérer que ce processus est correctement simulé dans le modèle biogéochimique. Le fait que le stock de chlorophylle *a* soit sur-estimé indique alors qu'un processus 'puits' n'est pas pris en compte dans le modèle. Cette hypothèse est confirmée par l'amélioration de la simulation de la chlorophylle *a* obtenue suite au couplage avec le modèle écophysiological, et par conséquent à l'ajout du processus de consommation par les huîtres. Ainsi, il est surprenant que la simulation plus classique ait conduit à une meilleure représentation du stock de chlorophylle *a* sans prise en compte de la consommation par les huîtres. Ce résultat met en relief toute l'importance de calibrer spécifiquement les processus, car une représentation adéquate des stocks ne signifie pas que les processus sous-jacents soient correctement modélisés.

Afin d'affiner l'estimation des paramètres, il serait intéressant de compléter les résultats obtenus en prenant en compte un plus grand nombre de données traduisant des conditions environnementales différentes. Cependant, une des principales limitations de

L'approche d'estimation de paramètres présentées dans ce travail est l'absence d'aspect générique. En effet, si la calibration de processus sur un jeu de données terrain permet d'améliorer la modélisation des processus en question, les paramètres ainsi estimés ne sont pas applicables à un autre écosystème. En revanche, l'approche d'estimation de paramètres est parfaitement utilisable dans n'importe quel écosystème où un jeu de donnée équivalent est disponible.

Couplage avec le modèle écophysologique

Concernant le couplage entre les modèles biogéochimiques et écophysologiques, la principale innovation réalisée dans ce travail porte sur l'utilisation du carbone comme estimateur de la quantité de nourriture réellement disponible pour les huîtres. Ce choix a été fait suite aux résultats peu satisfaisants obtenus en prenant la chlorophylle *a* comme estimateur de nourriture. L'utilisation du carbone obtenu à partir de la chlorophylle *a* en considérant un rapport chlorophylle *a* sur carbone variable a nettement amélioré la simulation de la croissance des huîtres, essentiellement à l'automne et à l'hiver en reproduisant de manière satisfaisante l'amaigrissement de l'animal pendant cette période de jeûne.

Plusieurs améliorations restent à apporter au couplage entre ces modèles. Par exemple, le phytoplancton est la seule ressource trophique des huîtres. Or, comme cela a été largement évoqué dans différents chapitres, les travaux réalisés par Marín-Leal (2007) ont mis en évidence d'une part une contribution de différentes sources au régime alimentaire des huîtres (i.e. matière organique d'origine terrestre, microphytobenthos, débris de macro-algues) et d'autre part, l'existence d'une variabilité spatio-temporelle dans la contribution de ces différentes sources. Ainsi, la prise en compte d'autres ressources trophiques pourrait améliorer la simulation de la croissance, notamment au printemps lors de la principale phase de croissance.

Les autres améliorations à considérer portent sur l'aspect acquisition d'énergie. Dans ce travail la filtration ne dépend que de la température et de la quantité de nourriture disponible. Bien qu'elle soit largement documentée, l'influence de la matière en suspension sur la filtration n'a pas été prise en compte. Cette simplification a été dans un

premier temps réalisée car les niveaux de MES mesurés dans la baie à pleine mer, sont en moyenne de 20 mg l⁻¹. Ce niveau est assez faible en comparaison d'autres écosystèmes beaucoup plus turbides comme le bassin de Marennes-Oléron, où la moyenne est d'environ 50 mg l⁻¹ (Struski, 2005, Com. Pers. P. Le Hir). Dans le modèle en boîte qui ne simule pas les variations de teneur en MES à l'échelle de la marée, cette hypothèse s'avère tout à fait valide. Cependant, les mesures à haute fréquence effectuées sur la zone des parcs ostréicoles indiquent des teneurs pouvant atteindre plusieurs dizaines de milligrammes par litre à l'échelle de la marée. Ainsi, la prise en compte de l'effet des MES sur la filtration des huîtres pourrait améliorer les croissances simulées dans le modèle spatialisé, notamment en limitant plus la quantité de nourriture disponible dans les périodes où les remises en suspension sont les plus fortes (i.e. automne et hiver).

Un autre point important porte sur la prise en compte de l'excrétion. Nous avons considéré qu'un pourcentage fixe de l'énergie assimilée est rejetée. L'estimation de ce pourcentage est basée sur les travaux de Prins et al. (1995). Cette approche pourrait être améliorée en estimant plus précisément le flux d'excrétion à partir de l'énergie assimilée et de l'énergie allouée à la croissance et à la maintenance (Kooijman, 2000). Cependant, la détermination de la contribution de chaque source nécessite des connaissances physiologiques sur le fonctionnement des processus mis en jeu.

Le modèle hydrosédimentaire

La bathymétrie est la donnée de base nécessaire à la mise en place d'un modèle hydrodynamique. La compilation des différentes sources de données disponibles a permis de réaliser une bathymétrie extrêmement précise de l'ensemble de la baie et plus particulièrement de la zone des parcs à huîtres. Ce point est d'autant plus important que les résultats obtenus ont montré une influence significative du temps d'immersion sur les structures spatiales de croissance observées sur cette zone.

Du point de vue des facteurs physiques, les hauteurs d'eau et les courants sont relativement bien simulés par le modèle, bien que le nombre de données disponibles soit limité. Notamment, l'absence de mesures au point fixe ne permet de valider les variations du courant à l'échelle du cycle de marée. La validation de la salinité et de la température montre une bonne adéquation du modèle au moment de la pleine mer. En revanche, la

validation des mesures à haute fréquence indique que le modèle avait tendance à surestimer les amplitudes de dessalures, ce qui est d'autant plus important lorsque les niveaux d'apports par les rivières sont forts. Des ajustements du coefficient de dispersion ont été réalisés et ont permis d'améliorer les simulations, mais, une trop forte augmentation de ce coefficient s'est traduit par une instabilité du modèle. Ainsi, un compromis a dû être fait entre réalisme des structures et stabilité numérique. Dans ce travail, les périodes d'intérêt étant essentiellement le printemps, l'été et le début de l'automne (périodes d'efflorescences), nous avons considéré que la sous-estimation de la dispersion des sels nutritifs en période de forts débits (fin automne et hiver) n'avait pas une incidence trop importante sur la dynamique du phytoplancton, ce qui a été confirmé par les résultats obtenus.

La principale amélioration qu'il faudrait apporter à ce modèle concerne la simulation des matières en suspension. Au début de la thèse, les seules données disponibles pour estimer l'importance des MES dans ce milieu étaient les mesures réalisées à pleine mer par l'Ifremer dans le cadre du RHLN et par l'Université de Caen (Jouenne, 2005). Du fait, des faibles niveaux de MES mesurés (ca. 20 mg l⁻¹), nous avons considéré que l'application d'un modèle sédimentaire n'était pas nécessaire, ainsi, un simple forçage a été mis en place. Cette approche n'a pas permis de simuler de manière satisfaisante l'efflorescence printanière de phytoplancton. La mise en place au cours de la thèse d'une sonde de mesures en continu montre une dynamique importante des MES à l'échelle de la marée et une influence significative des vagues dans les phénomènes de remise en suspension. L'utilisation d'un modèle sédimentaire s'est alors avérée indispensable. Le modèle ayant été mis en place tardivement dans la thèse, seule une version simplifiée a été utilisée. Les résultats montrent que, même si dans l'ensemble le signal de MES se trouve dans les gammes mesurées, des pics pouvant dépasser les 200 mg l⁻¹ sont simulés par le modèle, alors que les mesures à haute fréquence disponible ne montrent pas de tels niveaux. Ce point n'a pas pu être amélioré du fait de la trop faible quantité de données disponibles pour réaliser une validation complète des MES simulées. Dans ce contexte, les principales améliorations à apporter seraient d'une part de mettre en place un protocole de mesures basé par exemple sur l'installation de turbidimètres en différents endroits de la baie, comme cela a été fait dans la baie du Mont Saint-Michel et le bassin de Marennes-Oléron (P. Le Hir, comm. pers.), afin de disposer de données à haute fréquence et d'une

couverture spatiale de la baie. D'autre part, le modèle sédimentaire utilisé dans la thèse est dans sa version la plus simple. Une seule classe de particule de type vase a été considérée et le stock a été réparti de manière homogène sur l'ensemble de la baie. Or, les dernières cartographies sédimentaires réalisées (Orvain et al., en préparation) montrent que la baie est tapissée essentiellement de sédiments sablo-vaseux. Seules quelques zones plus vaseuses sont retrouvées en fond de baie. Ainsi, l'intégration des travaux réalisés par Benoît Waeles (Waeles et al., 2008) sur la modélisation des mélanges sables-vases serait particulièrement adaptée à cet écosystème et permettrait sûrement une meilleure simulation des niveaux de matières en suspension. Il serait d'ailleurs plus pertinent de réaliser ce travail avant de prendre en considération l'influence des MES sur la filtration par les huîtres, car une mauvaise représentation des MES pourrait conduire à des erreurs importantes en termes de croissance.

Perspectives

Optimisation des stratégies d'échantillonnage

L'utilisation d'un modèle permet d'appréhender des processus à des échelles spatiales et temporelles plus fine que ne le permet la mesure. En effet, il paraît difficilement réalisable de mettre en place un protocole de mesures dans le but d'acquérir des données à haute fréquence de nombreux paramètres en tout point de la baie. Ainsi, des interactions plus fortes entre modèle et mesures permettraient d'affiner les protocoles d'échantillonnage, ou de cibler certains processus en étudiant des secteurs ou des périodes spécifiques identifiées par le modèle comme présentant un intérêt particulier. Réciproquement, les mesures réalisées permettraient d'affiner les simulations du modèle et notamment la représentation de certains processus. Le travail réalisé sur la calibration des paramètres de production primaire est un très bon exemple du type d'interaction pouvant exister entre modèle et mesures. De la même manière, l'identification des structures spatiales fines de la croissance à l'échelle des parcs ostréicoles pourrait permettre d'optimiser les protocoles d'échantillonnage concernant le suivi des croissances.

Améliorations de l'indicateur

Certains aspects particulièrement intéressants n'ont pu être développés au cours de la thèse. Une amélioration pourrait être apportée à l'indicateur de l'état physiologique défini. Dans ce travail, celui-ci ne dépend que du niveau de nourriture extérieur ; or, une influence du niveau de réserves de l'animal a été montrée dans les phénomènes de mortalités observés (Samain et McCombie, 2008). En effet, le déficit énergétique mis en cause dans ces épisodes est relié à des besoins énergétiques importants et un niveau de réserves bas. Ce point a été évoqué dans le chapitre 5 où les résultats obtenus avec l'indicateur ont été mis en relation avec les réserves de l'individu. Néanmoins, il serait plus pertinent d'intégrer l'état des réserves de l'animal dans la définition de cet indicateur.

Actuellement, les deux modèles développés simulent seulement l'évolution d'un individu moyen. Or, les mesures réalisées sur le terrain au sein d'une même poche à huîtres traduisent une variabilité de croissance. Tous les individus situés dans un même secteur et par conséquent soumis aux mêmes conditions trophiques ne répondent pas de la même manière et ne sont donc pas dans le même état physiologique. Il existe une certaine variabilité inter-individuelle qui, pour le moment, n'est pas prise en compte dans les modèles développés. Dans la littérature, il existe différentes formulations de la variabilité inter-individuelle pour les espèces cultivées (e.g. Gangnery et al., 2001, Lauzon-Guay et al., 2006, Bacher et Gangnery, 2006). Cette source de variabilité est souvent formalisée de manière globale et influe sur les taux de croissance des individus. Dans la continuité de l'approche développée dans la thèse, il serait nécessaire d'introduire ce processus en relation avec les processus physiologiques de l'huître. Au vu des liens établis entre les phénomènes de mortalité et l'intensité de reproduction, on peut par exemple envisager de faire varier le paramètre d'allocation d'énergie du modèle DEB. Le couplage de ce type d'approche avec l'indicateur de stress physiologique développé au cours de la thèse pourrait permettre d'affiner les relations entre l'environnement et l'état physiologique.

Applications à l'évaluation de scénarios

Le modèle couplé hydrodynamique-biogéochimie-écophysiologie pourrait également être appliqué dans une optique de gestion des zones ostréicoles ou d'estimation de la capacité

trophique de cet écosystème. Les résultats ont mis en évidence une influence de la densité en élevage non seulement sur la dynamique du phytoplancton mais aussi sur les schémas spatiaux de croissance des huîtres. Ainsi, différents scénarios de gestion des stocks sont envisageables. Ceux-ci pourraient porter aussi bien sur la gestion du stock dans son ensemble que sur une restructuration des stocks au niveau de la zone ostréicole.

Evolution du modèle 0D

L'estimation des indicateurs de temps de résidence, temps de filtration et temps de renouvellement du phytoplancton à l'échelle de la baie et à l'échelle des parcs ostréicoles a mis en évidence le fonctionnement différent de ces deux sous systèmes. A l'échelle de la baie, le système est exportateur de phytoplancton, alors qu'à l'échelle des parcs, le système est complètement dépendant des apports extérieurs. Les interactions entre ces deux systèmes pourraient être étudiées par la mise en place de deux modèles 0D emboîtés. Le premier représentant la baie dans son ensemble fournirait les conditions aux limites au plus petit représentant la zone des parcs ostréicoles. Ces deux modèles emboîtés permettraient d'appréhender de manière plus fine les relations existant entre une zone cultivée et le milieu environnant, sans passer par la mise en place d'un modèle hydrodynamique plus long à développer et plus coûteux en temps de calcul. Ce type d'approche plus complémentaire que le modèle 0D développé dans ce travail pourrait s'avérer particulièrement utile pour réaliser une étude préalable et plus approfondie du fonctionnement d'un système avant la mise en place d'un modèle hydrodynamique, et ainsi optimiser le développement de ce dernier (i.e. emprise géographique, résolution...).

Estimation de la capacité trophique

Une première étude de l'estimation de la capacité trophique de production (Inglis et al., 2000) a été réalisée à l'aide du modèle 0D. Les résultats ont permis d'étudier les performances de croissance en fonction du stock en élevage (Gangnery, comm. pers.). Les résultats sur les bilans de flux présentés au chapitre 6, permettent d'appréhender la capacité trophique écologique (Inglis et al., 2000) de la Baie des Veys. Ces résultats ont permis d'évaluer l'impact de la conchyliculture sur le fonctionnement de cet écosystème.

Conclusion générale

Cependant, un autre aspect qui n'a pas pu être réalisé au cours de ce travail est l'application de l'approche d'estimation des flux présentée au chapitre 6 au modèle couplé écosystème-hydrodynamique. Une estimation des flux à l'échelle de la baie serait intéressante à réaliser pour comparer les performances des deux modèles (0D et 2D). De plus, l'estimation de ces mêmes flux à l'échelle des parcs à huîtres permettrait de préciser les interactions existant entre cette zone et le reste de la baie, et notamment, d'affiner les résultats obtenus avec les indicateurs de Prins et al. (1995).

Enfin, une perspective plus générale serait de continuer le travail de comparaison d'écosystèmes présentés dans le chapitre 6, en intégrant un plus grand nombre de sites et en définissant des indicateurs plus généraux sur le fonctionnement de ces systèmes. De la même manière, l'application de l'indicateur de l'état physiologique défini dans ce travail à d'autres systèmes présentant des structures et des fonctionnements différents serait intéressante.

Références bibliographiques

– A –

- Allen, J.I., Somerfield, P.J., Gilbert, F.J., 2007. Quantifying uncertainty in high-resolution coupled hydrodynamic-ecosystem models. *Journal of Marine Systems* **64**: 3-14.
- Alpine, A.E., Cloern, J.E., 1992. Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary. *Limnology and Oceanography* **37**: 946-955.
- Aminot, A., Andrieux, F., 1996. Concept and determination of exchangeable phosphate in aquatic sediments. *Water Research* **30**: 2805-2811.
- Aminot, A., Guillaud, J.F., Kérouel, R., 1997. La Baie de Seine : hydrologie, nutriments et chlorophylle (1978-1994). Ifremer, (Ed.), Repère Océan, 14, pp. 148.
- Aminot, A., Kérouel, R., 2004. Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses. Editions Ifremer, 336 pp.
- Andrieux-Loyer, F., Philippon, X., Bally, G., Kérouel, R., Youenou, A., Le Grand, J., 2008. Phosphorus dynamics and bioavailability in sediments of the Penzé Estuary (NW France): in relation to annual P-fluxes and occurrences of *Alexandrium Minutum*. *Biogeochemistry* **88**: 213-231.
- Anonyme, 2000. La Baie des Veys, Etude hydrosédimentaire et amélioration des conditions de salubrité. Rapport final IFREMER/DEL/PB, pp. 59.
- Arakawa, A., Lamb, V.R., 1977. Computational design of the basic dynamical process of the UCLA General Circulation Model. *Methods in Computational Physics* **17**: 173-265.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* **10**: 257-263.

– B –

- Bacher, C., Millet, B., Vaquer, A., 1997. Modelling the impact of cultivated filter-feeders on phytoplanktonic biomass of the Thau Lagoon (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III* **320** : 73-81.
- Bacher, C., Grant, J., Hawkins, A.J.S., Jianguang, F., Mingyuan, Z., Besnard, M., 2003. Modelling the effect of food depletion on scallop growth in Sungo Bay (China). *Aquatic living resources* **16** : 10-24.

Références bibliographiques

- Bacher, C., Gangnery, A., 2006. Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *Journal of Sea Research* **56**: 140-155.
- Baird, M.E., Emsley, S.M., 1999. Towards a mechanistic model of plankton population dynamics. *Journal of Plankton Research* **21**: 85-126.
- Baird, M.E., Emsley, S.M., McGlade, J.M., 2001. Modelling the interacting effects of nutrient uptake, light capture and temperature on phytoplankton growth. *Journal of Plankton Research* **23**: 829-840.
- Baird, M.E., Walker, S.J., Wallace, B.B., Webster, I.T., Parslow, J.S., 2003. The use of mechanistic descriptions of algal growth and zooplankton grazing in an estuarine eutrophication model. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **56**: 685-695.
- Baird, M.E., Suthers, I.M., 2007. A size-resolved pelagic ecosystem model. *Ecological Modelling* **203**: 185-203.
- Baklouti, M., Diaz, F., Pinazo, C., Faure, V., Queguiner, B., 2006a. Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for models of marine pelagic ecosystems and description of a new model. *Progress in Oceanography* **71**: 1-33.
- Baklouti, M., Faure, V., Pawlowski, L., Sciandra, A., 2006b. Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling. *Progress in Oceanography* **71**: 34-58.
- Baretta, J.W., Ruardij, P., Vested, H.J., Baretta-Bekker, J.G., 1994. Eutrophication modelling of the North Sea: Two different approaches. *Ecological Modelling* **75-76**: 471-483.
- Baretta-Bekker, J.G., Riemann, B., Baretta, J.W., Koch Rasmussen, E., 1994. Testing the microbial loop concept by comparing mesocosm data with results from a dynamical simulation model. *Marine Ecology Progress Series* **106**: 187-198.
- Barillé, L., Prou, J., 1993. Modelling Japanese oyster physiological processes under natural tidal variation in suspended particulate matter, ICES Copenhagen (Denmark).
- Barillé, L., Héral, M., Barillé-Boyer, A.L., 1997a. Ecophysiological deterministic model for *Crassostrea gigas* in an estuarine environment. *Aquatic Living Resources* **10**: 31-48.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Razet, D., 1997b. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **212**: 149-172.

- Bayne, B.L., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Iglesias, I.P., 1989. Effects of seston concentration on feeding digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series* **55**: 47-54.
- Behrenfeld, M.J., Prasil, O., Babin, M., Bruyant, F., 2004. In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *Journal of Phycology* **40**: 4-25.
- Beukema, J.J., 1982. Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **16**: 37-45.
- Beukema, J.J., G.C., C., 1991. Growth rates of the bivalve *Macoma balthica* in the Wadden Sea during a period of eutrophication: relationships with concentrations of pelagic diatoms and flagellates. *Marine Ecology Progress Series* **68**: 249-256.
- Beukema, J.J., Essink, K., Michaelis, H., Zwarts, L., 1993. Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: How predictable is this food source for birds? *Netherlands Journal of Sea Research* **31**: 319-330.
- Beukema, J.J., Honkoop, P.J.C., Dekker, R., 1998. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia* **375-376**: 23-34.
- Bodoy, A., Garnier, J., Razet, D., Geairon, P., 1990. Mass mortalities of oysters (*Crassostrea gigas*) during spring 1988 in the Bay of Marennes-Oléron, related to environmental conditions, ICES Copenhagen (Denmark).
- Boudreau, B.P., 1996. Diagenetic models and their implementation : modelling transport and reactions in aquatic sediments, Edition Springer 415 pp.
- Bourlès, Y., Alunno-Bruscia, M., Pouvreau, S., Tollu, G., Leguay, D., Arnaud, C., Gouletque, P., Kooijman, S.A.L.M., Sous presse. Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. *Journal of Sea Research*.
- Brenon, I., 1997. Modélisation de la dynamique des sédiments fins dans l'estuaire de la Seine. Thèse de doctorat. Université de Bretagne Occidentale.
- Brock, T.D., 1981. Calculating solar radiation for ecological studies. *Ecological Modelling* **14**: 1-19.
- Brown, M.R., 1991. The amino-acid and sugar composition of 16 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **145**: 79-99.

Brush, M.J., Brawley, J.W., Nixon, S.W., Kremer, J.N., 2002. Modelling phytoplankton production: Problems with the Eppley curve and an empirical alternative. *Marine Ecology Progress Series* **238**: 31-45.

– C –

Cardoso, J.F.M.F., Witte, J.I.J., Van der Veer, H.W., 2007. Habitat related growth and reproductive investment in estuarine waters, illustrated for the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) in the western Dutch Wadden Sea. *Marine Biology* **152**: 1271-1282.

Carmichael, R.H., Shriver, A.C., Valiela, I., 2004. Changes in shell and soft tissue growth, tissue composition, and survival of quahogs, *Mercenaria mercenaria*, and softshell clams, *Mya arenaria*, in response to eutrophic-driven changes in food supply and habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **313**: 75-104.

Chapelle, A., 1991. Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis à l'eutrophisation : la baie de Vilaine (sud-Bretagne). Etude du phytoplancton et du bilan en oxygène. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), pp. 201.

Chapelle, A., 1995. A preliminary model of nutrient cycling in sediments of a Mediterranean lagoon. *Ecological Modelling* **80** : 131-147.

Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli, J.-M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A., Millet, B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological Modelling* **127**: 161-181.

Cloern, J.E., 1982. Does the Benthos Control Phytoplankton Biomass in South San Francisco Bay? *Marine Ecology Progress Series* **9**: 191-202.

Cloern, J.E., Grenz, C., Vidregar-Lucas, L., 1995. An Empirical Model of the Phytoplankton Chlorophyll: Carbon Ratio-the Conversion factor Between Productivity and Growth Rate. *Limnology and Oceanography* **40**: 1313-1321.

Collins, C.D., 1980. Formulation and validation of a mathematical model of phytoplankton growth. *Ecology* **61**: 639-649.

Conley, D.J., Schelske, C.L., Stoermer, E.F., 1993. Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Marine Ecology Progress Series* **101**: 179-192.

Costil, K., Royer, J., Ropert, M., Soletchnik, P., Mathieu, M., 2005. Spatio-temporal variations in biological performances and summer mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Normandy (France). *Helgoland Marine Research* **59**: 286-300.

- Cranford, P.J., Strain, P.M., Dowd, M., Hargrave, B.T., Grant, J., Archambault, M.-C., 2007. Influence of mussel aquaculture on nitrogen dynamics in a nutrient enriched coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series* **347**: 61-78.
- Cucco, A., Umgiesser, G., 2006. Modelling the Venice Lagoon residence time. *Ecological Modelling* **193**: 34-51.
- Cugier, P., 1999. Modélisation du devenir à moyen terme dans l'eau et le sédiment des éléments majeurs (N, P, Si) rejetés par la Seine en Baie de Seine. Thèse de doctorat. Université de Caen Basse-Normandie, pp. 250.
- Cugier, P., Le hir, P., 2000. Modélisation 3D des matières en suspension en Baie de Seine Orientale (Manche, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des planètes* **331**: 287-294.
- Cugier, P., Le hir, P., 2002. Development of a 3D Hydrodynamic Model for Coastal Ecosystem Modelling. Application to the Plume of the Seine River (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **55**: 673-695.
- Cugier, P., Ménesguen, A., Guillaud, J.F., 2005. Three-dimensional (3D) ecological modelling of the Bay of Seine (English Channel, France). *Journal of Sea Research* **54**: 104-124.

- D -

- Dame, R.F., 1996. Ecology of marine bivalves. An ecosystem approach. Edition CRC marine science series, 254 pp.
- Dame, R.F., Prins, T.C., 1998. Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquatic Ecology* **31**: 409-421.
- Daniel, A., 2004. Réseau Hydrologique Littoral Normand : Cycles annuels 2001-2003 et proposition d'indicateurs d'eutrophisation. Rapport Ifremer RST.DEL-04.09, pp. 102.
- Davidson, K., Gurney, W.S.C., 1999. An investigation of non-steady-state algal growth. II. Mathematical modelling of co-nutrient-limited algal growth. *Journal of Plankton Research* **21**: 839-858.
- Deslous-Paoli, J.-M., Héral, M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquatic Living Resources* **1**: 239-249.

- Deslous-Paoli, J.-M., Souchu, P., Mazouni, N., Juge, C., Dagault, F., 1998. Relations milieu-ressources: impact de la conchyliculture sur un environnement lagunaire méditerranéen (Thau). *Oceanologica Acta* **21** : 831-843.
- Desprez, M., Ducrotoy, J.-P., Sylvand, B., 1986. Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia* **142**: 249-270.
- Dowd, M., 1997. On predicting the growth of cultured bivalves. *Ecological Modelling* **104**: 113-131.
- Dowd, M., 2005. A bio-physical coastal ecosystem model for assessing environmental effects of marine bivalve aquaculture. *Ecological Modelling* **183**: 323-346.
- Droop, M.R., 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology* **9**: 264-272.
- Droop, M.R., 1974. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *Journal of the Marine Biological Association U.K.* **54**: 825-855.
- Duarte, P., Meneses, R., Hawkins, A.J.S., Zhu, M., Fang, J., Grant, J., 2003. Mathematical modelling to assess the carrying capacity for multi-species culture within coastal waters. *Ecological Modelling* **168**: 109-143.
- Duarte, P., 2006. Photosynthesis-Irradiance relationships in marine microalgae. In: Subba Rao, D.V. (Ed.), *Algal Cultures Analogues of Blooms and Applications*. Science Publishers, Enfield (NH), USA, pp. 639-683.
- Duarte, P., Labarta, U., Fernandez-Reiriz, M.J., 2008. Modelling local food depletion effects in mussel rafts of Galician Rias. *Aquaculture* **274**: 300-312.
- Dubois, S., Marin-Leal, J.C., Ropert, M., Lefebvre, S., 2007. Effects of oyster farming on macrofaunal assemblages associated with *Lanice conchilega* tubeworm populations: A trophic analysis using natural stable isotopes. *Aquaculture* **271**: 336-349.

– E –

- Ebenhöh, W., Baretta-Bekker, J.G., Baretta, J.W., 1997. The primary production module in the marine ecosystem model ERSEM II, with emphasis on the light forcing. *Journal of Sea Research* **38**: 173-193.
- Eppley, R.W., Rogers, J.N., McCarthy, J.J., 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **14**: 912-920.

Eppley, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin* **70**: 1063-1085.

– F –

Fasham, M.J.R., Ducklow, H.W., McKelvie, S.M., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research* **48**: 591-639.

Fenchel, T., King, G.M., Blackburn, T.H., 1998. Bacterial biogeochemistry. The ecophysiology of mineral cycling. Second edition, 307 pp.

Ferreira, J.G., Hawkins, A.J.S., Monteiro, P., Moore, H., Service, M., Pascoe, P.L., Ramos, L., Sequeira, A., 2008. Integrated assessment of ecosystem-scale carrying capacity in shellfish growing areas. *Aquaculture* **275**: 138-151.

Finkel, Z.V., 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and Oceanography* **46**: 86-94.

Flynn, K.J., 2003a Do we need complex mechanistic photoacclimation models for phytoplankton? *Limnology and Oceanography* **48**: 2243-2249.

Flynn, K.J., 2003b. Modelling multi-nutrient interactions in phytoplankton; balancing simplicity and realism. *Progress in Oceanography* **56**: 249-279.

Flynn, K.J., 2005. Modelling marine phytoplankton growth under eutrophic conditions. *Journal of Sea Research* **54**: 92-103.

Fransz, H.G., Mommaerts, J.P., Radach, G., 1991. Ecological modelling of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **28**: 67-140.

Froelich, P.N., 1988. Kinetic control of dissolved phosphate in natural rivers and estuaries: A primer on the phosphate buffer mechanism. *Limnology and Oceanography* **33**: 649-668.

Fujii, T., 2007. Spatial patterns of benthic macrofauna in relation to environmental variables in an intertidal habitat in the Humber estuary, UK: Developing a tool for estuarine shoreline management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **75**: 101-119.

– G –

- Gangnery, A., Bacher, C., Buestel, D., 2001. Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau Lagoon (Méditerranée, France) with a population dynamics model. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* **58**: 1012-1020.
- Geider, R.J., 1987. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist* **106**: 1-34.
- Geider, R.J., MacIntyre, H.L., Kana, T.M., 1996. A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **41**: 1-15.
- Geider, R.J., MacIntyre, H.L., Kana, T.M., 1997. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a: Carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series* **148**: 187-200.
- Geider, R.J., MacIntyre, H.L., Kana, T.M., 1998. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnology and Oceanography* **43**: 679-694.
- Gibbs, M.T., 2007. Sustainability performance indicators for suspended bivalve aquaculture activities. *Ecological Indicators* **7**: 94-107.
- Glude, J.B., 1975. A summary report of Pacific coast oyster mortality investigations (1965-1972), The 3rd US Japan meeting on Aquaculture, Tokyo, Japon, 29-34.
- Godefroy, D., Etourneau, C., 1994. Bilan de douze années de suivi sanitaire de la conchyliculture en Baie des Veys. Rapport interne IFREMER/DEL/PB, pp. 55.
- Godefroy, D., Etourneau, C., Schnepf, G., 1997. Quantification des apports par les eaux douces en Baie des Veys : Azote, Phosphore, Matières En Suspension, Colimétrie. Rapport interne Ifremer, pp. 98.
- Gohin, F., Loyer, S., Lunven, M., Labry, C., Froidefond, J.M., Delmas, D., Huret, M., Herbland, A., 2005. Satellite-derived parameters for biological modelling in coastal waters: Illustration over the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Remote Sensing of Environment* **95**: 29-46.
- Grangeré, K., 2004. Simulation de l'influence des apports des bassins versants sur les concessions ostréicoles de la Baie des Veys (Baie de Seine occidentale). Mémoire de DEA Européen, Université de Liège, pp. 45.

- Grangeré, K., Lefebvre, S., Ménesguen, A., Jouenne, F., 2009. On the interest of using field primary production data to calibrate phytoplankton rate processes in ecosystem models. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **81**(2): 169-178.
- Grangeré, K., Ménesguen, A., Lefebvre, S., Bacher, C., Pouvreau, S., Sous presse. Modelling the influence of environmental factors on year-to-year variability of the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an estuarine embayment. *Journal of Sea Research*.
- Grant, J., Curran, K.J., Guyondet, T.L., Tita, G., Bacher, C., Koutitonsky, V., Dowd, M., 2007. A box model of carrying capacity for suspended mussel aquaculture in Lagune de la Grande-Entree, Iles-de-la-Madeleine, Quebec. *Ecological Modelling* **200**: 193-206.
- Grant, J., Bacher, C., Cranford, P.J., Guyondet, T., Carreau, M., 2008. A spatially explicit ecosystem model of seston depletion in dense mussel culture. *Journal of Marine Systems* **73**: 155-168.
- Guillaud, J.F., Andrieux, F., Ménesguen, A., 2000. Biogeochemical modelling in the Bay of Seine (France): an improvement by introducing phosphorus in nutrient cycles. *Journal of Marine Systems* **25**: 369-386.
- Guillaud, J.F., Bouriel, L., 2007. Relation concentration-débit et évolution temporelle du nitrate dans 25 rivières de la région Bretagne (France). *Revue des Sciences de l'Eau*, 1-16.
- Guyondet, T., Koutitonsky, V.G., Roy, S., 2005. Effects of water renewal estimates on the oyster aquaculture potential of an inshore area. *Journal of Marine Systems* **58**: 35-51.

- H -

- Haney, J.A., Jackson, G.A., 1996. Modelling phytoplankton growth rates. *Journal of Plankton Research* **18**: 63-85.
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Smith, R.F.M., Urrutia, M.B., 1998. Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **219**: 87-103.
- Hawkins, A.J.S., Duarte, P., Fang, J.G., Pascoe, P.L., Zhang, J.H., Zhang, X.L., Zhu, M.Y., 2002. A functional model of responsive suspension-feeding and growth in bivalve shellfish, configured and validated for the scallop *Chlamys farreri* during culture in China. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **281**: 13-40.

- Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Van De Koppel, J., Heip, C.H.R., 1999. Ecology of Estuarine Macrobenthos. *Advances in Ecological Research* **29**: 195-240.
- Hily, C., 1991. Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? *Marine Ecology Progress Series*, 179-188.
- Hoch, T., 1995. Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). Thèse de doctorat, Université de Paris VII, pp. 205.
- Honkoop, P.J.C., Beukema, J.J., 1997. Loss of body mass in winter in three intertidal bivalve species: An experimental and observational study of the interacting effects between water temperature, feeding time and feeding behaviour. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **212**: 277-297.

- I J -

- Inglis, G.J., Hayden, B.J., Ross, A.H., 2000. An Overview of Factors Affecting the Carrying Capacity of Coastal Embayments for Mussel Culture. NIWA, Christchurch. Client Report CHC00/69: vi, 31.
- Inglis, G.J., Gust, N., 2003. Potential indirect effects of shellfish culture on the reproductive success of benthic predators. *Journal of Applied Ecology* **40**: 1077-1089.
- Jassby, A.D., Platt, T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **21**: 540-541.
- Jørgensen, S.E., Bendoricchio, G., 2001. Fundamentals of ecological modelling, third edition, Editions Elsevier, 530 pp.
- Jouenne, F., 2005. Dynamique de la production primaire phytoplanctonique et structure de la communauté microalgale au sein d'un écosystème estuarien macrotidal, la Baie des Veys (Manche Est). Thèse de doctorat, Université de Caen Basse-Normandie, pp. 300.
- Jouenne, F., Lefebvre, S., Veron, B., Lagadeuc, Y., 2007. Phytoplankton community structure and primary production in small intertidal estuarine-bay ecosystem (eastern English Channel, France). *Marine Biology* **151**: 805-825.

– K –

- Kaiser, M.J., Laing, I., Utting, S.D., Burnell, G.M., 1998. Environmental impacts of bivalve mariculture. *Journal of Shellfish Research* **17**: 59-66.
- Kausch, H., 1990. Biological processes in the estuarine environment. In: Michaelis, W. (Ed.), *Estuarine water quality management. Monitoring, Modelling and Research*, pp. 353-362.
- Keller, A.A., 1989. Modeling the Effects of Temperature, Light, and Nutrients on Primary Productivity: An Empirical and a Mechanistic Approach Compared. *Limnology and Oceanography* **34**: 82-95.
- Kjørboe, T., 1996. Material flux in the water column. In: Jørgensen, B.B., Richardson, K. (Eds.), *Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems*, pp. 67-94.
- Kooijman, S.A.L.M., 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press, Cambridge (UK), 424 pp.
- Kopp, J., Joly, J.P., Moriceau, J., Le Gagneur, E., Jacqueline, F., 1991. La conchyliculture en Baie des Veys : historique, situation actuelle et perspectives. Rapport interne IFREMER/DRV/RA, pp. 89.
- Krone, R.B., 1962. Flume studies of the transport of sediment in estuarial shoaling processes, Final report. Hydraulic Engineering Laboratory, Université de Californie, Berkeley, pp. 196.

– L –

- Lancelot, C., Hannon, E., Becquevort, S., Veth, C., De Baar, H.J.W., 2000. Modelling phytoplankton blooms and carbon export production in the Southern Ocean: dominant controls by light and iron in the Atlantic sector in Austral spring 1992. *Deep-Sea Research (Part I, Oceanographic Research Papers)* **47**: 1621-1662.
- Lassen, J., Kortegaard, M., Riisgaard, H.U., Friedrichs, M., Graf, G., Larsen, P.S., 2006. Down-mixing of phytoplankton above filter-feeding mussels - interplay between water flow and biomixing. *Marine Ecology Progress Series* **314**: 77-88.
- Lauzon-Guay, J.-S., Barbeau, M.A., Watmough, J., Hamilton, D.J., 2006. Model for growth and survival of mussels *Mytilus edulis* reared in Prince Edward Island, Canada. *Marine Ecology Progress Series* **323**: 171-183.

Références bibliographiques

- Lawson, L.M., Hofmann, E.E., Spitz, Y.H., 1996. Time series sampling and data assimilation in a simple marine ecosystem model. *Deep Sea Research (Part II, Topical Studies in Oceanography)* **43**: 625-651.
- Le Fevre-Lehoeerff, G., Erard-Le Denn, E., Arzul, G., 1993. Planktonic ecosystems in the Channel. Trophic relations.
- Le Gall, J., Larssonneur, C., 1972. Séquences et environnement sédimentaire dans la Baie des Veys (Manche). *Revue de Géographie Physique et Géologie* **14** : 189-204.
- Le Goff, R., Riou, P., Daniel, A., 2005. Réseau Hydrologique Littoral Normand (RHLN). Rapport Ifremer RST.LERN-05.09, pp. 137.
- Le Goff, R., Nogues, L., Lampert, L., Riou, P., 2007. Réseau Hydrologique Littoral Normand (RHLN). Rapport Ifremer RST.LERN-07.14, pp. 132.
- Le Hir, P., Salomon, J.C., Le Provost, C., Chabert D'Hières, G., Mauvais, J.L., 1986. Approche de la circulation résiduelle en Baie de Seine. Actes de colloques Ifremer.
- Le Hir, P., L'Yavanc, J., 1986. Observations de courant en Baie de Seine. Actes de colloques Ifremer, pp. 25-33.
- Le Hir, P., Bassoulet, P., Jestin, H., 2001. Application of the continuous modeling concept to simulate high-concentration suspended sediment in a macrotidal estuary. In: McAnally, W., Mehta, A. (Eds.), *Coastal and estuarine fine sediment processes*, pp. 229-247.
- Le Pape, O., 1996. Modélisation des cycles biogéochimiques des éléments limitant la production phytoplanctonique en rade de Brest. Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes, pp. 195.
- Le Pape, O., Ménesguen, A., 1997. Hydrodynamic prevention of eutrophication in the Bay of Brest (France), a modelling approach. *Journal of Marine Systems* **12**: 171-186.
- Le Pape, O., Jean, F., Ménesguen, A., 1999. Pelagic and benthic trophic chain coupling in a semi-enclosed coastal system, the Bay of Brest (France): A modelling approach. *Marine Ecology Progress Series* **189**: 135-147.
- Lecuyer, 1986. Hydrologie et salubrité en Baie des Veys. Service Régional de l'Aménagement des Eaux, pp. 23.
- Leenderste, J.J., Gritton, E.C., 1971. A water quality simulation model for well mixed estuaries and coastal seas. II, Computational procedures. The Rand Corporation, pp. 53.

- Lefebvre, S., Mouget, J.L., Loret, P., Rosa, P., Tremblin, G., 2007. Comparison between fluorimetry and oximetry techniques to measure photosynthesis in the diatom *Skeletonema costatum* cultivated under simulated seasonal conditions. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **86**: 131-139.
- Llewellyn, C.A., Fishwick, J.R., Blackford, J.C., 2005. Phytoplankton community assemblage in the English Channel: a comparison using chlorophyll a derived from HPLC-CHEMTAX and carbon derived from microscopy cell counts. *Journal of Plankton Research* **27**: 103-119.
- M –
- Mallin, M.A., Paerl, H.W., Rudek, J., Bates, P.W., 1993. Regulation of estuarine primary production by watershed rainfall and river flow. *Marine Ecology Progress Series* **93**: 199-203.
- Marín Leal, J.C., 2007. Interactions trophiques entre l'huître creuse *Crassostrea gigas* et les suspensivores benthiques dans deux écosystèmes intertidaux en Basse-Normandie: Utilisation des isotopes stables naturels et des profils acides gras. Thèse de doctorat, Université de Caen Basse-Normandie, pp. 253.
- Marín Leal, J.C., Dubois, S., Orvain, F., Galois, R., Blin, J.-L., Ropert, M., Bataille, M.-P., Ourry, A., Lefebvre, S., 2008. Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Marine Biology* **153**: 673-688.
- Marinov, D., Galbiati, L., Giordani, G., Viaroli, P., Norro, A., Bencivelli, S., Zaldivar, J.M., 2007. An integrated modelling approach for the management of clam farming in coastal lagoons. *Aquaculture* **269**: 306-320.
- Ménesguen, A., 1991. "ELISE", an interactive software for modelling complex aquatic ecosystems. In: Arcilla, A.S., Pasto, M., Zienkiewicz, O.C., Schrefler, B.A. (Eds.), *Computer modelling in ocean engineering*. Balkema, Rotterdam, pp. 87-94.
- Ménesguen, A., Hoch, T., 1997. Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. 1. Role of thermohaline stratification. *Marine Ecology Progress Series* **146**: 173-188.
- Ménesguen, A., Cugier, P., Loyer, S., Vanhoutte-Brunier, A., Hoch, T., Guillaud, J.-F., Gohin, F., 2007. Two- or three-layered box-models versus fine 3D models for coastal ecological modelling? A comparative study in the English Channel (Western Europe). *Journal of Marine Systems* **64**: 47-65.
- Mesplé, F., Trousselier, M., Casellas, C., Legendre, P., 1996. Evaluation of simple statistical criteria to qualify a simulation. *Ecological Modelling* **88**: 9-18.

- Millet, B., Guelorget, O., 1994. Spatial and seasonal variability in the relationships between benthic communities and physical environment in a lagoon ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **108**: 161-174.
- Misko, P., 2003. Etude des apports terrigènes en Baie des Veys. Rapport Ifremer, pp. 53.
- Monod, J., 1949. The growth of bacterial cultures. *Annual Review of Microbiology* **3**: 371-394.
- Monod, J., 1950. La technique de culture continue. théorie et applications. *Annales de l'Institut Pasteur* **79**: 390-410.
- Monsen, N.E., Cloern, J.E., Lucas, L.V., 2002. A comment on the use of flushing time, residence time, and age as transport time scales. *Limnology and Oceanography* **47**: 1545-1553.

- N O -

- Nedwell, D.B., Jickells, T.D., Trimmer, M., Sanders, R., 1999. Nutrients in estuaries. *Advances in Ecological Research* **29**: 43-92.
- Nelder, J.A., Mead, R., 1965. A simplex method for function minimization. *The computer journal* **7**: 308-313.
- Newell, R.I.E., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *Journal of Shellfish Research* **23**: 51-61.
- Nüiler, P.P., Kraus, E.B., 1977. One-dimensional models of the upper ocean. In: Kraus, E.B. (Ed.), *Modelling and prediction of the upper layers of the ocean*. Proceeding of a NATO advanced study institute, Pergamon Press, pp. 145-172.
- Officer, C.B., Smayda, T.J., Mann, R., 1982. Benthic Filter Feeding: A Natural Eutrophication Control. *Marine Ecology Progress Series* **9**: 203-210.
- Orbi, A., Salomon, J.C., 1988. Dynamique de marée dans le golfe normand-breton. *Oceanologica Acta* **11**: 55-64.
- Orvain, F., Montepini, J., Sébire, M., Sylvand, B., Gangnery, A., Lefebvre, S., En préparation. Spatial and temporal interaction between sediment and microphytobenthos in the Baie des Veys (Normandy, France).

– P –

- Paasche, E., 1973. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II Silicate-uptake kinetics in five diatom species. *Marine Biology* **19**: 262-269.
- Paillard, C., Percelay, L., Le Pennec, M., Le Picard, D., 1989. Pathogenic origin of the "brown ring" in *Tapes philippinarum* (Mollusca, Bivalvia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Séries III* **309**: 235-241.
- Pannard, A., Bormans, M., Lefebvre, S., Claquin, P., Lagadeuc, Y., 2007. Phytoplankton size distribution and community structure: influence of nutrient input and sedimentary loss. *Journal of Plankton Research* **29**: 583-598.
- Partheniades, E., 1962. A study of erosion and deposition of cohesive soils in salt water. Thèse de doctorat, Université de Californie, Berkeley, pp. 182.
- Pastres, R., Solidoro, C., Cossarini, G., Canu, D.M., Dejak, C., 2001. Managing the rearing of *Tapes philippinarum* in the lagoon of Venice: a decision support system. *Ecological Modelling* **138**: 231-245.
- Perdue, J.A., Beattie, J.H., Chew, K.K., 1981. Some relationships between gametogenic cycle and summer mortality phenomenon in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State. *Journal of Shellfish Research* **1**: 9-16.
- Perrin, C., Michel, C., Andreassian, V., 2003. Improvement of a parsimonious model for streamflow simulation. *Journal of Hydrology* (Amsterdam) **279**: 275-289.
- Platt, T., Irwin, B., 1973. Caloric content of phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **18**: 306-310.
- Platt, T., Denman, K.L., Jassby, A.D., 1975. The mathematical representation and prediction of phytoplankton productivity, Fisheries Marine Service Technical Report, pp. 110.
- Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., Alunno-Bruscia, M., 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research* **56**: 156-167.
- Prieur, L., Sathyendranath, S., 1981. An Optical Classification of Coastal and Oceanic Waters Based on the Specific Spectral Absorption Curves of Phytoplankton Pigments, Dissolved Organic Matter, and Other Particulate Materials. *Limnology and Oceanography* **26**: 671-689.

Prins, T.C., Escaravage, V., Smaal, A.C., Peeters, J.C.H., 1995. Nutrient cycling and phytoplankton dynamics in relation to mussel grazing in a mesocosm experiment. *Ophelia* **41**: 289-315.

Prins, T.C., Smaal, A.C., Dame, R.F., 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology* **31**: 349-359.

– R –

Raillard, O., Deslous-Paoli, J.M., Heral, M., Razet, D., 1993. Modelling growth and feeding of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* in Marennes Oléron Bay (France). *Oceanologica acta* **16**: 73-82.

Raillard, O., Menesguen, A., 1994. A ecosystem box model for estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish system. *Marine Ecology Progress Series* **115**: 117-130.

Ren, J.S., Ross, A.H., 2001. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecological Modelling* **142**: 105-120.

Ren, J.S., Ross, A.H., 2005. Environmental influence on mussel growth: A dynamic energy budget model and its application to the greenshell mussel *Perna canaliculus*. *Ecological Modelling* **189**: 347-362.

Richard, P., Riera, P., Galois, R., 1997. Temporal variations in the chemical and carbon isotope compositions of marine and terrestrial organic inputs in the Bay of Marennes-Oléron, France. *Journal of Coastal Research* **13**: 879-889.

Riera, P., Richard, P., 1997. Temporal variation of delta super(13)C in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oleron Bay (France): Effect of freshwater inflow. *Marine Ecology Progress Series* **147**: 105-115.

Robson, B.J., 2005. Representing the effects of diurnal variations in light on primary production on a seasonal time-scale. *Ecological Modelling* **186**: 358-365.

Roegner, G.C., 1998. Hydrodynamic Control of the Supply of Suspended Chlorophyll *a* to Infaunal Estuarine Bivalves. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **47**: 369-384.

Ropert, M., 1999. Caractérisation et déterminisme du développement d'une population de l'annélide tubicole *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) (Polychete Terebellide) associé à la conchyliculture en Baie des Veys (Baie de Seine Occidentale). Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire naturelle, pp. 172.

Ropert, M., Kopp, J., 2000. Etude des mortalités ostréicoles de l'hiver 1998/1999 en Baie des Veys. Rapport interne IFREMER/DRV/RA, pp. 52.

– S –

- Sakshaug, E., Andresen, K., Kiefer, D.A., 1989. A Steady State Description of Growth and Light Absorption in the Marine Planktonic Diatom *Skeletonema costatum*. *Limnology and Oceanography* **34**: 198-205.
- Sakshaug, E., Bricaud, A., Dandonneau, Y., Falkowski, P.G., Kiefer, D.A., Legendre, L., Morel, A., Parslow, J., Takahashi, M., 1997. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Journal of Plankton Research* **19**: 1637-1670.
- Salomon, J.C., 1986. Calculated currents in the Seine Bay. Actes de colloques Ifremer.
- Salomon, J.C., Breton, M., 1991. Long-term tidal currents in the English Channel. *Oceanologica acta* **11**: 47-53.
- Samain, J.-F., McCombie, H., 2008. Summer mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas*. The Morest Project. Editions Quae, 379 pp.
- Sarà, G., Mazzola, A., 1997. Effects of trophic and environmental conditions on the growth of *Crassostrea gigas* in culture. *Aquaculture* **153**: 81-91.
- Sarà, G., Manganaro, A., Cortese, G., Pusceddu, A., Mazzola, A., 1998. The relationship between food availability and growth in *Mytilus galloprovincialis* in the open sea (southern Mediterranean). *Aquaculture* **167**: 1-15.
- Sarà, G., Mazzola, A., 2004. The carrying capacity for Mediterranean bivalve suspension feeders: evidence from analysis of food availability and hydrodynamics and their integration into a local model. *Ecological Modelling* **179**: 281-296.
- Sarthou, G., Timmermans, K.R., Blain, S., Tréguer, P., 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research* **53**: 25-42.
- Sato, T., Imazu, Y., Sakawa, T., Kazama, T., Wakabayashi, T., Uhrenholdt, T., 2007. Modeling of integrated marine ecosystem including the generation-tracing type scallop growth model. *Ecological Modelling* **208**: 263-285.
- Savina, M., Ménesguen, A., 2008. A deterministic population dynamics model to study the distribution of a benthic bivalve with planktonic larvae (*Paphia rhomboides*) in the English Channel (NW Europe). *Journal of Marine Systems* **70**: 63-76.
- Schoemann, V., Becquevort, S., Stefels, J., Rousseau, V., Lancelot, C., 2005. *Phaeocystis* blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review. *Journal of Sea Research* **53**: 43-66.

Références bibliographiques

- Seed, R., Suchanek, T.H., 1992. Population and community ecology of *Mytilus*. Elsevier, Amsterdam, 87-169 pp.
- Simpson, J.H., Berx, B., Gascoigne, J., Saurel, C., 2007. The interaction of tidal advection, diffusion and mussel filtration in a tidal channel. *Journal of Marine Systems* **68**: 556-568.
- Smaal, A.C., Twisk, F., 1997. Filtration and absorption of *Phaeocystis globosa* by the mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **209**: 33-46.
- Smith, E.L., 1936. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **22**: 504-511.
- Solidoro, C., Pastres, R., Canu, D.M., Pellizzato, M., Rossi, R., 2000. Modelling the growth of *Tapes philippinarum* in northern Adriatic lagoons. *Marine Ecology Progress Series* **199**: 137-148.
- Sousa, R., Dias, S., Antunes, J.C., 2006. Spatial Subtidal Macrobenthic Distribution in Relation to Abiotic Conditions in the Lima Estuary, NW of Portugal. *Hydrobiologia* **559**: 135-148.
- Spillman, C.M., Hamilton, D.P., Hipsey, M.R., Imberger, J., 2008. A spatially resolved model of seasonal variations in phytoplankton and clam (*Tapes philippinarum*) biomass in Barbamarco Lagoon, Italy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **79**: 187-203.
- Steele, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography* **7**: 137-150.
- Strickland, J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* **122**: 1-172.
- Struski, C., 2005. Modélisation des flux de matières dans la Baie de Marennes-Oléron : couplage de l'hydrodynamisme, de la production primaire et de la consommation par les huîtres. Thèse de doctorat, Université de La Rochelle, pp. 334.
- Struski, C., Bacher, C., 2006. Preliminary estimate of primary production by phytoplankton in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**: 323-334.
- Sylvand, B., 1995. La Baie des Veys (Littoral occidentale de la Baie de Seine, Manche) 1972-1993. Structure et évolution à long terme d'un écosystème benthique intertidal de substrat meuble sous influence estuarienne. Thèse d'état, Université de Caen Basse-Normandie, pp. 397.

– T V W –

- Tessier, C., 2007. Caractérisation et dynamique des turbidités en zone côtière : l'exemple de la région marine Bretagne Sud. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, pp. 385.
- Tweddle, J.F., Simpson, J.H., Janzen, C.D., 2005. Physical controls of food supply to benthic filter feeders in the Menai Strait, UK. *Marine Ecology Progress Series* **289**: 79-88.
- van der Veer, H.W., Cardoso, J., van der Meer, J., 2006. The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research* **56**: 107-124.
- Videau, C., 1996. Vitesse de sédimentation et quota cellulaire de populations naturelles de diatomées. Rapport Ifremer, Université de Bretagne Occidentale, pp. 21.
- Waeles, B., Le Hir, P., Lesueur, P., 2008. A 3D morphodynamic process-based modelling of a mixed sand/mud coastal environment: the Seine estuary, France. In: Kusuda, T., Yamanishi, H., Spearman, J., Gailani, J.Z. (Eds.), *Proceedings in Marine Science*. Elsevier, pp. 477-498.
- Webb, W.L., Newton, M., Starr, D., 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra* : A mathematical model. *Oecologia* **17**: 281-291.
- Weiss, E.T., Carmichael, R.H., Valiela, I., 2002. The effect of nitrogen loading on the growth rates of quahogs (*Mercenaria mercenaria*) and soft-shell clams (*Mya arenaria*) through changes in food supply. *Aquaculture* **211**: 275-289.
- Widdows, J., Johnson, D., 1988. Physiological energetics of *Mytilus edulis* : Scope for growth. *Marine Ecology Progress Series* **46**: 113-121.
- Wiegert, R.G., Christian, R.R., Wetzel, R.L., 1981. A model view of the marsh. In: Pomeroy, L.R., Wiegert, R.G. (Eds.), *The ecology of salt marsh*. Springer Verlag, New York, pp. 183-218.

– Y Z –

- Yuan, D., Lin, B., Falconer, R.A., 2007. A modelling study of residence time in a macro-tidal estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **71**: 401-411.
- Zonneveld, C., 1996. Modelling the kinetics of non-limiting nutrients in microalgae. *Journal of Marine Systems* **9**: 121-136.

- Zonneveld, C., 1998a. Light-limited microalgal growth: A comparison of modelling approaches. *Ecological Modelling* **113**: 41-54.
- Zonneveld, C., 1998b. A cell-based model for the chlorophyll *a* to carbon ratio in phytoplankton. *Ecological Modelling* **113**: 55-70.
- Zwarts, L., 1991. Seasonal variation in body weight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **28**: 231-245.

RESUME

La variabilité spatio-temporelle des facteurs environnementaux biotiques et abiotiques influence la réponse écophysiological des bivalves (croissance, reproduction et survie). Dans cette étude, l'état physiologique des huîtres cultivées dans la Baie des Veys a été analysé par la mise en place d'un modèle d'écosystème intégrant les processus écophysiological de l'huître (croissance, maintenance et reproduction) et les processus environnementaux qui contrôlent les réponses de l'huître (apports terrigènes, météorologie, hydrodynamisme). Afin d'appréhender les différentes échelles de variabilité au sein de l'écosystème deux approches de modélisation ont été développées. La variabilité temporelle de l'échelle saisonnière à inter-annuelle a été analysée à l'aide d'un modèle sans dimension. Cette approche a montré que la variabilité des apports terrigènes (nutriments, matière en suspension) influence la dynamique du phytoplancton et par conséquent les schémas de croissance des huîtres. La variabilité spatiale a été étudiée à l'aide d'un modèle hydrodynamique. Cette approche a montré que la densité des huîtres en élevage, le temps d'immersion et les courants sont les principaux facteurs contrôlant la disponibilité en nourriture et par conséquent l'hétérogénéité spatiale de la croissance des huîtres à l'échelle de la zone ostréicole. La réponse écophysiological des huîtres à la variabilité spatio-temporelle des facteurs environnementaux a été appréhendée par la définition d'un indicateur de l'état physiologique basé sur une estimation des besoins énergétiques. Les résultats obtenus sont discutés en relation avec les phénomènes de mortalités estivales observés dans cet écosystème.

Ecophysiological response of oyster *Crassostrea gigas* to the spatio-temporal variability of environmental factors : use of an ecological model.

ABSTRACT

The spatial and temporal variability in biotic and abiotic environmental factors influence the ecophysiological response of bivalves (growth, reproduction and survival). In this study, the physiological status of cultivated oysters in the Baie des Veys ecosystem was studied using an ecosystem model which simulates ecophysiological processes of oysters (growth, maintenance and reproduction) and environmental processes which control oyster responses (river inputs, meteorology, hydrodynamic). In order to assess the spatial and temporal scales of variability in this ecosystem, two modelling approaches were developed. Temporal variability from the seasonal to the inter-annual scale was studied using a box model. Results showed that the variability in terrestrial inputs (nutrient, suspended particulate matter) has an influence on phytoplankton dynamics and consequently on oyster growth patterns. Spatial variability was assessed using a hydrodynamic model. Results highlighted that cultivated oyster density, immersion time and current velocity are the main factors controlling the availability of food and consequently spatial heterogeneity of oyster growth at the cultivation scale. The ecophysiological response of oysters to the spatio-temporal variability in environmental factors was studied using an indicator of the ecophysiological status based on energy needs. Results obtained are discussed in relation to oyster summer mortality events recorded in this ecosystem.

MOTS-CLES : Indexation rameau : *Crassostrea gigas*, Modèles écologiques, Productivité primaire (Biologie), Huîtres -- mortalité. Indexation libre : Hydrodynamisme, Etat physiologique, Apports terrigènes, Baie des Veys.

DISCIPLINE : Physiologie, biologie des organismes, populations, interactions.

UFR : Institut de Biologie Fondamentale et Appliquée, Université de Caen Basse-Normandie, 14032 Caen Cedex, France.
