



Station de la Tremblade

Mus du Loup, boîte postale 133, 17390 La Tremblade

Tél. 46.36.18.41

Fax 46.36.18.47

Télex 632 160 F

**MODELISATION DE LA PRODUCTION OSTREICOLE A
MARENNES-OLERON : INTRODUCTION D'UN MODELE DE
CROISSANCE PHYTOPLANCTONIQUE.**

Olivier RAILLARD

MODELISATION DE LA PRODUCTION OSTREICOLE A MARENNES-
OLERON : INTRODUCTION D'UN MODELE DE CROISSANCE
PHYTOPLANCTONIQUE.

INTRODUCTION

La complication d'un modèle déterministe est une action qui ne peut être envisagée sans raisons impérieuses. En plus des mécanismes nouveaux qu'il importe de connaître précisément pour les formaliser correctement, l'introduction de nouveaux paramètres, dont la valeur exacte n'est jamais connue, accroît l'incertitude du modèle (Klepper et Scholten, 1988) et affecte ainsi sa robustesse (Swartzman et Kaluzny, 1987).

A Marennes-Oléron, l'introduction d'un modèle de production primaire doit permettre d'aborder les problèmes suivants : Quelle est véritablement l'impact des débits de la Charente sur la production ostreicole ? ou plus précisément : les nutriments d'origine charentaise contrôlent-ils la production phytoplanctonique du bassin et par voie de conséquence les performances de croissance de l'huître japonaise ?

Les travaux de Bacher (1989) ayant démontré qu'en absence de production phytoplanctonique dans la zone conchylicole il existe une corrélation négative entre les stocks d'huître et leur croissance, il sera intéressant d'examiner dans quelle mesure la production locale de phytoplancton peut accroître les potentialités nutritives du bassin et rendre ainsi les performances de croissance de l'huître japonaise moins tributaires de son stock.

I. PRESENTATION

A. LE MODELE BIOLOGIQUE

1. Les variables d'état et forçantes

L'azote se révélant être, sous sa forme minérale dissoute, l'élément limitant de la production primaire (Héral et al., 1981), et sous sa forme organique particulaire (protéine) une source nutritive importante des mollusques (Héral et al., 1980) le présent modèle simulera le cycle de l'azote dans la masse d'eau et le sédiment. Les composantes pélagiques de la chaîne alimentaire sont : l'azote

minéral, le phytoplancton, le zooplancton et l'azote organique détritique. Pour la composante benthique, on distingue les huîtres, représentées par deux classes d'âge (1 an et 2 ans), et la matière organique détritique. La forte variabilité spatiale et temporelle de la turbidité enregistrée à Marennes-Oléron et l'action déterminante de ce paramètre sur la poussée phytoplanctonique (régulation de l'énergie lumineuse dans la colonne d'eau) et sur le comportement nutritionnel et de croissance de *C. gigas* (voir le modèle "huître"), justifient l'adjonction d'une variable d'état "seston minéral", qui constitue en effet le principal élément explicatif de cette turbidité. Dans le but d'estimer la productivité phytoplanctonique brute, d'une zone donnée (= boîte) (donc avant prédation par le zooplancton et les huîtres) l'évolution temporelle et spatiale de la croissance brute du phytoplancton est par ailleurs utilisée comme variable accessoire.

La température et le flux lumineux journalier moyen sont les deux variables forçantes du modèle.

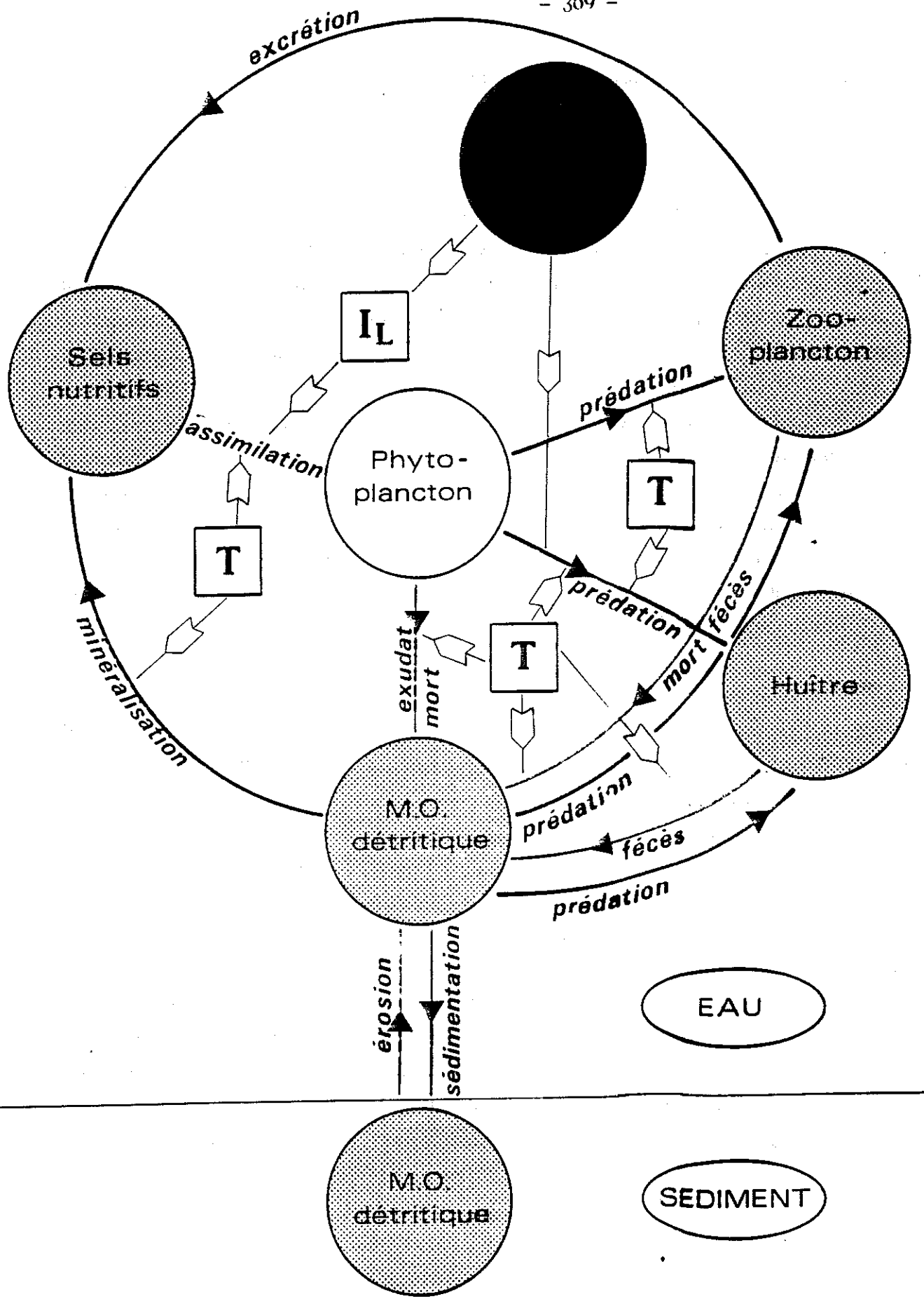
2. Description de la chaîne alimentaire

Comme l'indique la figure de la page suivante, le modèle considère que l'huître et le zooplancton se nourrissent de l'azote particulière pélagique, à la fois sous sa forme vivante et détritique pour le premier et uniquement sous sa forme vivante pour le second. Les fécès du zooplancton (fraction non assimilée de la nourriture consommée) viennent alimenter le compartiment détritique de la masse d'eau qui rejoint par sédimentation celui du fond.

Pour le cas des mollusques on distingue deux types de rejets :

- les pseudo-fécès, dont on estime qu'ils ne présentent pas de différence sur le plan structurel avec la nourriture consommée (Bernard, 1974), et qui par conséquent, rejoignent le pool phytoplanctonique et détritique de l'eau.
- les fécès qui, résultant d'une dégradation digestive partielle du bol alimentaire et d'une compaction au niveau des intestins (Sornin, 1981), alimentent directement la composante détritique du sédiment.

Le mécanisme de la remise en suspension renvoie la matière organique dégradée dans la masse d'eau. Le stock d'azote minéral, pourvu à la fois par la minéralisation de la matière organique de l'eau et par l'excrétion



T température de l'eau
I_L intensité lumineuse disponible dans la colonne d'eau

zooplanctonique, est transformé en matière organique vivante (phytoplancton) par le mécanisme de la photosynthèse.

Dans l'état actuel des choses, les relations entre l'huître et son milieu se résument à un accroissement de la sédimentation des particules pélagiques végétales et détritiques provoqué par la filtration de l'eau par les mollusques, ce qui n'est qu'une représentation partielle de la réalité. En effet, dans le milieu naturel l'action des mollusques se caractérise également par une stimulation de la régénération de l'azote organique (Kaspar et al., 1985) due à une dégradation plus active de la matière biodéposée (fécès) (Verhoff et De Pinto, 1977), et à l'excrétion dissoute des mollusques (Kautsky et Vallentimus, 1980). Selon Kaspar et al. (1985) la régénération par excrétion dissoute serait 3 fois plus rapide que celle de la matière organique située sous un banc de moules et 4 fois supérieure à celle d'un sédiment dépourvu de mollusques. D'après Kautsky et Vallentimus (1980) l'excrétion dissoute des mollusques serait à l'origine de la remanence du bloom phytoplanctonique dans la période post-printanière. L'huître se présente alors, comme un facteur d'enrichissement ponctuel du milieu.

Un autre aspect de l'action positive des animaux filtreurs est signalé par Kautski et Evans (1987) : les fécès caractérisés par une forte teneur en eau et une faible densité (Sornin, 1981 ; Stuart et al., 1982) sont facilement remis en suspension et viennent ainsi alimenter la colonne d'eau en particules fines lentes à sédimenter et donc plus disponibles. De même que Klepper et Scholten (1988) nous avons fait l'hypothèse que l'action déplétrice des mollusques prévalait sur celle des mécanismes sus-évoqués, ce choix s'appuyant sur les observations de Cloern (1982), Officer et al. (1982), Fréchette et Bourget (1985b) et Kaspar et al. (1985). Sur d'autres points, ce modèle biologique peut également apparaître comme une représentation très simplifiée de la réalité (au risque peut-être d'être simpliste). Les modèles d'écosystèmes du même type sont plus complets et plus précis. Pour reprendre une nomenclature classique des chaînes trophiques des écosystèmes marins côtiers, les sels nutritifs considérés sont généralement l'azote, le phosphore et la silice, le phytoplancton est décrit à l'aide de plusieurs compartiments, les algues siliceuses (diatomées) sont distinguées des algues non siliceuses (Klepper et Scholten, 1988), les algues pélagiques du phytobenthos (Baretta et Ruardij, 1988 ; Klepper et Scholten, 1988), les herbivores et carnivores pélagiques sont regroupés par espèces, par groupes trophiques (Wiegert et Penas-Lado, 1986 ; Keizer et al., 1987) ou par classe d'âge (Kremer et Nixon, 1978). On retrouve également des descriptions très précises de la faune

benthique, généralement, suivant sa taille (macrofaune, méiofaune) et son mode de nutrition (dépositivore, détritivore, suspensivore) (Keizer et al., 1987). Le niveau de connection de ces différentes variables (liens trophiques principalement) est aussi plus élevé que dans le modèle présent. L'excrétion des espèces benthiques ou le grazing du zooplancton sur la matière détritique (relation avec les nutrilités), ici négligés, sont des processus souvent pris en compte dans les modèles (Kremer et Nixon, 1978 ; Radford et al., 1981 ; Keizer et al., 1987 ; Klepper et Scholten, 1988).

Il ne fait pas de doute que l'ensemble des variables et relations signalées et formalisées par ces auteurs soient transposables et applicables dans leur principe au cas particulier de Marennes-Oléron. Ces choix de structure sont généralement déterminés par le niveau des connaissances acquises sur l'écosystème à modéliser et par les objectifs de la modélisation (Jorgensen, 1988). La formalisation actuelle de l'écosystème de Marennes-Oléron nous paraît suffisante a priori et dans un premier temps, pour répondre aux problèmes posés. Les modèles complexes sont des outils lourds, coûteux en temps calcul, et le fait de multiplier le nombre des variables et des équations ne les rend pas nécessairement plus réalistes mais accroît inéluctablement l'incertitude de leurs résultats (Jorgensen, 1988). Un modèle simple, à même de montrer les tendances générales, est, pour cette raison, préférable.

Précisons que ces options ne sont pas définitives et que si les réponses du modèle ne s'avéraient pas satisfaisantes, il est envisagé dans un deuxième temps d'introduire de nouvelles relations et variables au sein de la chaîne alimentaire afin d'en améliorer la représentation.

3. Les lois du modèle

Le modèle de production primaire et zooplanctonique n'a pas subi de modifications importantes par rapport à sa version originelle (Mencsguen, 1989).

L'effet de la température sur la vitesse des processus est considérée comme exponentielle sur la plage habituelle des températures de la mer à Marennes. La croissance du phytoplancton est déterminée par une loi de Michaelis-Menten pour l'effet des sels nutritifs et de Steele pour celui de la lumière dont le coefficient d'atténuation est une fonction linéaire de la concentration de seston minéral (Cloern, 1987 ; Chapelle, com. pers.) ; sa mortalité naturelle est asservie

au degré de limitation de croissance rencontrée par le phytoplancton. Le niveau d'activité nutritionnelle du zooplancton (broutage) est régulé par la concentration d'azote particulaire pélagique végétal d'après une loi d'Ivlev. L'efficacité d'assimilation (pourcentage assimilé de la nourriture consommée) est une fonction exponentielle inverse de la ration, le taux d'excrétion est calculé en prenant la valeur maximale entre une fraction constante de la nourriture assimilée et le taux d'excrétion basal croissant exponentiellement avec la température. Une loi du premier ordre gouverne la reminéralisation de la matière organique.

Les lois de nutrition et de croissance de l'huître japonaise sont celles exposées au chapitre précédent. L'azote consommé puis assimilé par le mollusque est converti en calorie avec un coefficient supérieur pour le compartiment vivant (phytoplancton), la croissance somatique et gonadique d'un individu, pour chacune des classes d'âge, est obtenue après retrait des dépenses métaboliques (respiration) de l'énergie ainsi assimilée. La décroissance des effectifs des populations des deux classes d'âge (1 et 2 ans), au cours de l'année, est simulée par une loi exponentielle (Bacher, 1989).

Les équations du modèle biologique sont présentées à l'annexe 1.

B. Le modèle de transport hydrodynamique

La partition géographique du Bassin de Marennes-Oléron est imposée par la variabilité spatiale des différentes variables simulées. Le transport des éléments particuliers et dissous est assuré par un modèle physique d'advection-dispersion dont les paramètres sont calculés d'après le modèle courantologique bidimensionnel à bancs découvrants du L.C.H.F (Anon, 1979b).

La faible profondeur du Bassin, associée au brassage intense de la colonne d'eau par les courants de marée et le vent, permet de supposer une répartition homogène des composantes particulières et dissoutes de la masse d'eau selon l'axe vertical.

Les échanges avec le fond ne sont pas, à proprement parlé, simulés. La sédimentation est supposée constante et s'applique aux particules détritiques de la masse d'eau. La remise en suspension est exprimée d'après une fonction

sinusoïdale, propre à reproduire l'engraissement du sédiment en été et son érosion en hiver.

1. Emprise du modèle, discrétisation spatiale et temporelle

L'emprise géographique du modèle doit être telle que les mécanismes simulés n'influencent pas les conditions aux limites. Le modèle est ainsi bordé, par une frontière Nord qui reçoit des apports de type océanique (pertuis d'Antioche), par une frontière Est où se déverse la Charente, et une frontière au sud du bassin qui alimente le modèle par des apports de nature océanique identiques à ceux de la limite Nord.

La simulation des processus biologiques considérés dans le cas présent ne nécessite pas, eu égard aux incertitudes quant à leur formulation, la précision apportée par les modèles hydrodynamiques (Bird et Hall, 1988). En conséquence, le modèle courantologique du L.C.H.F est moyenné dans l'espace et le temps (modèle en boîtes) et ce, en accord avec les échelles de temps et d'espace des mécanismes biologiques. Cette opération a également l'avantage de faciliter la mise en oeuvre du couplage de la physique et de la biologie.

Les compartiments vivants de la chaîne alimentaire pélagique ainsi que les mollusques sont supposés intégrer les fluctuations dont la période est inférieure à celle de la marée (12h30). Cette échelle de temps est celle adoptée par d'autres auteurs pour des modèles du même type associant physique et biologie. (Baretta et Ruardij, 1988 ; Klepper et Scholten, 1988).

Plusieurs critères décident de la partition géographique de la zone :

- d'ordre courantologique, le tracé des boîtes aura soin de délimiter des zones hydrodynamiquement homogènes (en vitesse et en direction), définies approximativement à l'aide des grilles de courants résiduels eulériens du modèle physique du L.C.H.F. La taille de ces boîtes est de l'ordre de celle de l'excursion de marée responsable de l'homogénéisation des masses d'eau (quelques Km) (Bacher, 1989).

- d'ordre biologique, l'homogénéité est de ce point de vue plus difficile à cerner, étant donné le nombre des variables à considérer. Les boîtes Sud doivent tenir compte des zones ostreicoles ; l'estuaire de la Charente, qui

présente d'importants gradients de salinité et de turbidité (Ravail et al., 1987), est scindé en 2 boîtes (fig. 2).

2. Calcul des débits advectifs et dispersifs

Les débits résiduels entre les boîtes i et j sont représentés par :

$$D(i,j) = M \int_C \vec{n} \cdot \vec{u} \cdot H dt$$

où M est la longueur de la maille, H sa hauteur, n la normale à la frontière, u le vecteur vitesse, T la période de la marée. C est la courbe polygonale constituant la frontière entre les boîtes i et j.

Les débits moyens de la Charente sont calculés d'après les valeurs obtenues sur 10 années de mesure (Héral et Razet, com. pers.).

Les échanges dispersifs traduisent la turbulence induite par le déplacement des masses d'eau au cours d'une marée, soit pour une interface ij (entre la boîte i et la boîte j), une valeur proportionnelle à la somme des débits non signés (volume oscillant) qui la traversent pendant cette période. Le volume oscillant est calculé de manière analogue au débit résiduel :

$$Vo(i,j) = M \int_C |\vec{u} \cdot \vec{n}| \cdot H dt$$

Les débits et volume oscillants sont calculés pour deux coefficients de marée, un coefficient de mortes-eaux et un coefficient de vives-eaux. Le cycle de marée est reconstitué dans la simulation par interpolation linéaire en fonction du temps entre ces deux lots de paramètres (Bacher, 1989). La variabilité saisonnière de l'amplitude des coefficients de marée n'est donc pas prise en compte.

3. Equation d'advection-dispersion

En absence de processus d'ordre biologique, l'évolution de la concentration d'une variable pélagique dans la boîte i est calculée d'après un schéma décentré-amont.

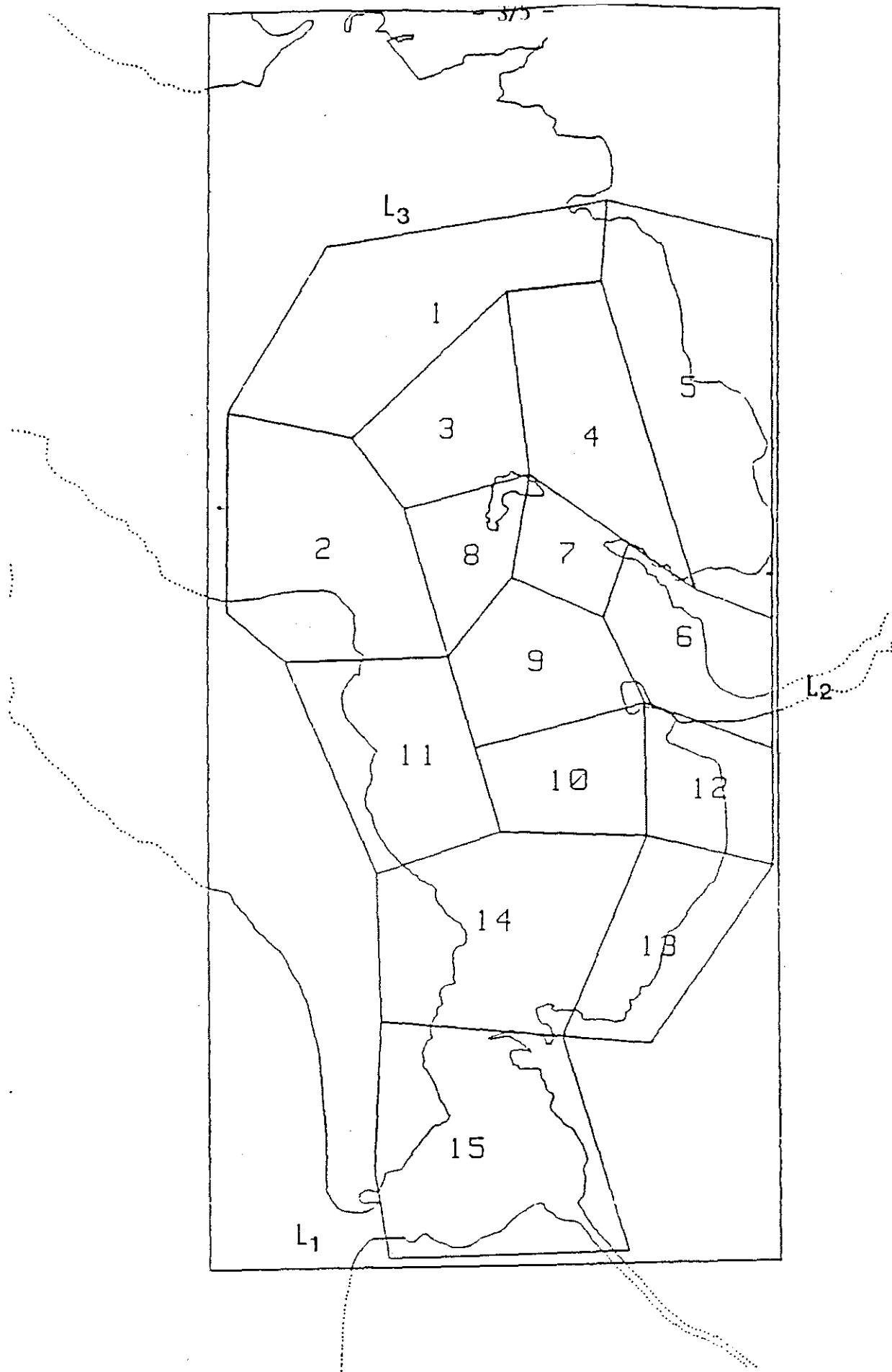


fig. 2 : Partition géographique du Bassin de Marennes-Oléron.

L1 : limite Océanique sud (Maumusson) ; L2 : limite Charente
 L3 : limite Océanique nord (Antioche)

$$V_i \cdot \frac{dC_i}{dt} = \underset{A}{D_{ij} \cdot C_i} + \underset{B}{D_{ji} \cdot C_j} + \underset{C}{K_{ij} \cdot (C_j - C_i)}$$

V_i est le volume de la boîte i

A désigne la quantité de la substance qui quitte la boîte i sous la condition que D_{ij} soit négatif, et B la quantité entrant dans cette même boîte si D_{ij} est positif.

Le dernier terme C de l'équation traduit les échanges dispersifs dont le sens est fonction du gradient de concentration entre les boîtes adjacentes. Le coefficient K_{ij} est décrit empiriquement par :

$$K_{ij} = C_{disp} \cdot V_o(ij)$$

4. Calage du modèle d'advection-dispersion

La valeur du coefficient de proportionnalité (c_{disp}) qui, appliquée au volume oscillant permet de quantifier les échanges dispersifs, est obtenue par calage manuel de la salinité simulée sur les mesures réalisées pendant 5 ans en un point central du bassin (station du Chapus). Les équations d'advection-dispersion sont résolues par un algorithme de Runge-Kutta à pas variable.

a. Variations de salinité aux limites du modèle

La salinité de la Charente est considérée comme nulle pendant toute l'année.

Le cas des frontières Océaniques est plus complexe. En fait, il n'existe pas de mesures de salinité qui reflètent les conditions hydrologiques du large. En raison de sa proximité avec la Charente, la station "Boyard" reste influencée pendant les périodes de crue par les apports de cette rivière et, par conséquent, les salinités mesurées à cet endroit sont impropres à alimenter le modèle de transport dans son emprise géographique actuelle.

Le scénario de type océanique est, malgré tout, bâti d'après ces mesures. L'aspect océanique étant restitué d'une part, en rehaussant, de manière empirique, les salinités mesurées en ce point, et d'autre part, en ne conservant

qu'un rythme mensuel de variation de ce même paramètre (les oscillations vives-eaux/mortes-eaux sont induites par la variation de l'intensité du mélange des eaux océaniques et de Charente). Les valeurs journalières de salinité, sur une année, sont ensuite obtenues par interpolation linéaire entre les valeurs mensuelles ainsi estimées. La présence d'une dessalure hivernale est expliquée par l'intrusion des eaux de Gironde (Dechambenoy et al., 1977).

b. Variation de salinité à la station de référence (Chapus).

La série journalière est calculée d'après les mesures bimensuelles (mortes-eau, vives-eau) effectuées par le laboratoire IFREMER (base de données RAZLEC). Le cycle de marée (mortes-eaux, vives-eaux) est restitué par interpolation linéaire entre les séries de vives-eaux d'une part, de mortes-eaux d'autre part, puis entre les deux séries obtenues. De cette façon, les valeurs journalières de salinité sont estimées en tenant compte de la variabilité saisonnière et du cycle de marée. En répétant ce calcul sur cinq années de données, on peut filtrer les perturbations météorologiques du signal en moyennant les cinq séries temporelles obtenues (Bacher, 1989).

c. Simulations

Les simulations sont réalisées, pendant 310 jours, pour 4 valeurs du coefficient "cdisp". De par l'importance de son forçage hydrodynamique aux limites, le modèle est peu sensible aux conditions initiales. Aussi la salinité de départ est fixée dans chacune des boîtes, à sa valeur mesurée si elle existe, à 30 ‰ sinon.

A l'instar de ce qui est observé, l'interpolation entre un champ de vives-eaux et un champ de mortes-eaux génère des oscillations de salinité sur l'ensemble du modèle, même si les valeurs fournies aux limites en sont dépourvues. Induites par les différences de mélange des masses d'eau en mortes et en vives-eaux, ces fluctuations sont plus vives en période de crue de la Charente, lorsque le contraste entre les concentrations du Bassin et celles des limites marines est maximal (fig. 3).

Dans la fourchette considérée, la valeur du paramètre "cdisp" détermine, principalement, l'amplitude de ces oscillations et le niveau moyen de salinité sur l'année. A valeur croissante, la courbe simulée retrouve une évolution de type

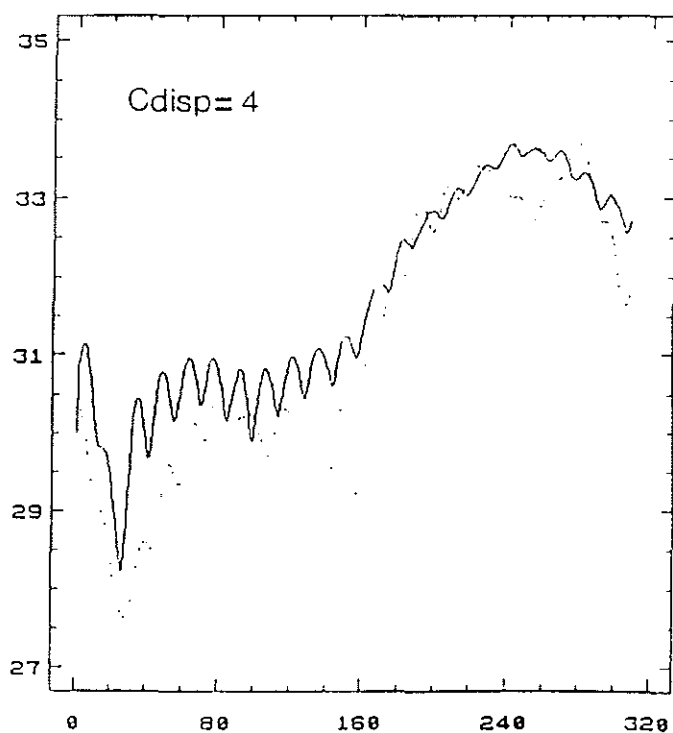
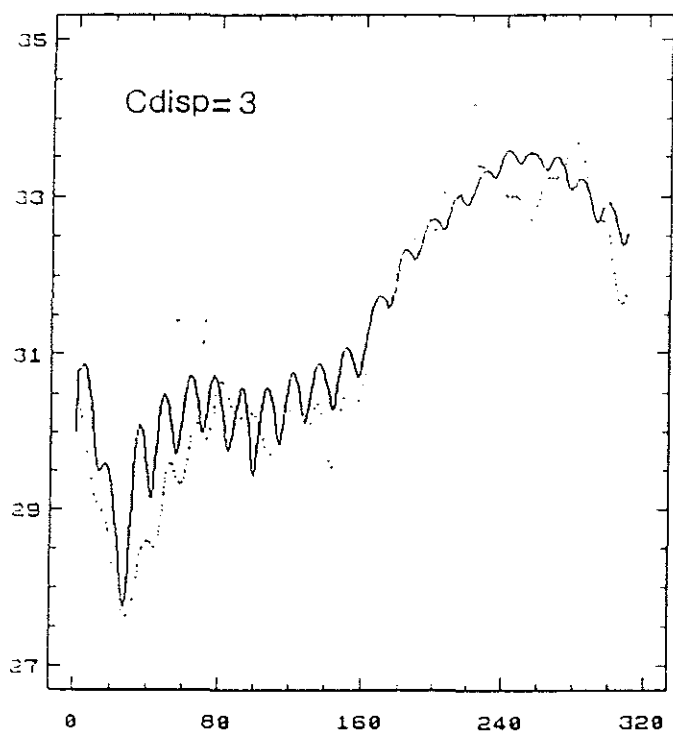
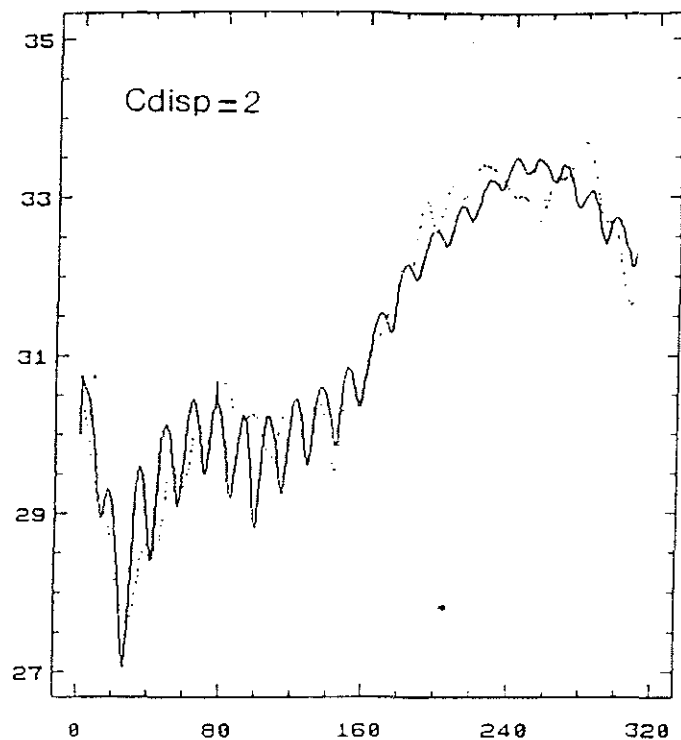
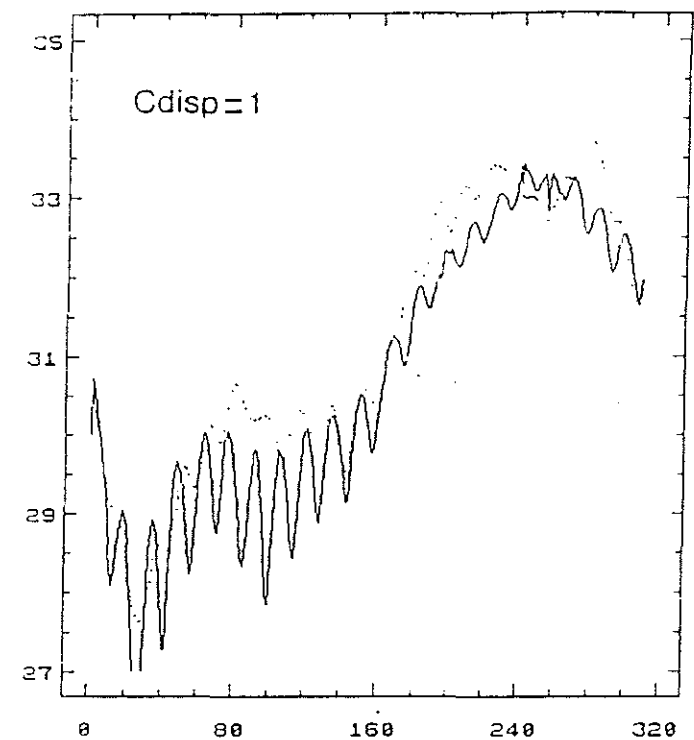


Fig. 3 : Calage du modèle physique d'advection-dispersion sur les salinités mesurées au Chapus (.....).

plus Océanique, caractérisée par une atténuation des oscillations et un réhaussement général des valeurs de salinité.

Pour le choix de la valeur de "cdisp", deux éléments quantitatifs de comparaison entre la courbe simulée et de référence ont été retenus : concordance sur les niveaux de salinité et sur l'amplitude de leurs oscillations.

Empiriquement, la valeur optimale de "cdisp" oscillerait entre 2 et 3. Pour $cdisp=2$, la courbe simulée suit de manière satisfaisante la tendance générale de l'évolution mesurée, en revanche les fluctuations tidales sont trop accentuées (fig. 3). Les salinités calculées avec $cdisp=3$ sont le plus souvent surestimées mais l'atténuation des amplitudes de variations, selon le cycle de marée, qui en résulte rend, de ce point de vue, une évolution simulée plus proche des mesures.

Il est à noter, que cette nécessité d'une augmentation des apports océaniques (= augmentation de la valeur de cdisp), qui conduit à une surestimation de la salinité, pour reproduire correctement les variations de salinité liées au cycle lunaire, atteste, au niveau du modèle, d'une influence trop marquée des apports charentais dans le mélange des eaux au centre du Bassin.

Cette faiblesse du modèle physique peut être imputée à la partition géographique de la zone, au choix de l'échelle temporelle (résiduelle de marée) ou plus simplement à notre méconnaissance des conditions aux limites du modèle.

La variabilité spatiale de l'évolution temporelle de la salinité est examinée pour une valeur donnée de cdisp ($cdisp=3$) (fig. 4). La zone Nord (2) du Bassin conserve les caractéristiques des eaux du large. Au niveau du panache de la Charente (boîte 6) la confrontation des eaux océaniques avec celles de la rivière génèrent de fortes oscillations hebdomadaires, également présentes, bien que très atténuées, à l'ouest, dans la boîte 7. Sur le même axe, il est notable que l'influence du fleuve disparaisse presque totalement de l'évolution de la salinité en boîte 8. Les mesures réalisées en ce point (Boyard), indiquent des valeurs plus basses et de plus fortes variations au cours du cycle de marée, révélant ainsi un intrusion notable des eaux de Charente, que le modèle ne semble pas en mesure de pouvoir reproduire.

Au sud de cette ligne, la signature des eaux charentaises est très marquée à l'Est (boîte 13), à l'inverse, la zone ouest conserve de fortes caractéristiques

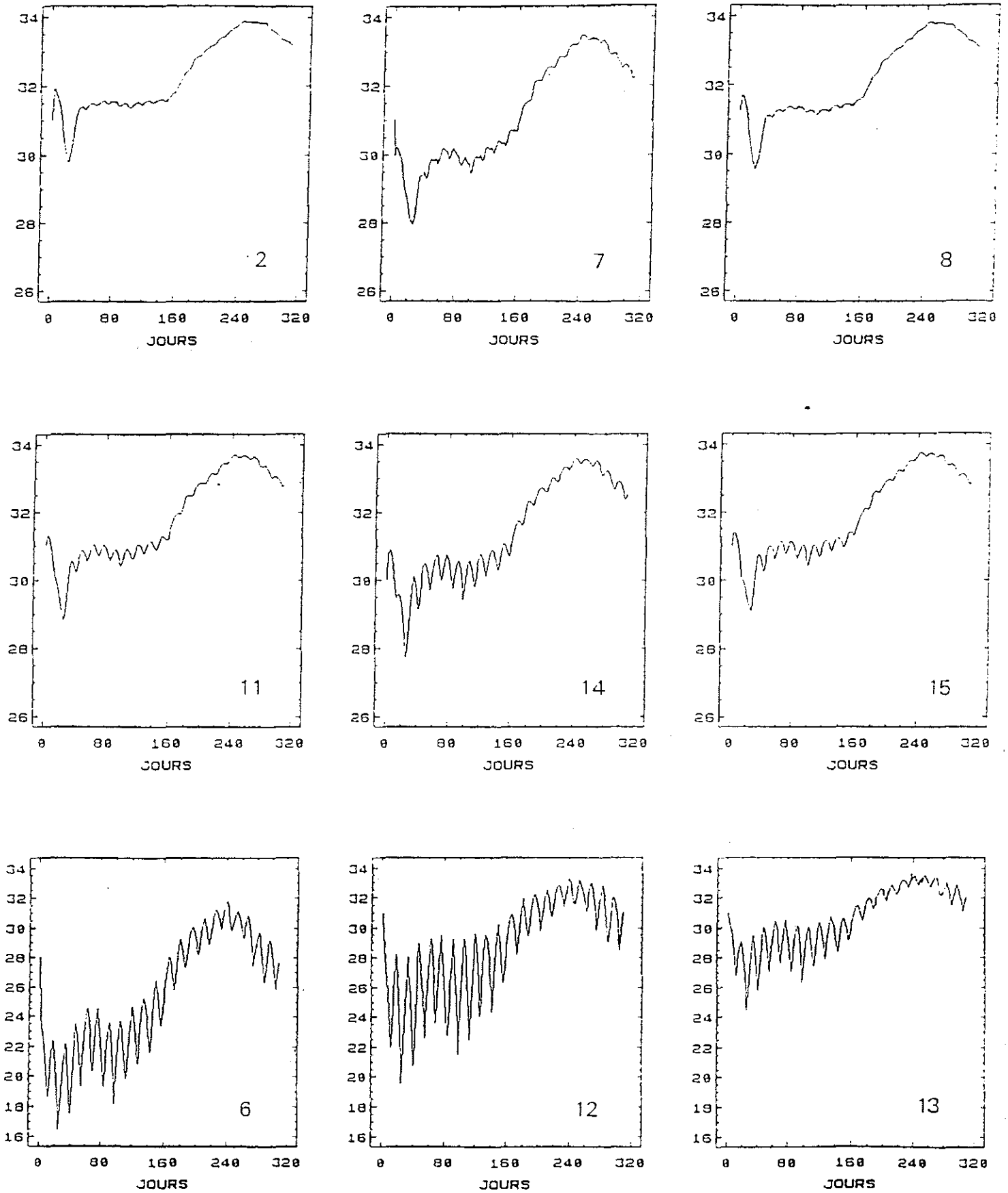


fig. 4 : Evolution temporelle simulée de la salinité dans plusieurs boîtes du modèles.

océaniques (boîte 11). Cette partition hydrologique Est-Ouest du Bassin est mentionnée dans les travaux du L.C.H.F. (Anon, 1973 a et b). Le mélange, réalisé dans la boîte 14 présente les aspects et les défauts évoqués plus haut. La limite océanique au sud du modèle influence modérément (et par dispersion uniquement) les salinités de la boîte 15.

En résumé, le modèle physique reproduit de manière relativement satisfaisante l'évolution temporelle de la salinité dans la boîte de référence, ce qui autorise son utilisation pour la simulation de la production primaire et secondaire sur l'ensemble du Bassin. Toutefois, les défauts de ce modèle, la sous-estimation de l'influence de la Charente vers l'ouest et, à l'inverse sa surestimation vers le sud, devront rester présents à l'esprit lors de l'interprétation des futurs résultats.

II. SIMULATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE ET SECONDAIRE DU BASSIN DE MARENNES-OLERON.

A. MISE EN PLACE DES SIMULATIONS

1. Conditions aux frontières du modèle

Les scénarios aux limites géographiques du modèle concernent l'ensemble des variables pélagiques. Afin de gommer les perturbations météorologiques du signal, une année hydrobiologique-type est reconstituée à l'aide des mesures effectuées pendant plusieurs années dans les différentes stations du Bassin (base de données Razlec). La méthode de calcul est la suivante : les concentrations journalières sont obtenues par interpolation linéaire entre les valeurs mensuelles, elles-mêmes estimées en moyennant l'ensemble des mesures réalisées dans le même mois, pendant 10 ans.

Le cas de l'azote détritique est particulier puisque qu'il n'est pas directement mesuré dans la colonne d'eau. Sa concentration est ici estimée en retranchant à la concentration de protéines particulières converties en azote (= azote particulaire total) celle du phytoplancton (= azote particulaire organique vivant).

La limite Charente

Les mesures de seston minéral effectuées dans le panache de la Charente sont utilisées à la reconstitution de la série temporelle à la limite-est du modèle. Il faut cependant noter que les concentrations observées à cette station relèvent certainement plus de processus locaux (dépôt-érosion, bouchon vaseux), qui ne sont pas modélisés, que des charges turbides en provenance de l'amont de la rivière (Héral, comm. pers.). Déplacer le scénario de seston minéral, établi à partir des données mesurées dans l'estuaire (boîte 6), vers la sortie de la Charente conduirait, au niveau du modèle, à une dilution des teneurs sestoniques dans cette même boîte et par suite à leur sous-estimation sur l'ensemble du Bassin. Pour pallier cet inconvénient, les valeurs introduites à la frontière sont celles, plus élevées, mesurées près du fond.

La Charente, ou plus exactement son estuaire, est une source également non négligeable de matière organique détritique (Héral et al., 1984). Le cycle annuel est constitué suivant un schéma identique à celui utilisé pour le seston minéral.

La série chronologique d'azote dissous (No_3) est calculée d'après les concentrations et les débits mesurés dans les différents affluents de la rivière (Héral et Razet, comm. pers.). Les séries temporelles de la frontière "Charente" sont présentées à la figure 6.

La limite océanique

Toutes les variables pélagiques y sont représentées. Les problèmes évoqués précédemment, qui concernent la validité des mesures à Boyard en tant que source océanique d'alimentation du modèle, restent d'actualité. Les pseudo-limites océaniques sont obtenues de la manière suivante :

Sous l'hypothèse, que le Bassin soit un facteur d'enrichissement des eaux océaniques (pour les variables concernées par le modèle biologique), on admet à l'inverse que l'évolution temporelle des concentrations au large peut être représentée par une certaine "dilution" des concentrations mesurées à Boyard (voir plus haut). La valeur du facteur de dilution est déterminée en calant les courbes simulées, par le modèle de production primaire, de l'azote minéral et du phytoplancton dans la boîte 8, aux données de Boyard (fig. 17).

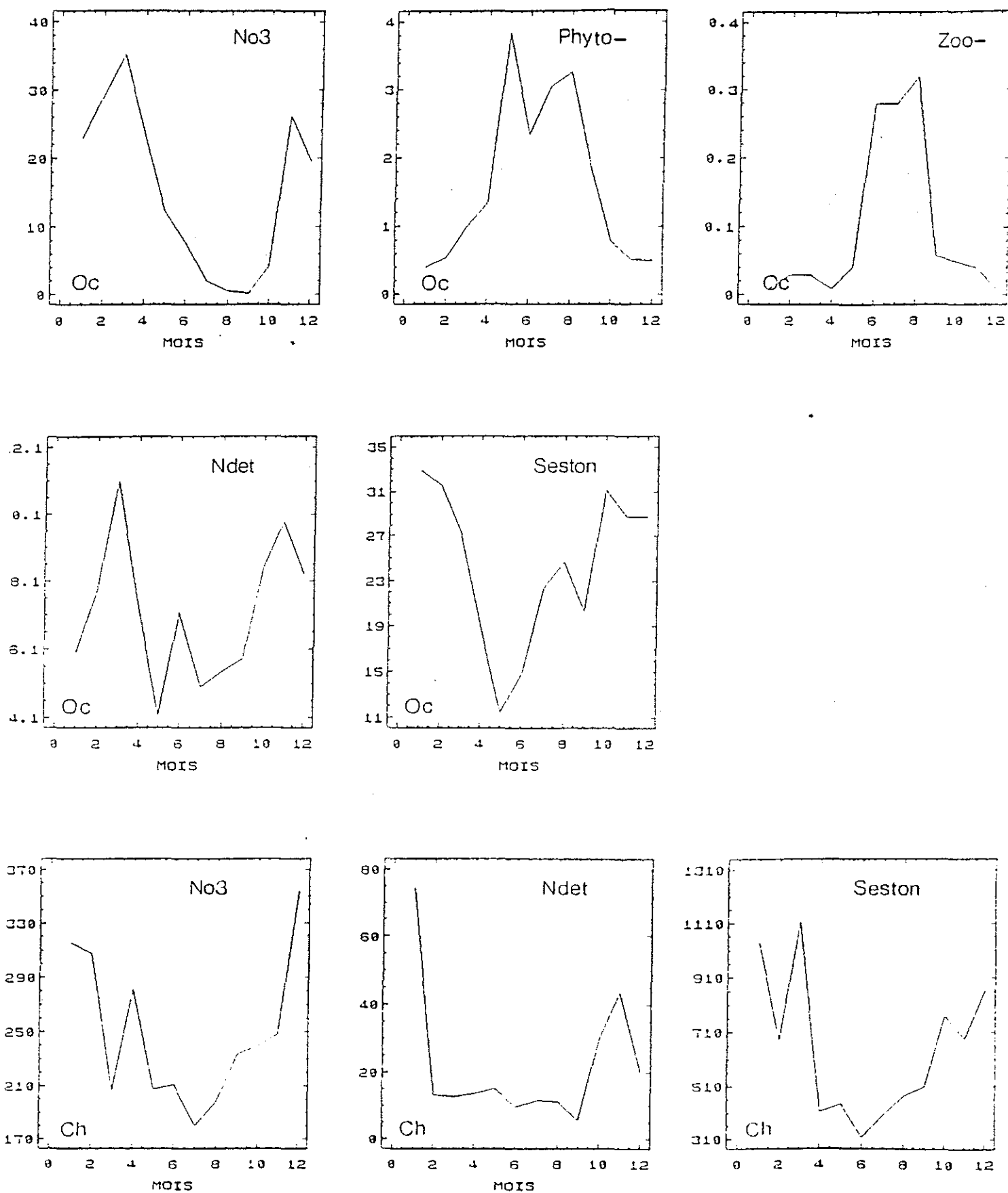


fig. 5 : Conditions hydrobiologiques aux limites Océaniques (Oc) et à la limite Charente (Ch) du modèle. Les concentrations sont exprimées en mmol/l à l'exception de celles du seston minéral qui sont exprimées en mg/l.

La calibration s'est attachée à reproduire une évolution correcte de la concentration des nitrates durant la période de production phytoplanctonique. La sous-estimation des concentrations hivernales qui en a résulté n'est pas gênante dans la mesure où les niveaux restent bien supérieurs au seuil de limitation. L'absence des oscillations vives-eaux/mortes-eaux dans la simulation du nitrate et du phytoplancton est en partie imputable à la sous-estimation par le modèle physique de l'influence des apports de Charente dans ce secteur du Bassin (voir simulation de la salinité). Signalons également la disparition du pic estival de phytoplancton provoquée par l'action conjointe de l'abaissement des niveaux de nitrate et de l'augmentation des charges sestoniques.

2. Conditions initiales

L'importance du forçage courantologique rend, ici aussi, (voir "calage du modèle d'advection-dispersion"), le modèle peu sensible aux valeurs de départ des variables pélagiques, qui sont, pour cette raison, fixées approximativement d'après les mesures.

Le nombre d'individus par boîte et classe d'âge est estimé à partir des échantillonnages annuels réalisés pour deux classes de poids et par strate géographique, sur l'ensemble du Bassin, depuis 1984 (Bacher et al., 1986 ; Bodoy et al., 1987). Les poids de départ des individus de la première et de la seconde classe d'âge sont issus de valeurs moyennes mesurées sur le terrain.

Les stocks de matière détritique sur le fond sont inconnus ; en première approximation, leur niveau est pris égal à 0 dans toutes les boîtes.

3. Evolutions temporelles et spatiales des variables forçantes

Le cycle annuel moyen de la température de l'eau, mesuré par Ravail et al. (1988) est approché par sa première harmonique (Menesguen, 1989) :

$$\text{Temp} = 14 + 5 \cdot \sin \left(\frac{2\pi}{365} \cdot (t-140) \right) \text{ (fig.7)}$$

L'évolution saisonnière du flux lumineux journalier moyen, dans la bande 400-700 nm a été estimé selon l'algorithme de Brock (1981) d'après les

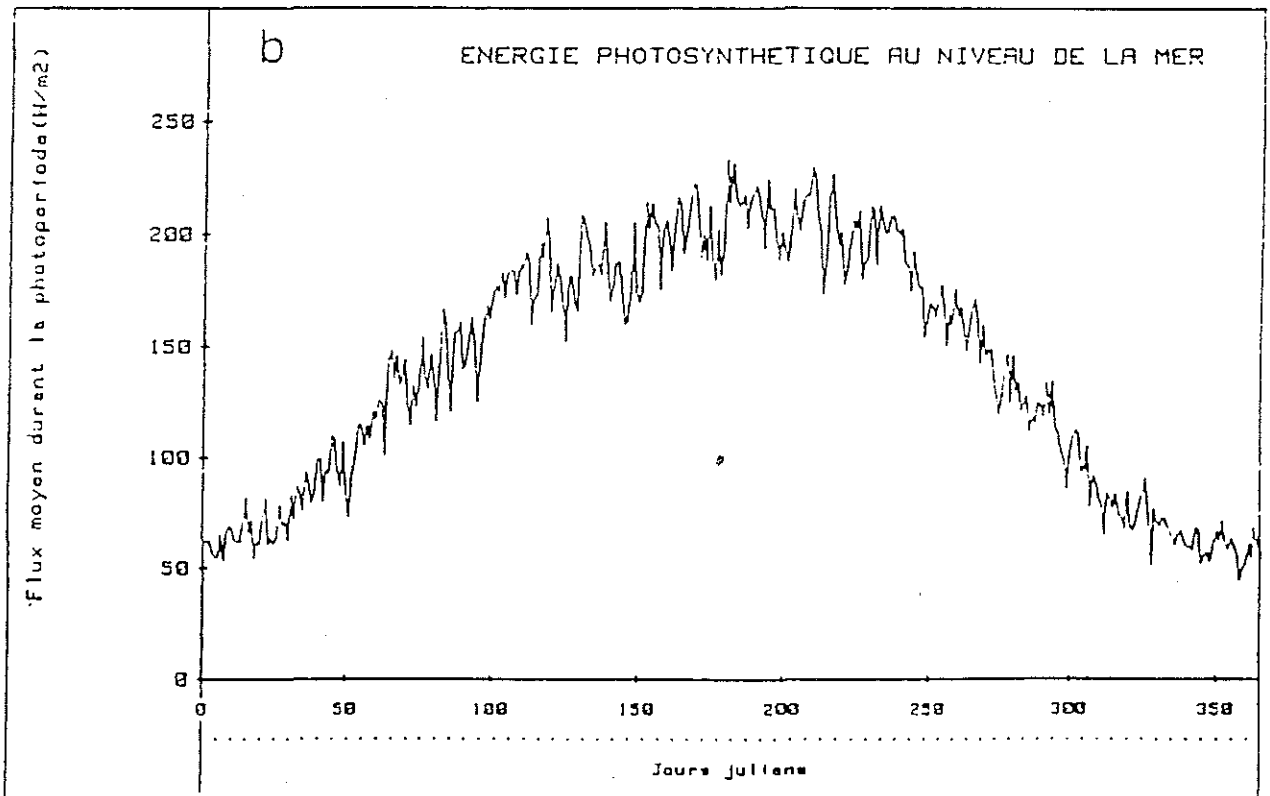
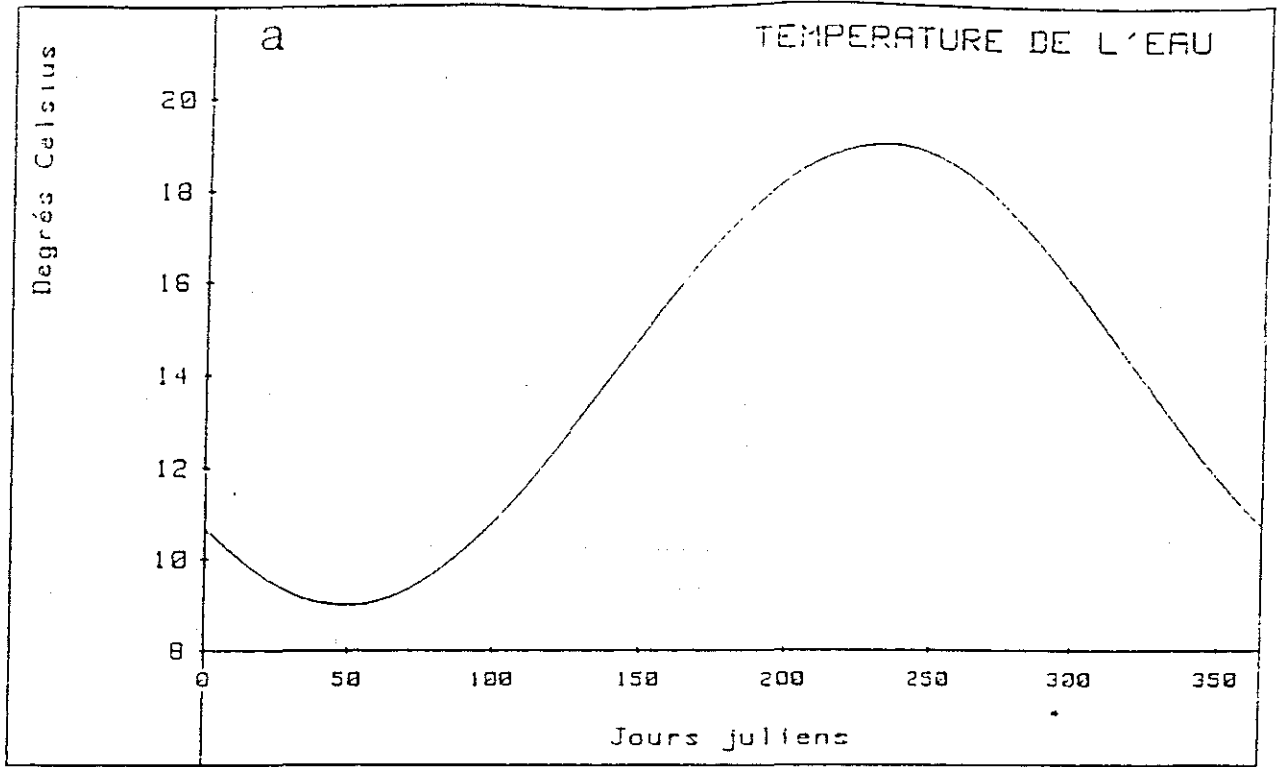


fig.7 : Variables forcantes climatiques.
a : température de l'eau
b : P.A.R en surface (année moyenne sur 20 ans)

insolations journalières mesurées à la station de La Rochelle entre 1964 et 1984 (Menesguen, 1989) (fig. 7).

B. SIMULATIONS

1. Cas où les huîtres sont exclues du réseau trophique

Dans une première étape, la croissance des mollusques a été considérée sans effet sur les flux de matière au sein du Bassin. Cette hypothèse de travail, irréaliste, permet néanmoins d'étudier le comportement du phytoplancton libéré de la pression prédatrice des mollusques. Ensuite, la comparaison de ces résultats avec ceux obtenus lorsque l'huître fera partie intégrante de la chaîne alimentaire, sera utilisée pour étudier l'impact, dans l'espace et le temps, des mollusques sur les concentrations particulières (déplétion) et sur sa propre croissance.

Afin d'étudier plus précisément le mécanisme de la croissance phytoplanctonique dans le Bassin, les évolutions journalières entre 10 et 14 h, de sa limitation par la lumière, par l'azote dissous et celle de la croissance brute sont également utilisées.

a. Simulation du seston minéral

Son évolution se caractérise par une forte variabilité tant sur le plan spatial que temporel (fig.9). Au nord, les apports de Charente interviennent peu dans l'évolution de la turbidité qui conserve les traits principaux du cycle de type océanique (3). Au centre du Bassin, on retrouve la partition hydrologique observée sur les salinités, avec un gradient est-ouest (13-11) prononcé aussi bien pour les niveaux de concentrations minérales que pour l'amplitude de leurs oscillations. La limite océanique sud dilue et stabilise l'évolution de la turbidité dans la boîte 15.

Les mesures réalisées à Boyard et dans l'estuaire de la Charente ayant servi à la constitution des cycles aux limites géographiques du modèle ne peuvent être employées pour la validation dans la représentation spatio-temporelle de l'évolution du seston minéral. En conséquence, les mesures effectuées au Chapus restent la seule base de données utilisables pour la validation.

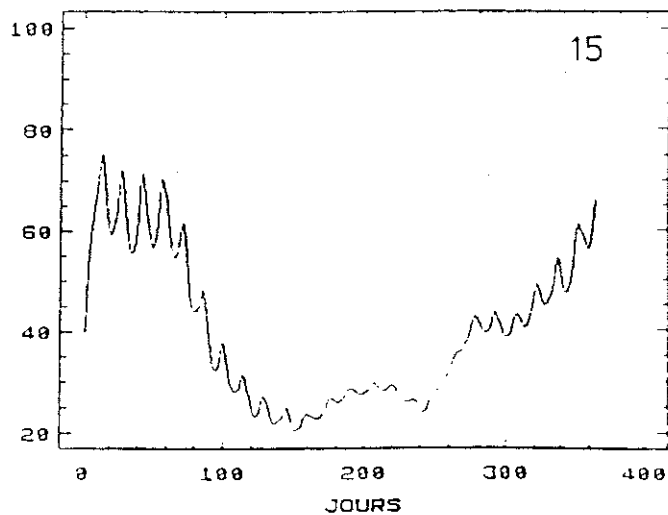
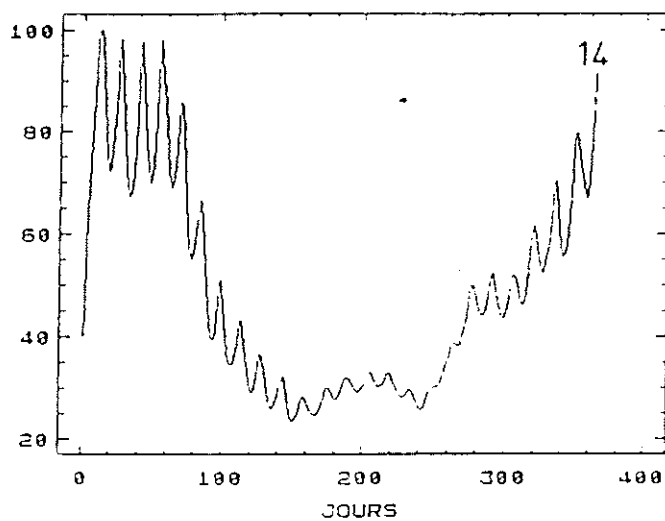
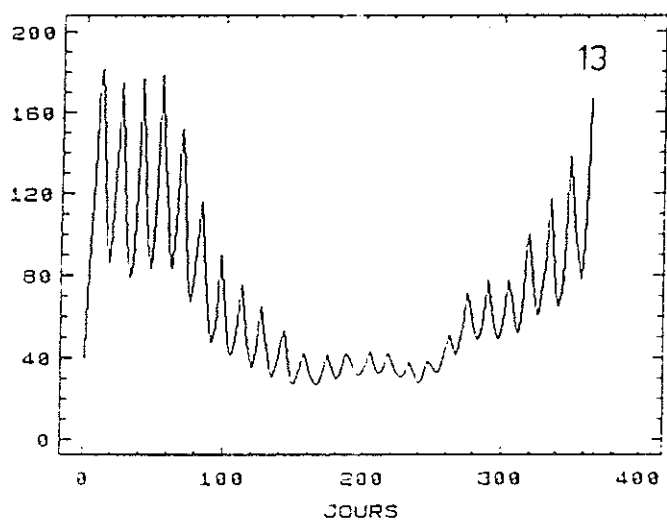
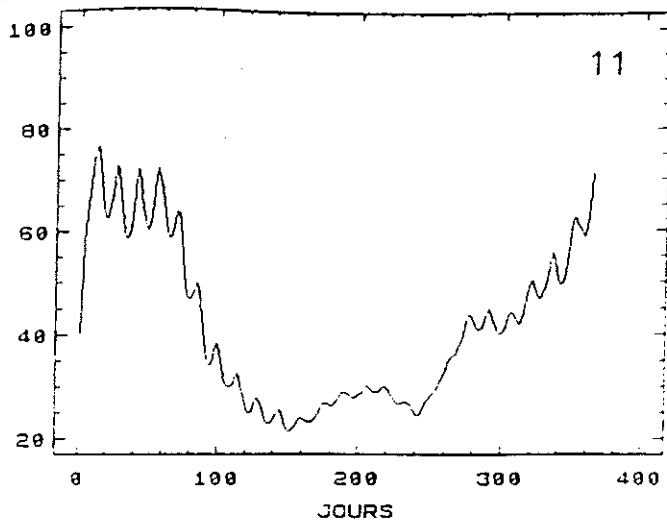
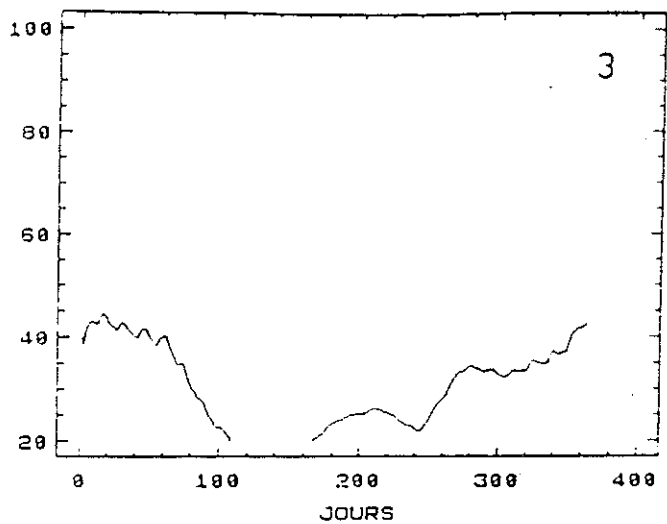


fig. 9 : Evolution temporelle simulée de la concentration de seston minéral (mg/l), au nord du Bassin (3), sur l'estran ouest (11), sur l'estran est (13) au centre et au sud (14, 15).

A l'échelle de la saison la simulation reproduit une évolution correcte de la turbidité sur l'année (fig. 10). En revanche les fluctuations attachées au cycle de marée sont mal reproduites, leur amplitude restant généralement inférieure à ce qui est observé (fig. 10). La mauvaise reproduction de la courantologie et du mélange des différentes masses d'eaux qui en découle ne peuvent en être la seule explication, la simulation de la salinité ayant fourni des résultats somme toute satisfaisants dans ce secteur du Bassin. En revanche, le seston minéral, à l'inverse d'un élément dissous, est composé de particules soumises aux échanges verticaux (sédimentation, remise en suspension), eux-mêmes régulés, en partie, par la vitesse du courant. Les variations des concentrations de seston minéral à l'échelle du cycle de marée, initiées par les mélanges variables des différentes masses d'eau, sont accentuées par les échanges verticaux, avec une tendance à l'érosion pendant les vives-eaux et au dépôt pendant les mortes-eaux. Amplifications que ne peut reproduire un modèle qui ne simule pas de tels mécanismes.

Eu égard à la non-linéarité des lois qui incluent directement (pseudo-égestion des mollusques) ou indirectement (croissance phytoplanctonique) l'effet du seston, se satisfaire de tels résultats pose problème. La formalisation des échanges verticaux n'étant pas envisagée dans le cadre de ce premier modèle d'écosystème on se limitera à l'étude du comportement trophique du Bassin à long terme, plus lié au cycle saisonnier que lunaire.

b. La production primaire

L'évolution temporelle du phytoplancton (fig. 11) se caractérise par un pic printanier, synchrone avec celui imposé à la limite marine, dont la valeur s'échelonne entre 5 et 11 mgClha/m³, et les mois suivants par un appauvrissement progressif et l'absence de pic automnal.

Sur un plan spatial, le Bassin ne présente pas de forts gradients, à l'exception toutefois de la boîte 5, dont les teneurs chlorophylliennes sont 1.5 à 2 fois supérieures à celle des autres boîtes (fig. 11).

Les fluctuations attachées au cycle lunaire, déjà observées sur la salinité et la turbidité, n'apparaissent que lorsque la concentration de phytoplancton diffère significativement de sa valeur aux limites marines, donc au printemps et dans les boîtes les plus productives.

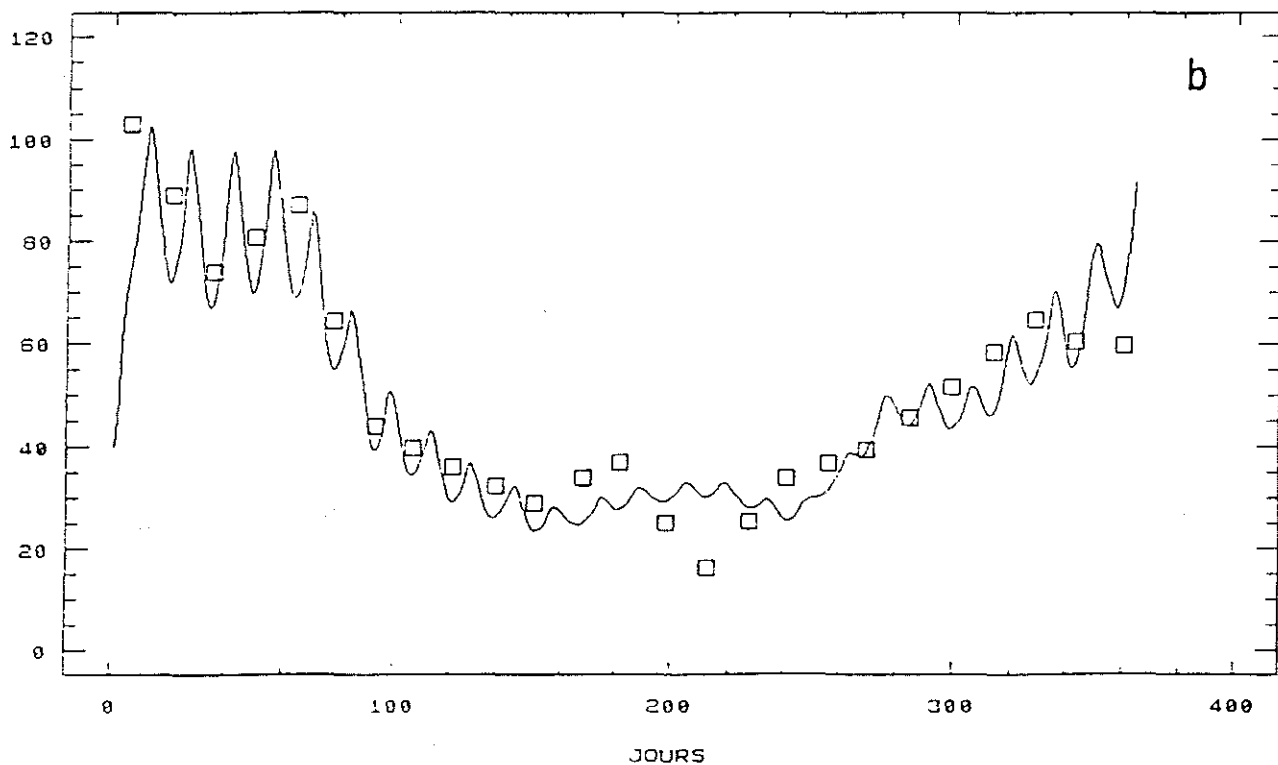
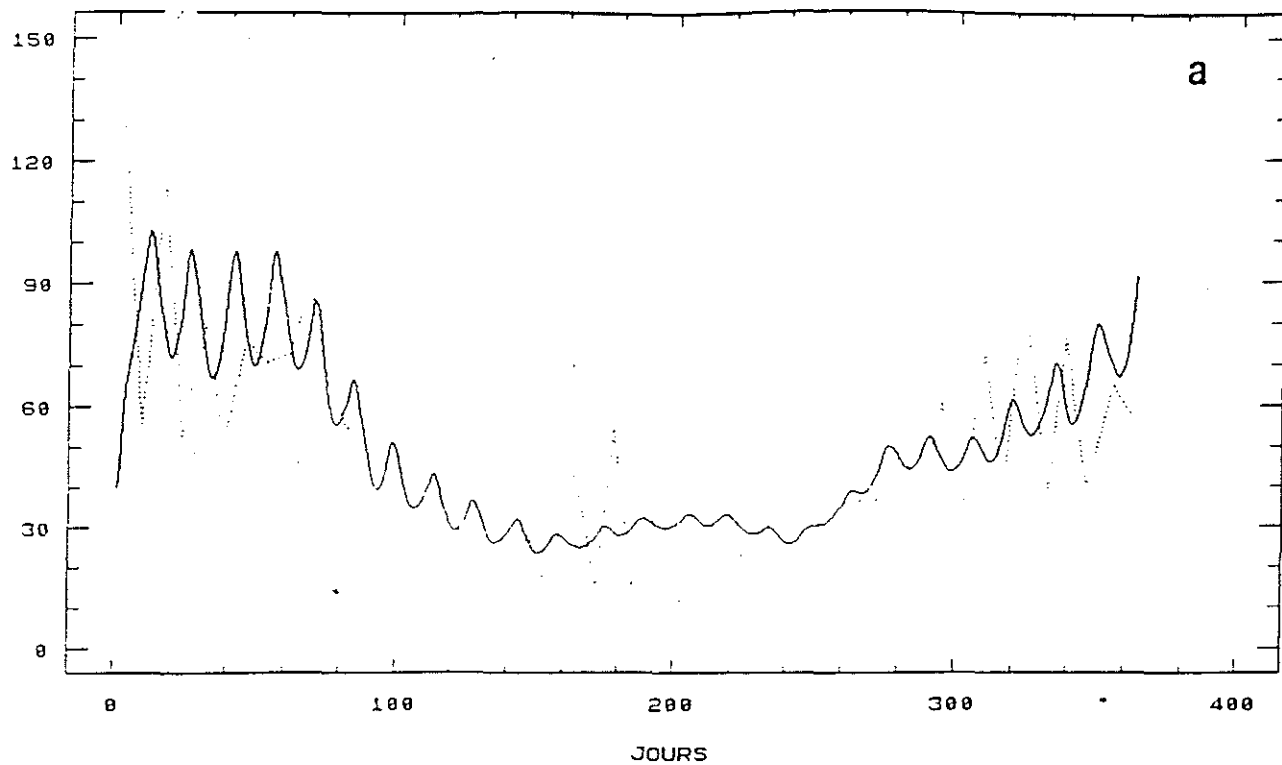


Fig. 1. - Comparaison des concentrations calculées et observées de matière minérale pendant 1 an au Chapus. Pour les mesures, a : la fluctuation des concentrations liée au cycle de marées (vives-eaux montées et basses représentées) ; b : les valeurs successives de vives-eaux et de mortes-eaux sont moyennées.

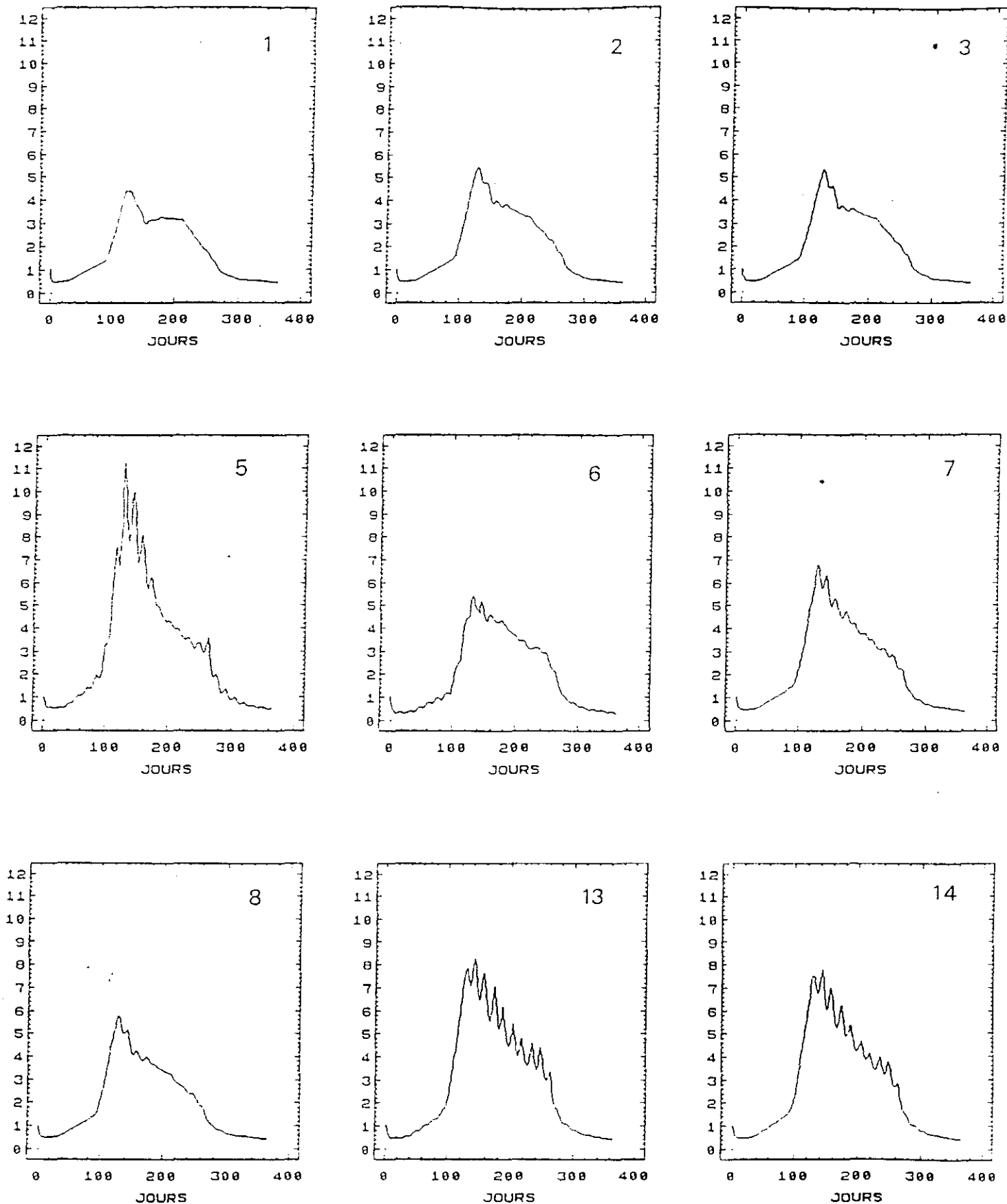


fig. 11 : Evolution journalière de la concentration de chlorophylle ($\mu\text{MN/l}$) calculée par le modèle pendant 1 an dans différentes boîtes. 1-5 : nord du Bassin; 6-8 : radiale est-ouest au niveau de l'estuaire; 13-14 : estran est et zone centrale du Bassin. (pas d'impact des huîtres (H-))

L'examen détaillé des paramètres de croissance du phytoplancton a permis de mettre en évidence l'action prépondérante de deux facteurs sur sa productivité : la limitation par l'énergie lumineuse et la vitesse de transit des masses d'eau dans les boîtes.

Quoique généralisable à l'ensemble du Bassin, l'effet du premier est particulièrement sensible dans les boîtes de l'entrée nord-ouest du modèle (fig. 12 ; boîte 3), du fait de leur profondeur, et dans (ou à proximité de) l'estuaire de la Charente, en raison des charges minérales (boîte 6) ou de l'action conjuguée de ce paramètre avec la profondeur d'eau. Pour l'estran Est, également influencé par la Charente et donc, très turbide, l'effet négatif du seston est compensé par la faible épaisseur de la couche d'eau (0.92 et 0.95 m).

L'effet du temps de transit est illustré par la comparaison du taux de renouvellement des masses d'eau dans les boîtes avec le taux de reproduction du phytoplancton. Toutes boîtes confondues et pour une marée moyenne (entre vives-eaux et mortes-eaux) la valeur du premier est comprise entre 0.75 et 6 j^{-1} , et celle du second entre 0.20 et 1.3 j^{-1} pendant la phase de croissance du phytoplancton (valeurs maximales). De la différence, ainsi mise en évidence, entre les échelles de temps caractéristiques des deux phénomènes, découle la forte limitation de la production primaire par la courantologie sur l'ensemble du Bassin. Appliqué localement, ce paramètre permet d'expliquer, pour une part, la variabilité spatiale des teneurs chlorophylliennes et, en particulier les fortes valeurs enregistrées dans la boîte 5 (fig. 12), secteur qui se distingue des autres par un temps de résidence relativement élevé de sa masse d'eau (le plus élevé du Bassin, 1.3 jour en moyenne) associé à un un fort potentiel de croissance (0.90). L'ampleur de la chute des nitrates au moment du bloom atteste, par ailleurs, de leur pompage efficace par les cellules phytoplanctoniques au sein de cette boîte (fig. 13). Il en découle une limitation particulièrement accentuée (par rapport aux autres boîtes du Bassin) de la production primaire estivale par les nitrates.

Dans les autres secteurs, le transit rapide des masses d'eau rend l'évolution temporelle des nitrates plus tributaire des conditions aux limites et de la courantologie que de la croissance du phytoplancton (fig. 13). L'effet limitant ne concerne que les seuls mois d'été (fig. 12).

La production phytoplanctonique brute totale est examinée dans certaines boîtes du modèle et pendant 1 an. En raison des caractéristiques physiques du

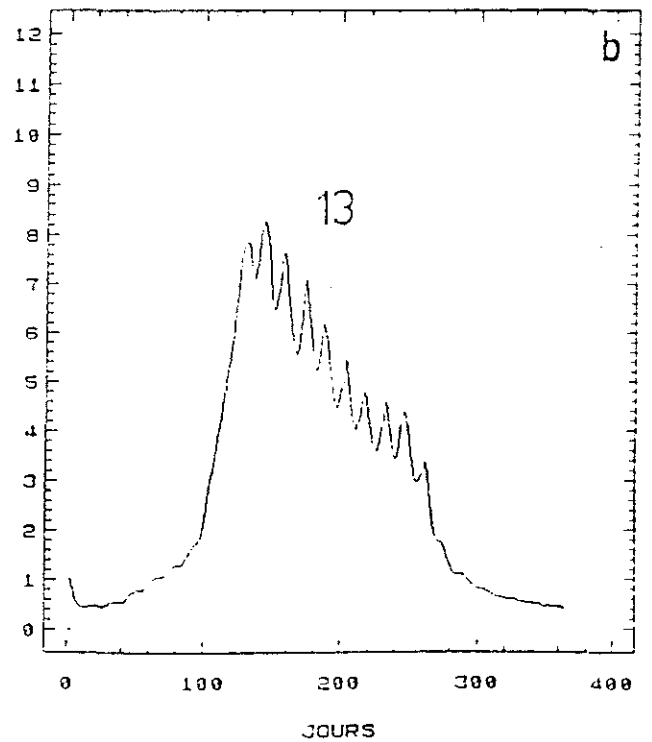
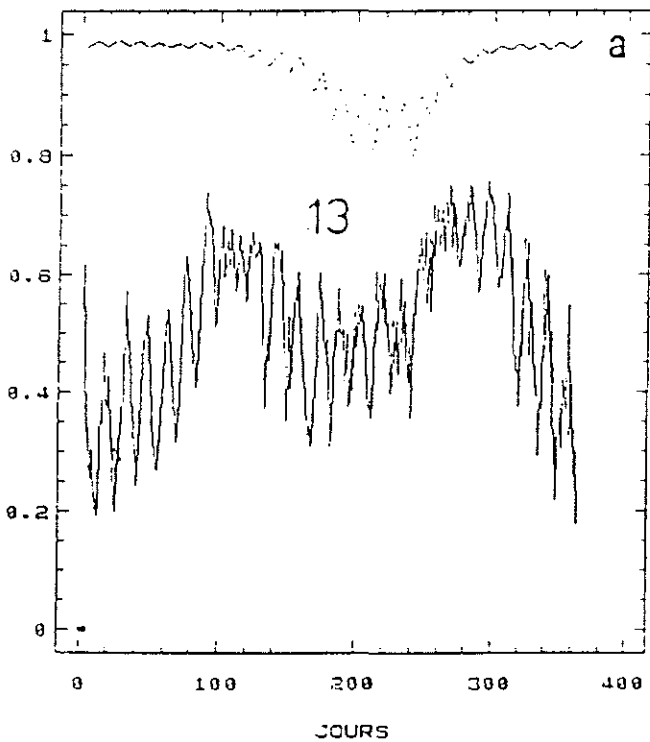
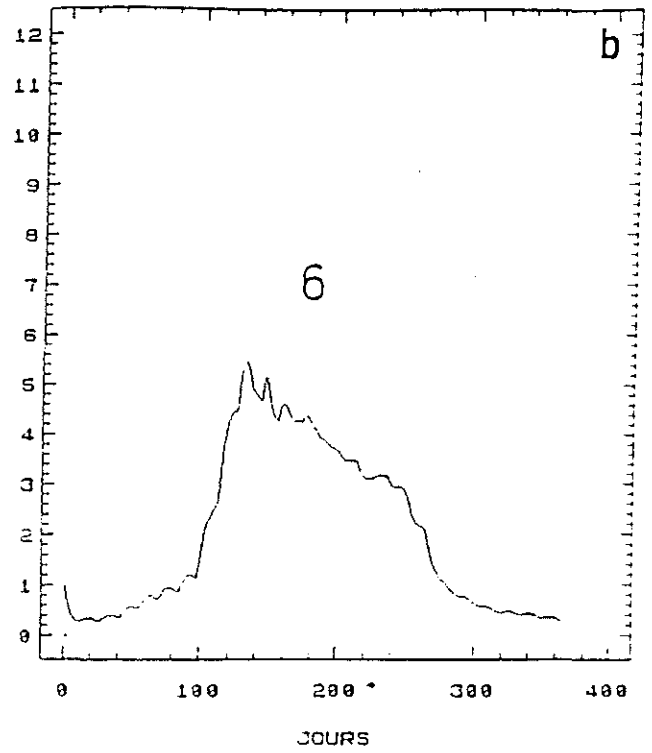
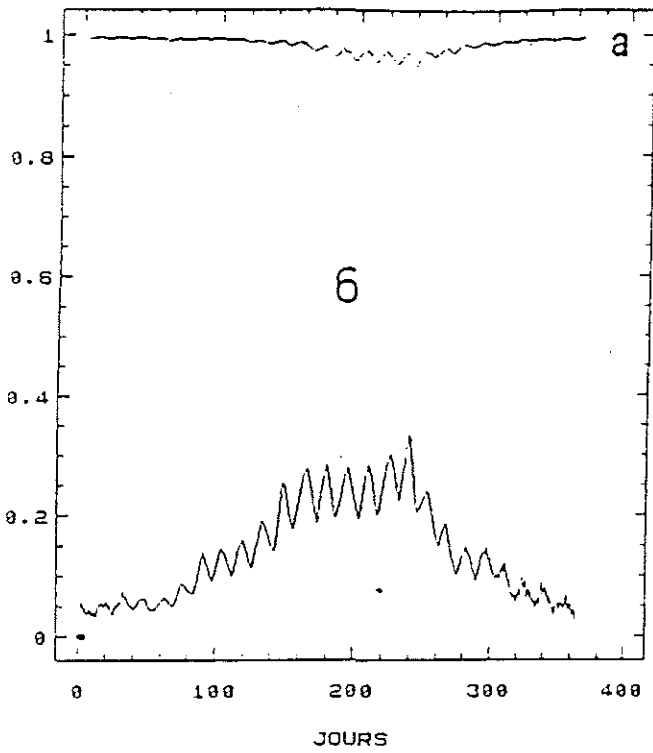


fig.12 : Simulation de la production primaire, dans l'estuaire (6), sur l'estran est (13), au nord-ouest (3) et au nord-est (5).
a : limitation par l'énergie lumineuse (---), et par les teneurs de nitrates.
b : concentrations de chlorophylle (μM /l)
(pas d'impact des huîtres (H-))

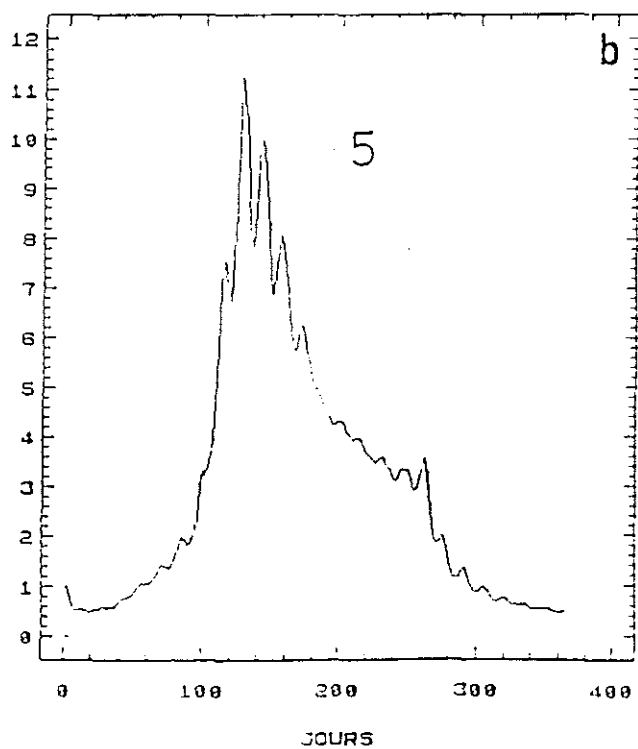
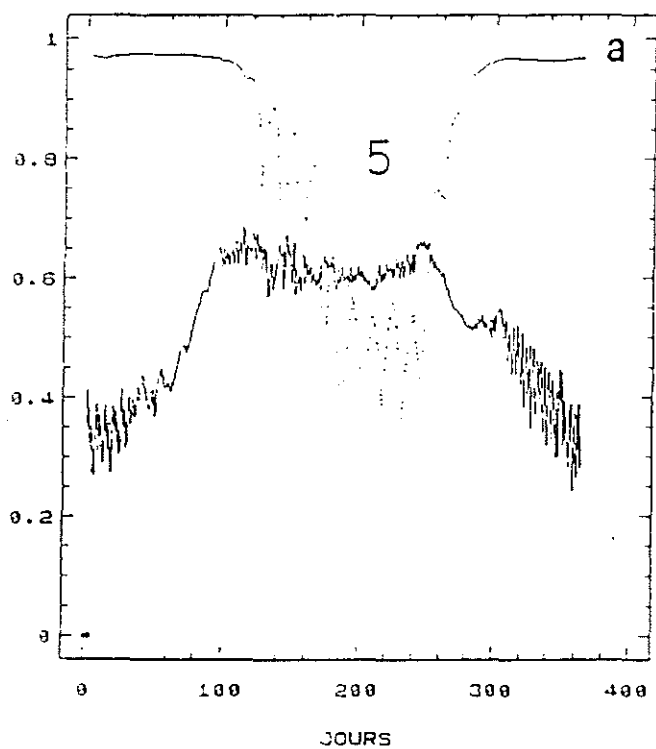
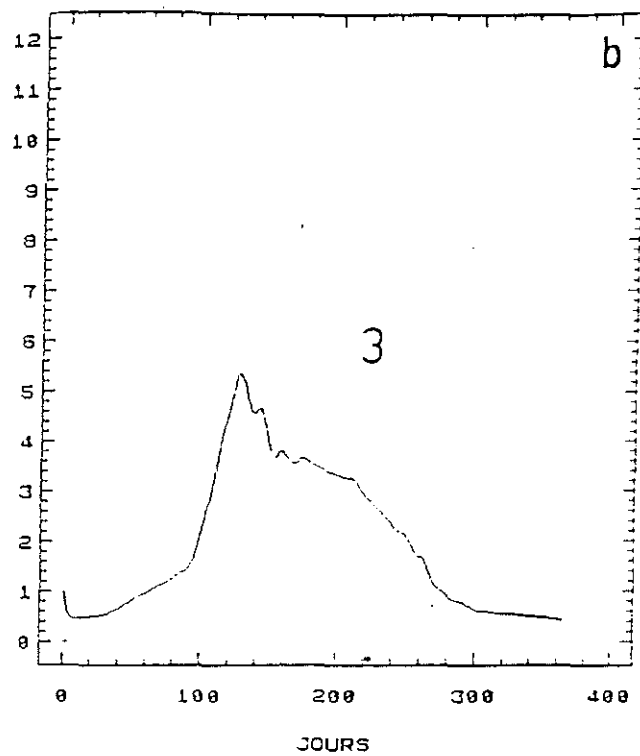
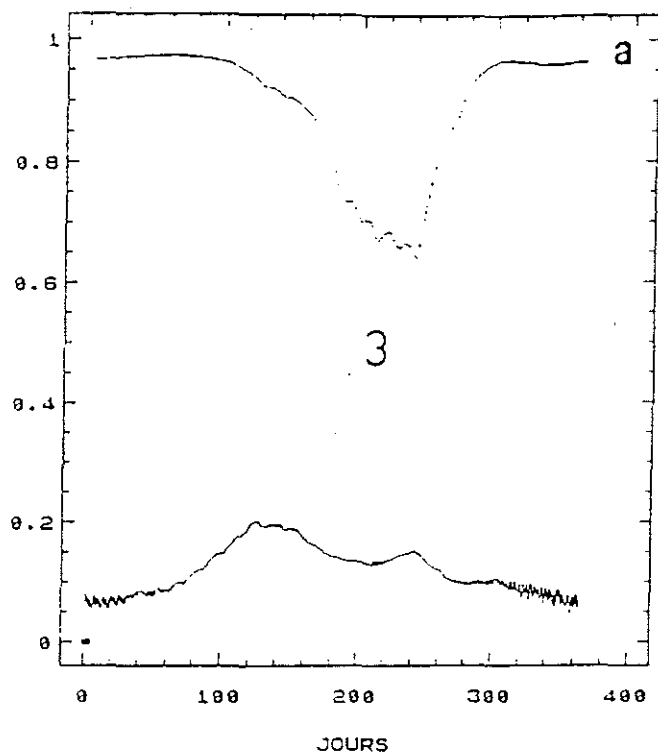


fig.12 : (suite)

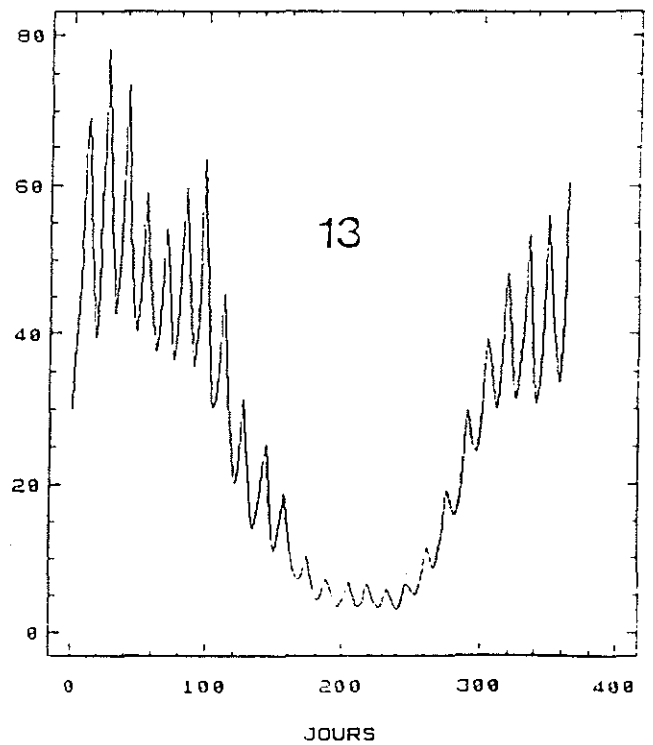
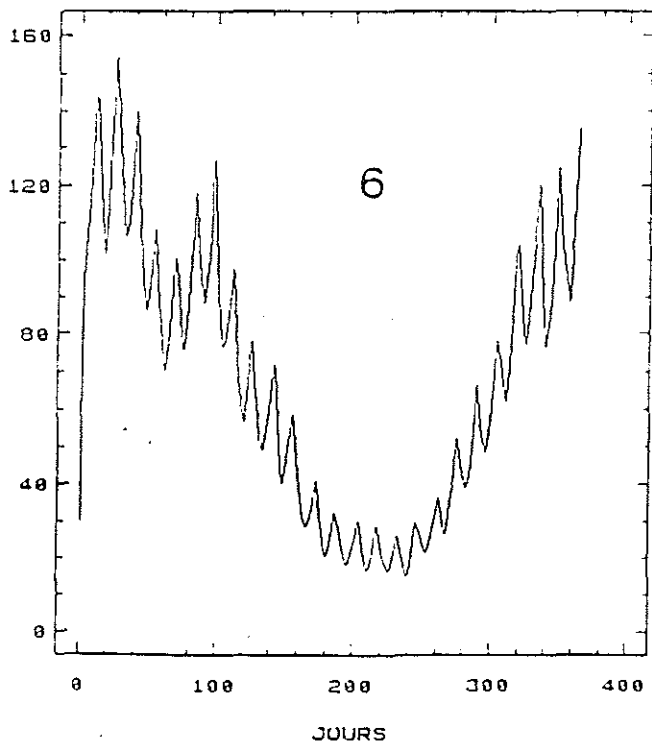
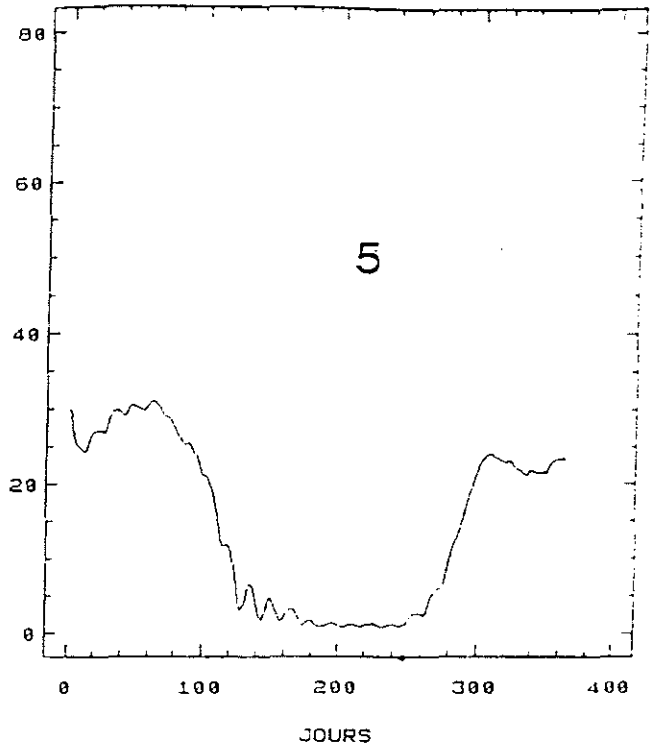
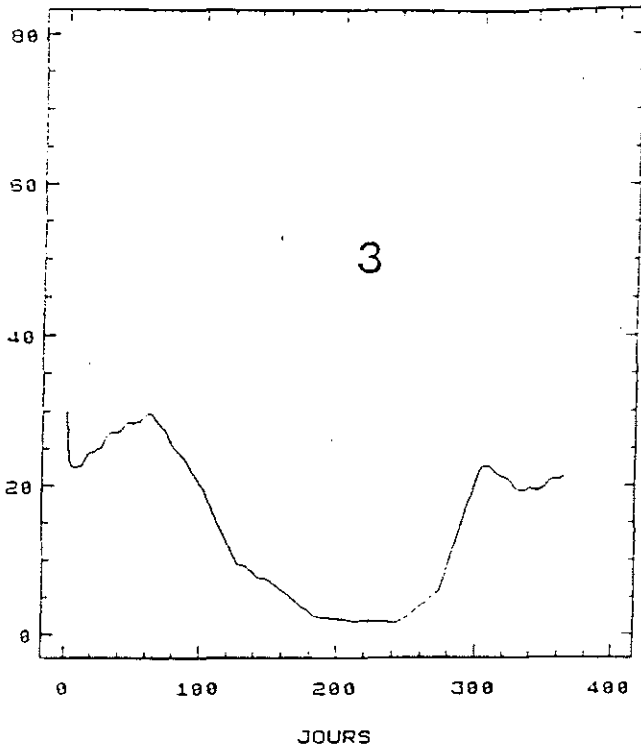


fig.13 : Evolution journalière de la concentration de nitrates (µMN/l) calculées dans les boîtes 3, 5, 6 et 13 pendant 1 an. (H-)

Bassin (résiduelle Nord-Sud des courants de marée) c'est un paramètre important de sa potentialité trophique du point de vue des filtreurs benthiques. Le flux de matière nutritive qui traverse une zone de production est en effet partiellement déterminé par la production exogène. La hiérarchisation des zones de production en est modifiée. Le Nord du Bassin se présente désormais comme le plus important pourvoyeur de phytoplancton du Bassin (fig. 14), la production sur l'estran Est devient, en comparaison, négligeable. Le secteur de production ostreicole conserve une forte potentialité nutritive (14 et 15).

L'impact des huîtres n'étant pas pris en compte par le présent modèle, les courbes simulées de nitrate et de phytoplancton ne sont pas comparées aux mesures de références.(station Chapus).

c. La production secondaire

. le zooplancton (fig. 15)

Ce compartiment de la chaîne alimentaire, connaît au sein des différentes boîtes une évolution chronologique calquée sur l'allure des valeurs forcées aux limites océaniques. On relève des différences entre les boîtes, caractérisées, ici aussi, par les niveaux de concentrations et l'amplitude des oscillations hebdomadaires. Sur ce point, il est notable de constater que les boîtes qui présentent les plus fortes concentrations de phytoplancton ne sont pas nécessairement celles qui enregistrent les teneurs zooplanctoniques les plus élevées. L'explication en est simple. Le décalage temporel entre la poussée du phytoplancton et la croissance de son prédateur se traduit au niveau du modèle (et peut-être aussi dans la réalité) par un décalage dans l'espace. Le déplacement nord-sud des masses d'eau (circulation résiduelle) provoquant ainsi l'apparition des maxima dans les boîtes sud (13 et 14) du modèle.

Dans un avenir proche, cette approche théorique du compartiment zooplancton pourra être comparée, avec profit, aux résultats de l'étude en cours effectuée par Sautour (com. pers.) sur la répartition spatio-temporelle de la biomasse et de la production zooplanctonique du Bassin de Marennes-Oléron.

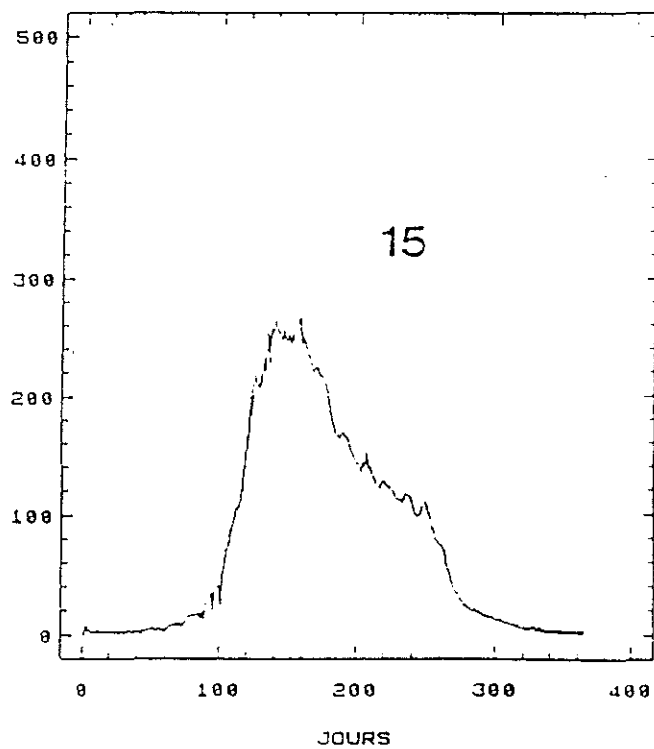
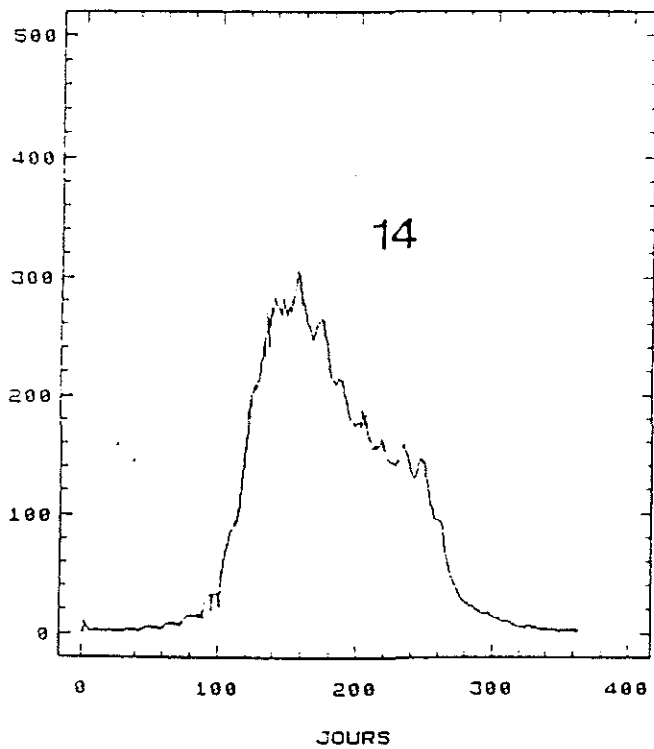
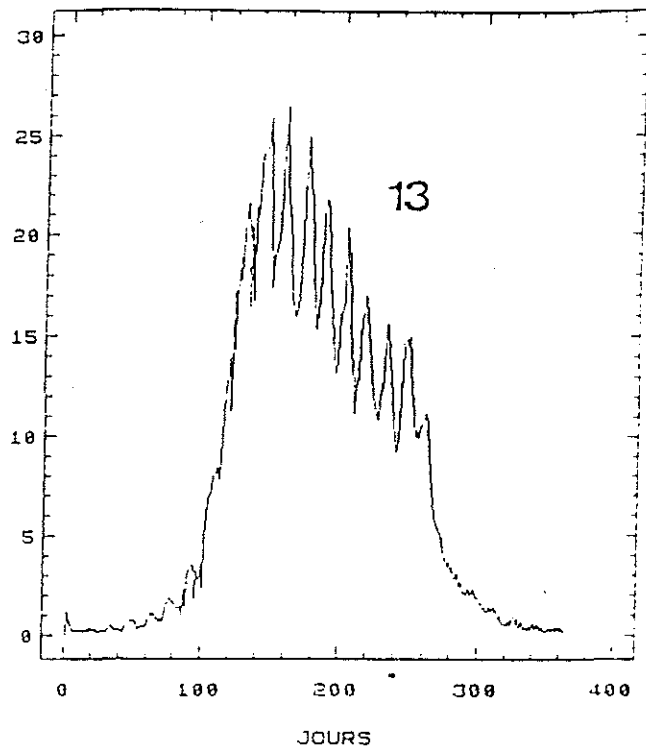
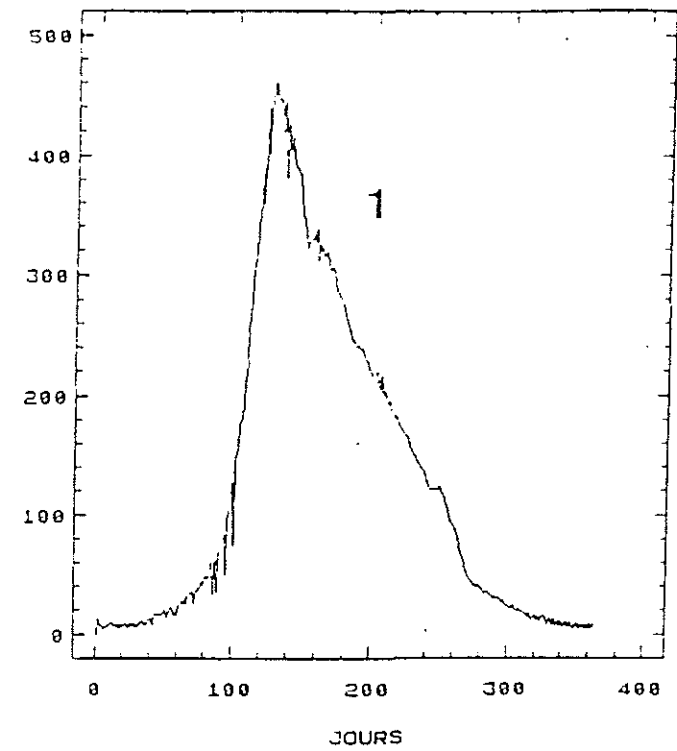


fig. 14 : Evolution temporelle simulée de la production primaire brute ($\mu\text{MN}/\text{L}/\text{j}$), au nord du Bassin (1), et dans la zone d'élevage des huîtres (13, 14, 15).

. Les huîtres (fig.16 a et b)

L'évolution simulée du poids de l'huître reproduit les différentes phases de croissance généralement observées, et reste dans une fourchette de valeurs acceptables au niveau du Bassin.

Les réponses de croissance diffèrent suivant la région (= boîte) et la classe d'âge considérée. Au début de l'année, les fortes charges sestoniques et les basses températures provoquent un ralentissement de l'activité nutritionnelle et de croissance, les animaux placés dans les boîtes d'influence charentaise, 13, 14 et 10 sont logiquement les plus affectés. Relativement aux individus des autres boîtes (10 et 15), ils enregistrent des pertes de poids supérieures (huître de la classe 2 ans), ou ne maintiennent pas leur poids initial (huître de la classe 1 an). Le meilleur comportement des individus de la première classe s'explique par la valeur des coefficients d'allométrie des lois de la respiration et de la filtration, qui confère aux petits animaux un rendement énergétique plus élevé.

Au printemps, les concentrations de seston minéral s'étant abaissées, ce sont les paramètres trophiques qui déterminent les niveaux de production et qui sont à l'origine de leur variabilité spatiale. Deux facteurs décident de la valeur trophique d'une boîte donnée, sa sensibilité aux apports de Charente qui conditionne la richesse en particules détritiques, et sa concentration phytoplanctonique. Les boîtes 13 et 14 réunissant de ce point de vue des conditions plus favorables que les boîtes 15 et 11, leurs huîtres enregistrent de meilleurs gains de poids au cours du printemps et de l'été, et affichent au moment de la ponte, malgré les mauvaises performances de l'hiver, des poids équivalents (par rapport à la boîte 15) ou supérieurs (par rapport à la boîte 11). Les animaux placés dans la boîte 10, moins favorisés que les précédents (13 et 14), égalisent néanmoins le poids de ceux implantés en boîte 11.

Pendant l'émission des produits génitaux (jours 190 à 250), le comportement de croissance des mollusques au sein d'une même classe varie peu d'une zone à l'autre. L'intensité du mécanisme interne prévaut sur l'action des paramètres hydrobiologiques. Les filtreurs de la classe 1, les moins concernés par cet événement (voir modèle huître), équilibrent leur bilan énergétique. Ceux de la seconde classe, qui investissent plus d'énergie dans la production des gamètes, subissent une perte d'environ 50 % de leur poids.

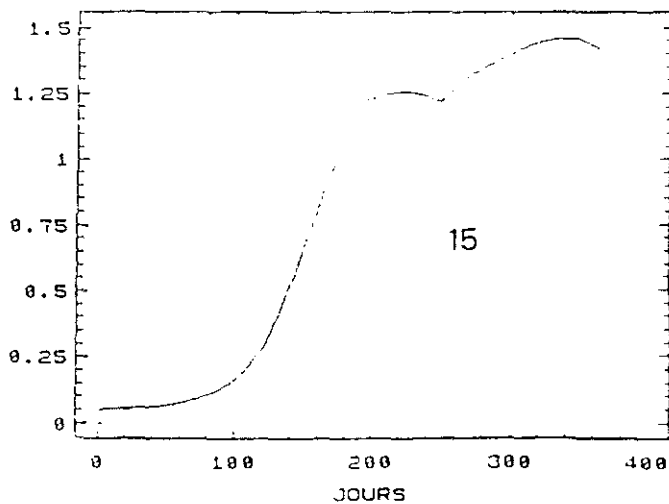
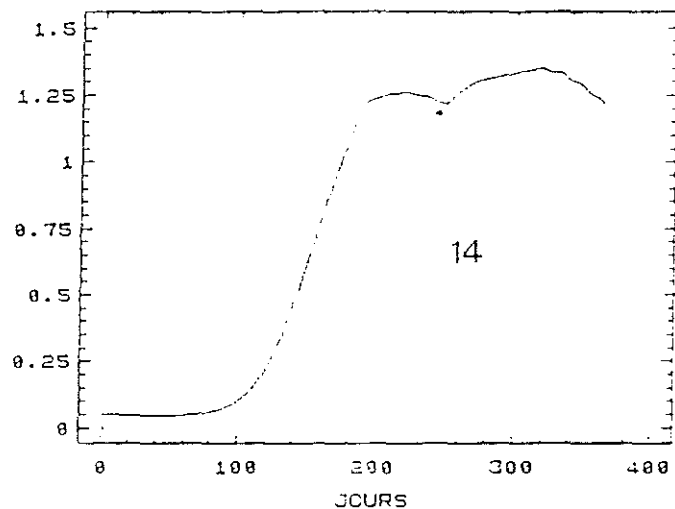
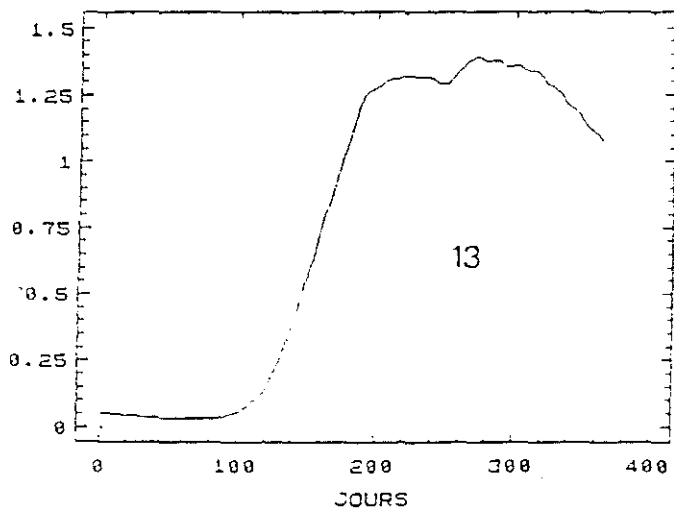
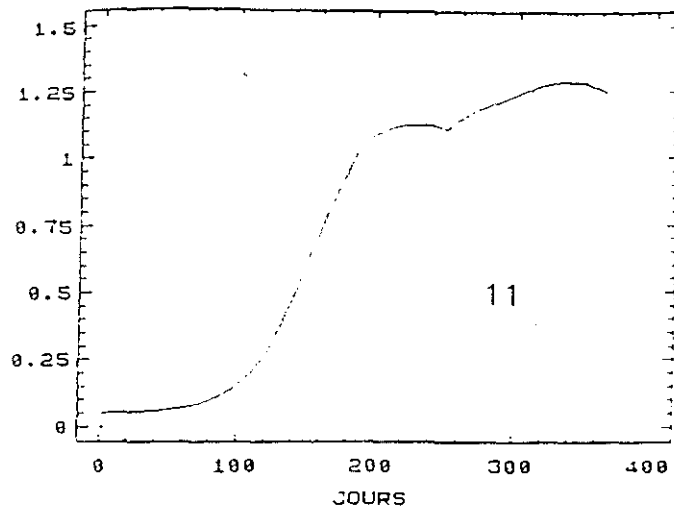
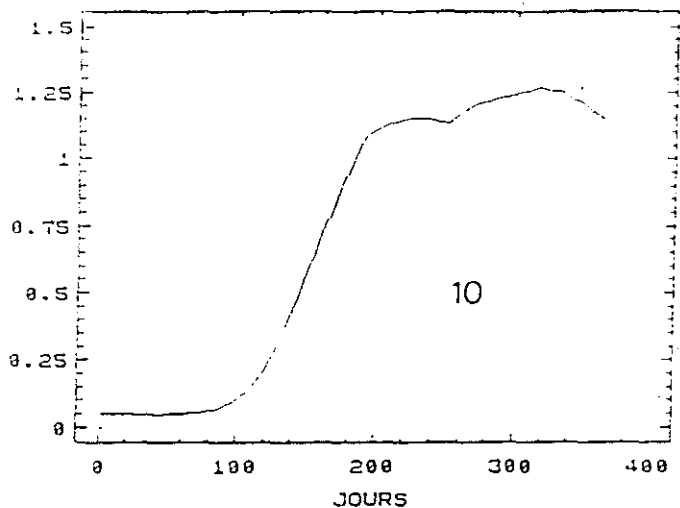


fig.16a : Evolution pondérale simulée des huitres de la première classe d'âge dans différents secteurs du Bassin.

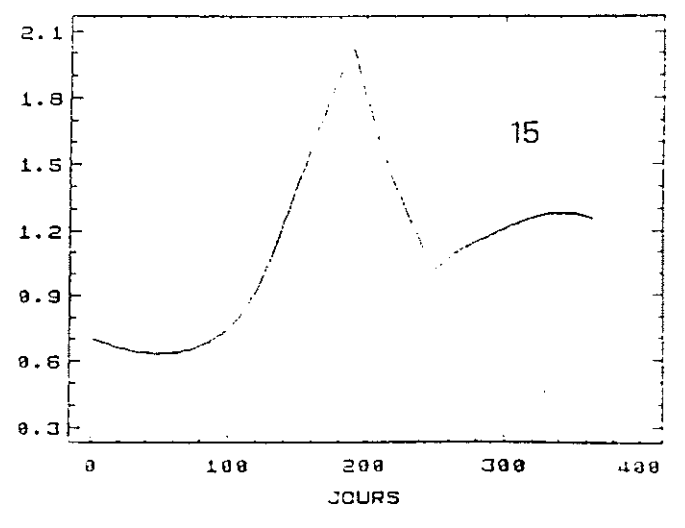
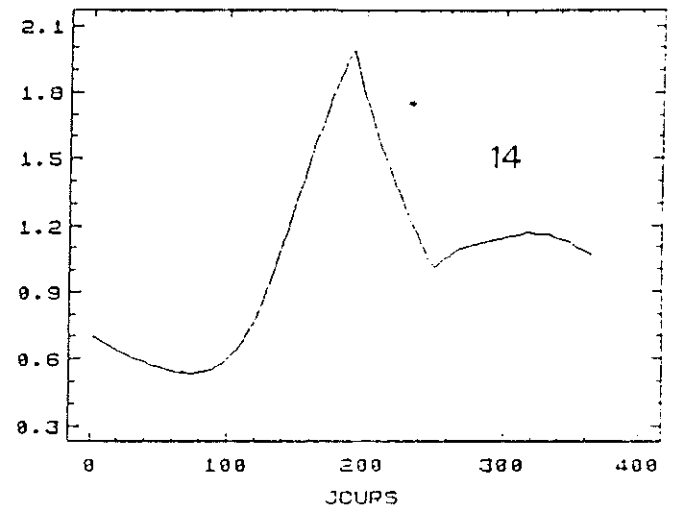
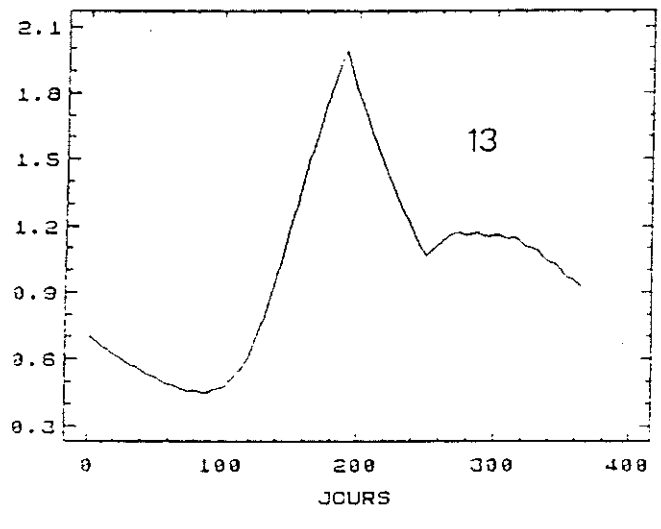
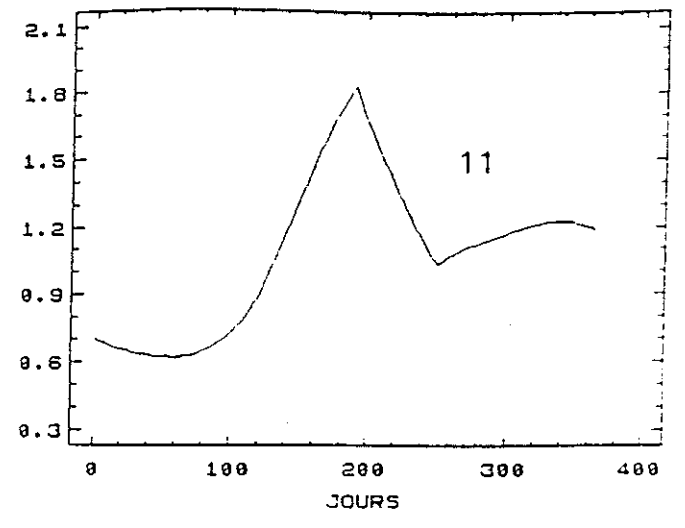
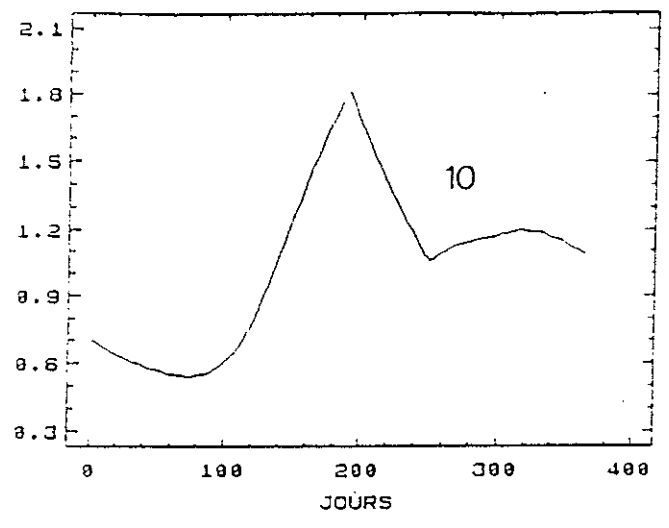


fig.16B : Evolution pondérale simulée des huîtres de la seconde classe d'âge dans différents secteurs du Bassin.

Au début de l'automne, la totalité des huîtres retrouvent un bilan positif et gagnent du poids ; les mois suivants, les charges minérales reprennent en partie le contrôle de l'activité nutritionnelle, et l'affaiblissement des performances de croissance qui en découle, varie suivant la région considérée. Toutes classes confondues, les mollusques placés dans les secteurs d'influence charentaise (boîte 10, 13 et 14) maigrissent, ceux des boîtes 11 et 15 ralentissent leur croissance et présentent un faible amaigrissement en fin d'année.

Il apparaît finalement que ce sont les animaux placés dans les zones les moins riches mais également les moins turbides qui présentent la meilleure croissance sur l'année.

DISCUSSION

Le modèle propose une production pélagique régulée principalement par l'énergie lumineuse et la courantologie (vitesse de transit des masses d'eau). Il montre également l'importance des charges sestoniques dans le déroulement de la croissance de *C. gigas*. De ces deux points de vue le modèle est en accord avec les observations faites sur le site.

D'autre part, le modèle prédit une production phytoplanctonique annuelle inférieure à 60 mgC/m^2 ($C/\text{mgChla}=60$). Soit une valeur généralement en deçà de celles estimées sur des sites estuariens du même type (turbides et peu profonds). D'après Coljin (1983) in Cloern (1987), la production phytoplanctonique annuelle du Bassin de l'Ems dollard est en moyenne de 300 mgC/m^2 (dans sa partie océanique), celle de la baie de Delaware (d'après les travaux de Pennock et Sharp, 1981 in Cloern, 1987) est comprise entre 200 et 300 mgC/m^2 , dans le Bristol Channel la production est estimée entre 165 et 79 mgC/m^2 (Joint et Pomroy, 1981), Flemer (1970) in Cloern, 1986) trouve des valeurs comprises entre 380 et 400 mgC/m^2 dans la baie de Cheseapeake (partie haute de l'estuaire).

Ces différences (entre le Bassin de Marennes-Oléron et les autres estuaires) peuvent être en partie imputée au mode de calcul employé pour l'estimation de la production primaire, le modèle prenant en considération, à l'inverse des méthodes classiques, les caractéristiques hydrodynamiques du site (à travers les temps de résidence) dont l'importance a par ailleurs été démontrée à Marennes-Oléron.

Parallèlement, de récentes études ont mis en évidence que l'application d'un schéma de calcul du type "décentré-amont" sur des boîtes à géométrie variable génère une accélération artificielle du transit des particules dans la zone considérée (Lazure, comm. pers.). Ce phénomène s'explique en fait par la forte diffusivité numérique des modèles en boîte (problème de concordance entre ses échelles de temps et d'espace) (Bird et Hall, 1988). Du point de vue d'un modèle de couplage des processus physiques et biologiques, il en résulte un sous-estimation du rôle de ces derniers dans l'évolution spatiale et temporelle des variables impliquées. Replacé dans le contexte actuel, ce biais induit une régulation accrue de la production primaire par la vitesse de déplacement des masses d'eau et corrélativement entraîne une sous-estimation du pompage des sels nutritifs par le phytoplancton. De plus, le passage accéléré des masses d'eau en atténue la déplétion par les mollusques (capture des particules par filtration). Les conséquences peuvent donc être importantes en ce qui concerne la validité du modèle et la légitimité de son application aux problèmes posés à Marennes-Oléron (où sont impliqués la production primaire et l'impact des huîtres). En l'absence, à notre connaissance, de moyens numériques véritablement efficaces pour remédier à cette faiblesse des modèles "en boîte", il en sera simplement tenu compte pour juger de la qualité des résultats acquis.

Le problème du seston minéral, ou plus précisément celui de la représentation incomplète des variations hebdomadaires attachées au coefficient de marée a été évoqué au sein de ce chapitre. On peut seulement créditer le modèle d'une reproduction correcte de l'évolution moyenne de ce paramètre au centre du Bassin, tout en sachant par ailleurs que la forme de son interaction avec les processus biologiques est dans la réalité sans doute différente.

2. Simulation nominale

L'impact de l'activité nutritionnelle des huîtres est cette fois pris en considération dans la simulation du fonctionnement trophique du Bassin.

Dans un premier temps, les simulations du nitrate et du phytoplancton sont comparées à leurs valeurs mesurées au Chapus et dans l'estuaire de la Charente (phytoplancton uniquement pour cette dernière station). Cette confrontation prend valeur de test de la qualité des résultats du modèle. L'allure des courbes pondérales calculées est à nouveau discutée.

Dans un deuxième temps, les interactions de la population d'huîtres avec son milieu sont examinées et quantifiées à l'aide des résultats de la première simulation (sans impact des huîtres) et de la simulation actuelle (avec impact des huîtres).

a. Comparaison mesures-calculs

. Les mesures de référence

Les évolutions observées de phytoplancton et de nitrates sont reconstituées en utilisant une méthode identique à celle employée pour la salinité et la turbidité. La station du Chapus et celle située dans le panache de la Charente sont pris comme sites de références. La station Boyard a été logiquement exclue, en raison de la calibration du modèle sur les données de ce site (voir "scénarios aux limites du modèle"). Les conditions aux limites du modèle ayant été moyennées sur 10 ans pour en améliorer la validité, elles ne correspondent pas à celles des années des suivis de croissance des huîtres (Bodoy, comm. pers.), qui ne constituent donc pas une référence, au sens strict, pour les courbes pondérales simulées. Cependant, sous l'hypothèse que l'allure de la croissance de *C.gigas* varie peu d'une année sur l'autre, le comportement reproduit par le modèle, est comparé, dans ces grandes lignes, à ce lot de mesures.

Aux statistiques généralement employées en la circonstance pour estimer la qualité des simulations, est préféré un jugement qualitatif plus en rapport avec la relative rusticité du modèle.

. Résultats

A l'échelle de la saison, le calcul de l'évolution temporelle des nitrates de la boîte 14 s'ajuste aux données du Chapus (fig. 17). A l'instar de ce qui est observé, le modèle génère également des oscillations à plus hautes fréquences (celle du cycle de marée), sans que cette fois l'accord avec les mesures soit toujours satisfaisant. Toutefois, les ordres de grandeur impliqués dans cette inadéquation ne sont pas de nature à modifier significativement le comportement du phytoplancton.

La chlorophylle prédite en boîte 6 (Charente) présente des valeurs systématiquement plus basses que ce qui est mesuré dans l'estuaire (fig.17). On

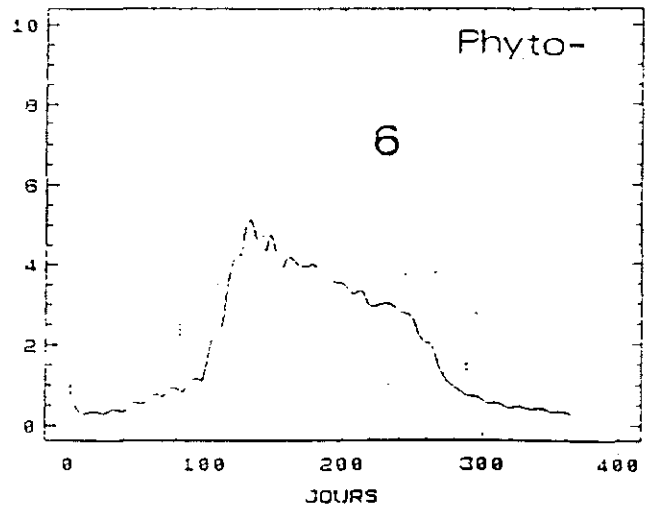
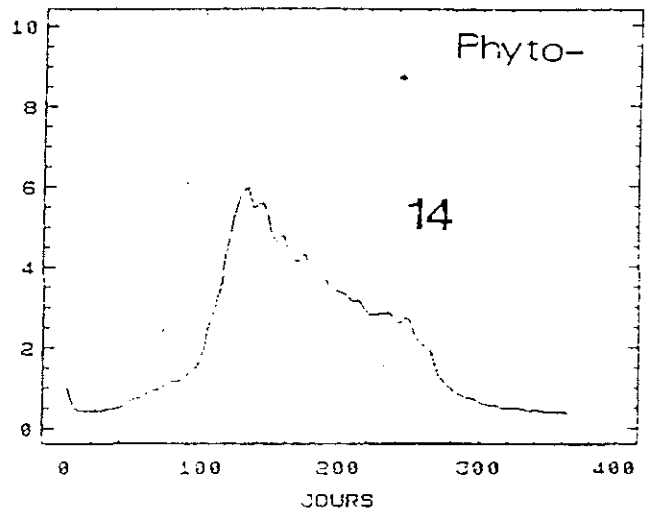
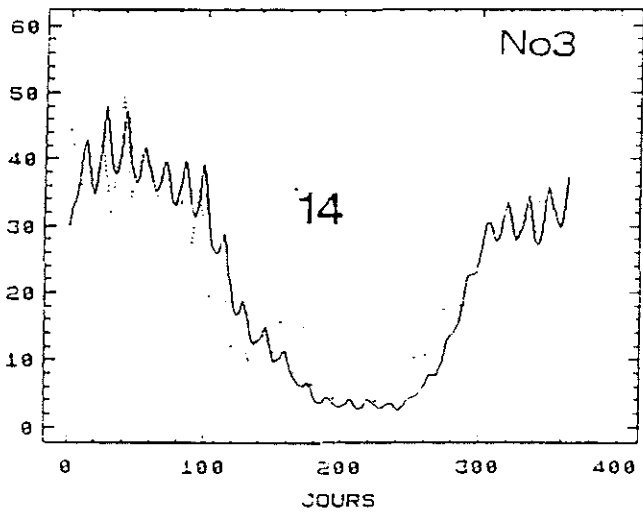
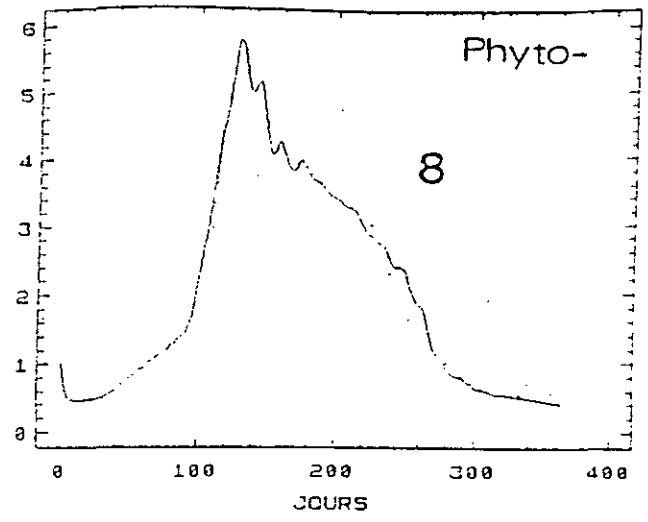
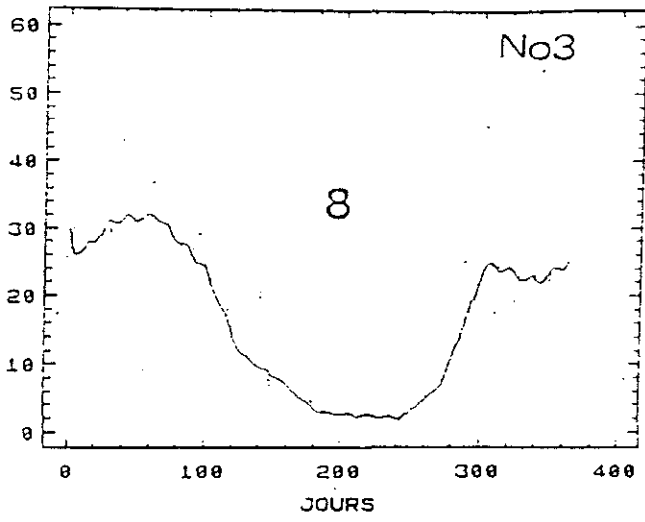


fig.17 : Comparaison des valeurs calculées et mesurées () de concentration de nitrates ($\mu\text{MN/l}$) et de phytoplancton ($\mu\text{MN/l}$) pendant 1 an. 8 : station Boyard; 14 : station Chapus; 6 : estuaire de la Charente.

peut supposer qu'au niveau de l'estuaire de la Charente, les apports de phytoplancton par la rivière, ici négligés, et le développement d'espèces locales, adaptées aux fortes turbidités, expliquent cette sous-estimation des teneurs chlorophylliennes par le modèle. D'autre part, il est possible que le modèle surestime en moyenne les turbidités printanières et estivales, en réalité régulées, pour une bonne part, par les échanges verticaux en ce point du Bassin (Ravail et al., 1987). L'absence des fluctuations hebdomadaires provient de cette sous-estimation des concentrations et de l'absence de simulation des échanges avec le fond auxquels sont soumises les cellules phytoplanctoniques (Ravail et al., 1987).

Le phytoplancton calculé en boîte 14, retrouve un niveau semblable à celui mesuré au Chapus. Malgré un léger décalage en début d'année, les pics printaniers sont synchrones. Les mois suivants les courbes simulées et estimées se croisent sans présenter de différences importantes. C'est avant tout, et une fois encore, sur les oscillations tidales que le modèle est en désaccord profond avec la nature.

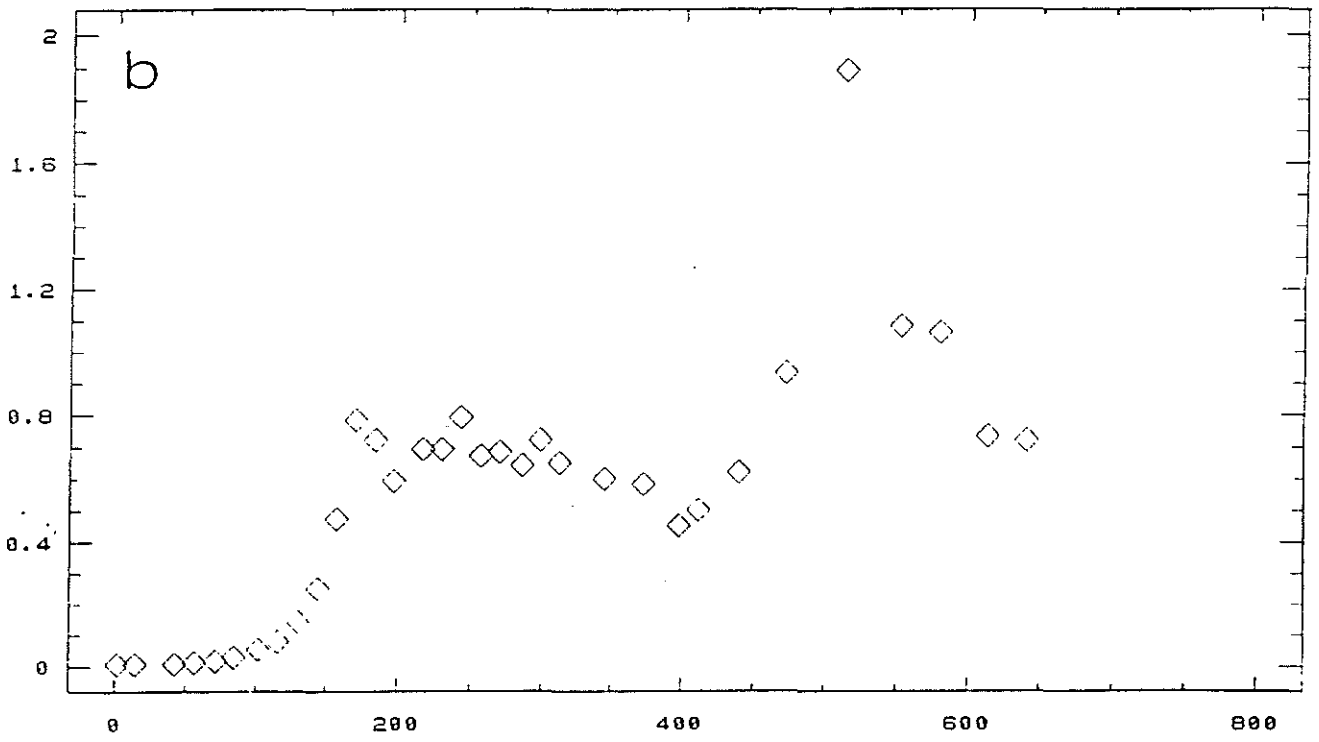
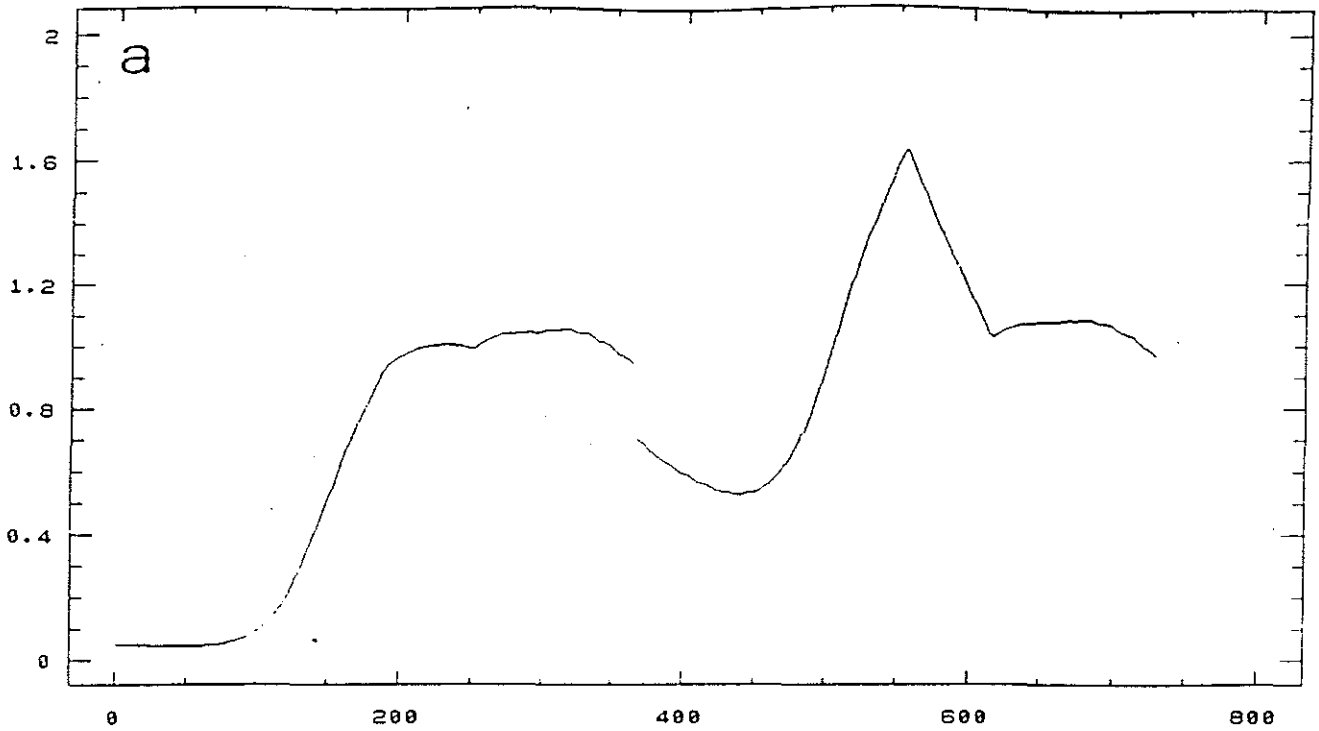
Le calcul du poids des mollusques et pour les deux classes d'âge est globalement satisfaisant. Le modèle reproduit ici aussi (référence à la simulation 1) une évolution pondérale qui, dans sa forme et son niveau ressemble à ce qui est observé (fig. 18 a et b). Le modèle fournit cependant une surestimation des poids des individus de la première classe d'âge et parallèlement, un comportement moins performant des huîtres plus âgées. Une faiblesse déjà observée sur le modèle huître originel et qui peut être imputé à la non-simulation des mécanismes ayant trait à l'élaboration des produits génitaux.

b. Etude des interactions de la population d'huîtres avec son milieu

L'impact des huîtres sur la production primaire, les teneurs de matière organique détritique et sur sa propre croissance est examiné à travers la visualisation parallèle de l'évolution temporelle de ces paramètres en absence (simulation 1) et en présence d'huîtres (simulation 2).

. Résultats

Quelles que soient la période et la région considérées, l'impact des huîtres sur les teneurs d'azote détritique semble inexistant (fig. 19a). En vérité,



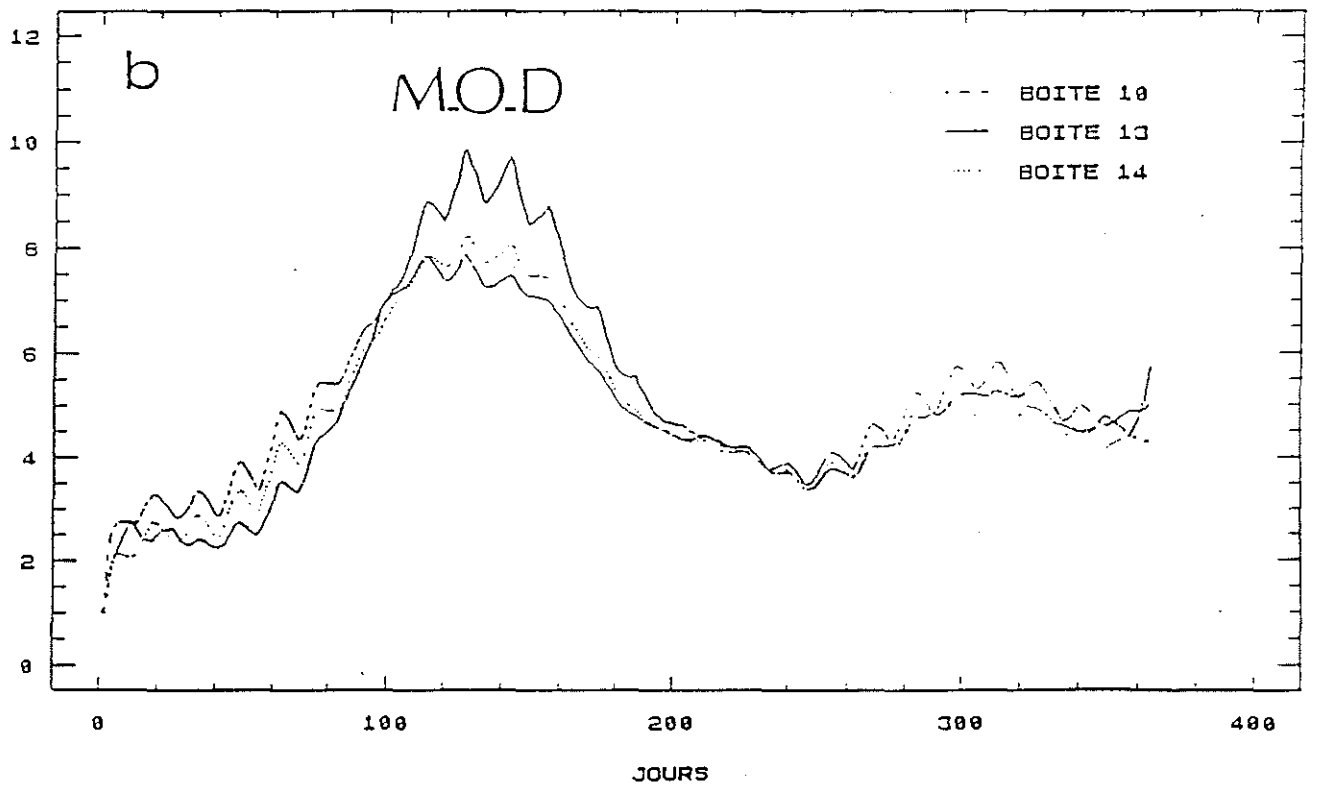
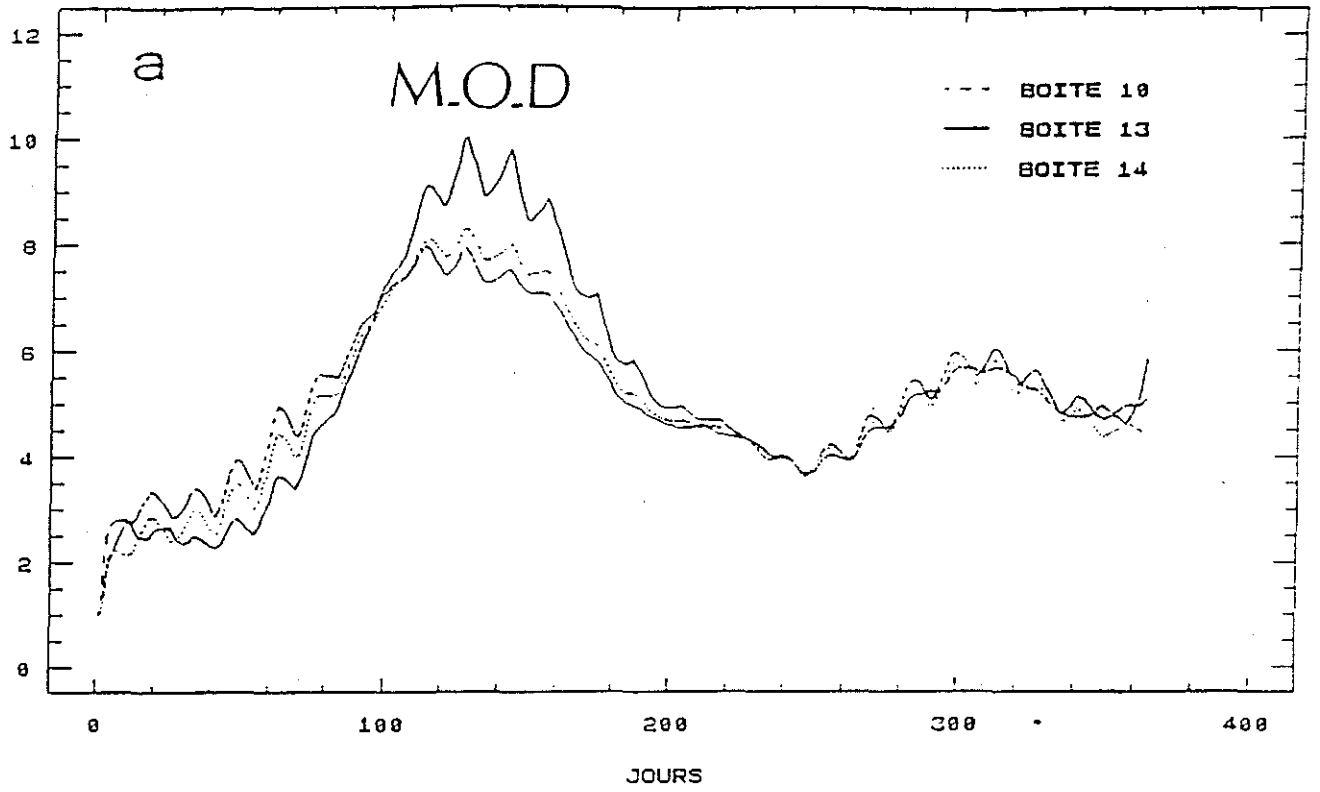


fig.19a: Impact de l'activité nutritionnelle des huitres sur l'évolution temporelle et spatiale des teneurs de matière organique détritique (M.O.D) ($\mu\text{MN/l}$) et de phytoplancton (PHYT) ($\mu\text{MN/l}$). a : huitres absentes; b : huitres présentes.

l'extraction des particules de la masse d'eau par les huîtres est compensée par les apports du fond (remise en suspension), lui même étant enrichi par l'activité nutritionnelle des mollusques (fécès). Cet équilibre des flux verticaux de la matière organique est une composante importante de la potentialité trophique (modélisée) du Bassin puisqu'il minimise son affaiblissement causé par les huîtres.

Eu égard aux caractéristiques hydrodynamiques du site (direction nord-sud des courants résiduels), la présence des mollusques n'affecte sensiblement l'évolution temporelle des teneurs phytoplanctoniques que dans la zone de production ostréicole. L'abaissement général des niveaux de chlorophylle, qui caractérise cet impact (fig. 19b), ne s'accompagne pas d'une modification significative de la forme de la courbe de croissance phytoplanctonique. Le pic printanier est localisé à la même date en l'absence ou en présence des filtreurs. Pendant la phase estivale et automnale, la tendance générale de l'évolution n'est pas non plus affectée. En revanche, si on examine les variations de la période du cycle de marée, il apparaît un gommage des oscillations lorsque les huîtres sont actives (= présentes). Ceci relève d'une interaction entre la biologie et la physique. En abaissant les niveaux de chlorophylle, les huîtres atténuent les contrastes avec les eaux situées en amont, et corrélativement les variations temporelles induites par la pénétration plus ou moins vives (= en fonction du coefficient de marée) de ces masses d'eau.

L'interaction entre l'activité des huîtres et la courantologie influe sur l'évolution trophique du Bassin dans sa dimension spatiale aussi (toujours en référence à la simulation 1). Au niveau des boîtes 13 et 14, l'appauvrissement en nourriture de la colonne d'eau induit par la présence des huîtres dans les boîtes 10 et 11, s'additionne, par le jeu des transports advectifs, à la déplétion locale, ce qui appauvrit de manière plus conséquente leur milieu nutritif (fig. 19b) et affaiblit d'autant la production phytoplanctonique en place. Il en résulte une homogénéisation spatiale de la répartition de la chlorophylle. La croissance des mollusques est logiquement affectée dans le même sens (fig. 20) : le gradient des poids à l'instant de la ponte, constaté lors de la simulation précédente entre les boîtes Nord (10 et 11) et les boîtes centrales (13 et 14) est désormais inversé, celui des poids finaux déjà en faveur de la zone supérieure est accru. Les mesures de croissance réalisées par Bodoy (comm. pers.) en différents points du bassin corroborent en partie et sur un plan qualitatif la validité de ces résultats.

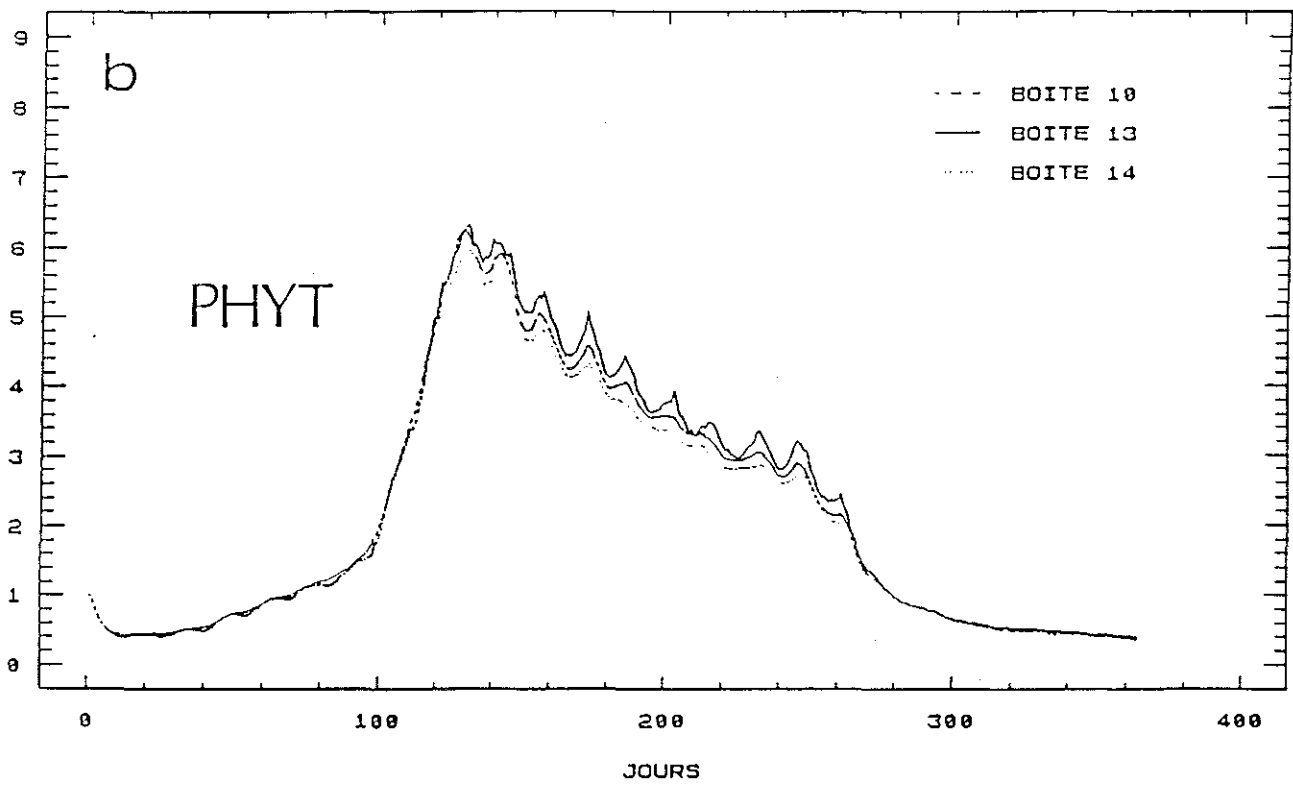
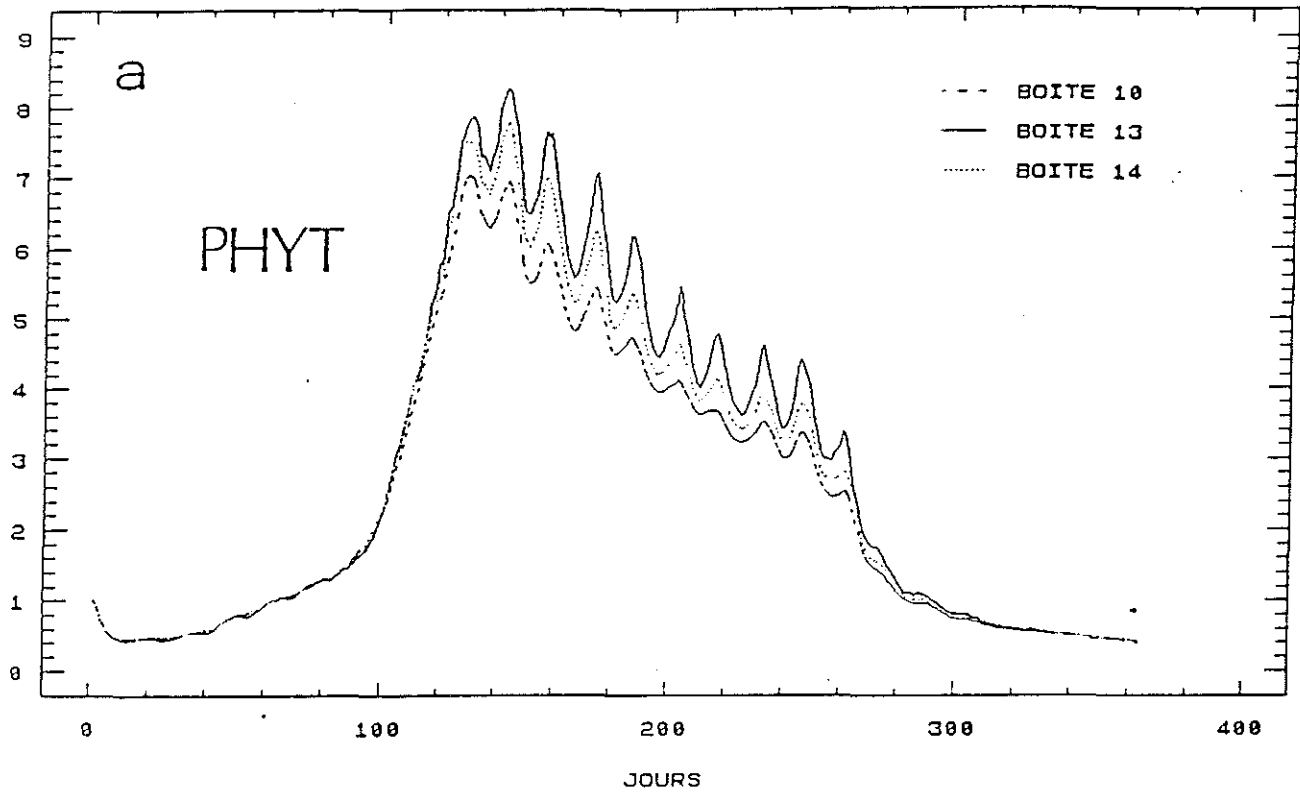


fig.19b: (suite)

H-

- 410 -

H+

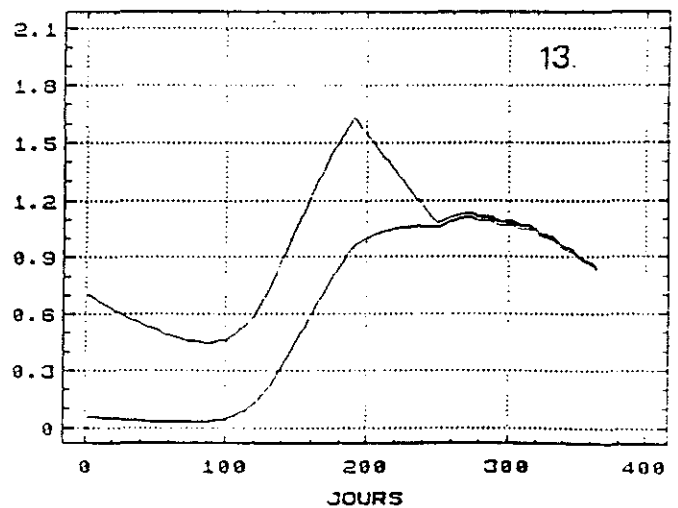
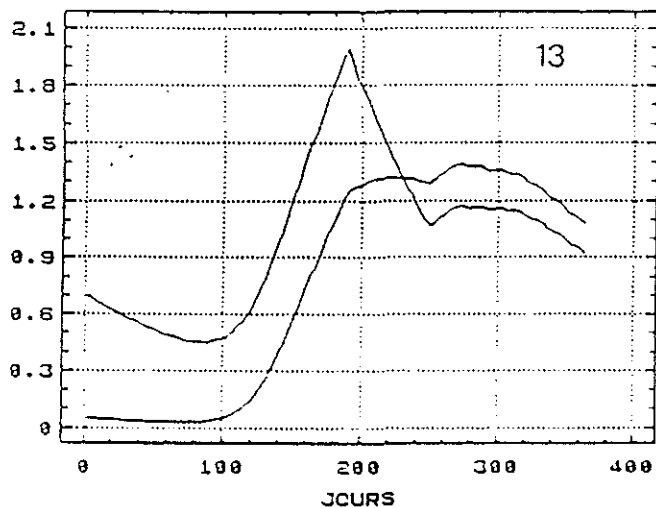
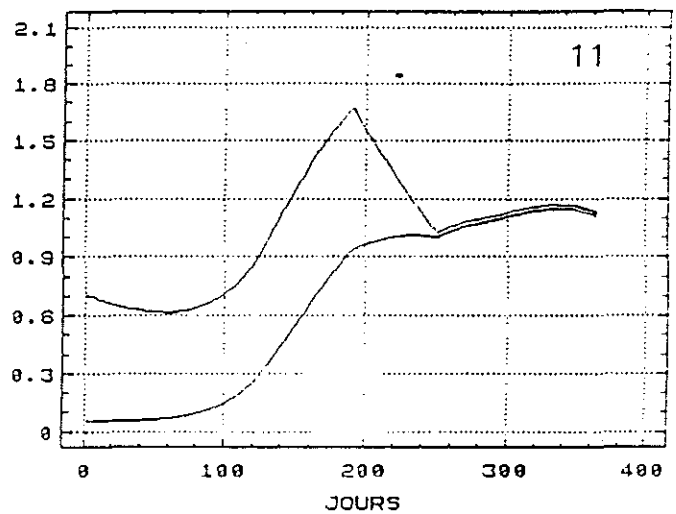
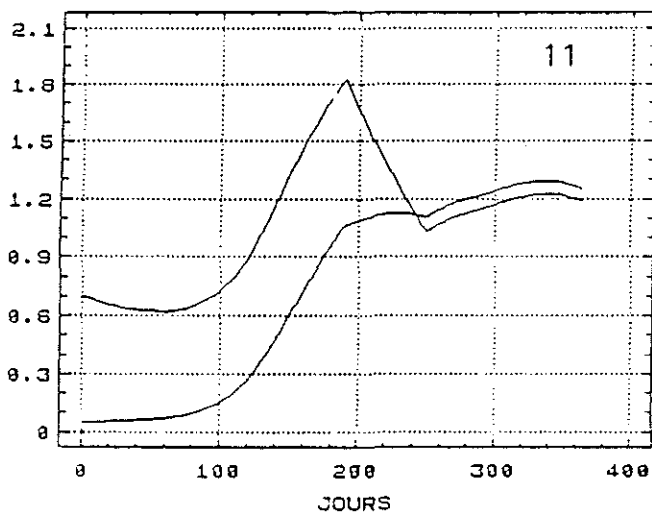
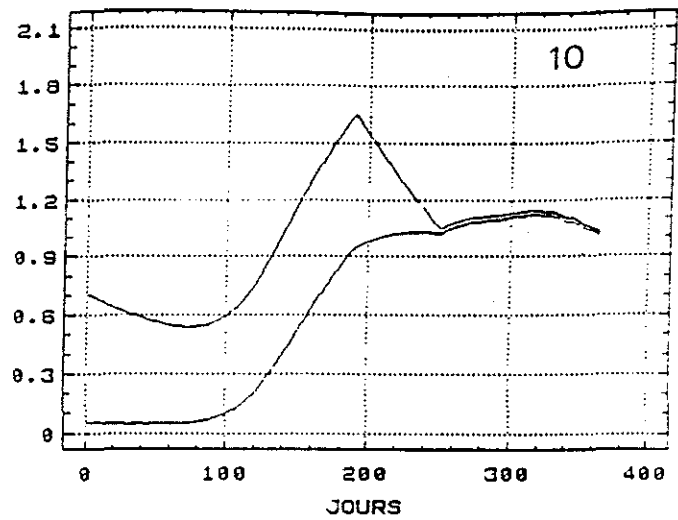
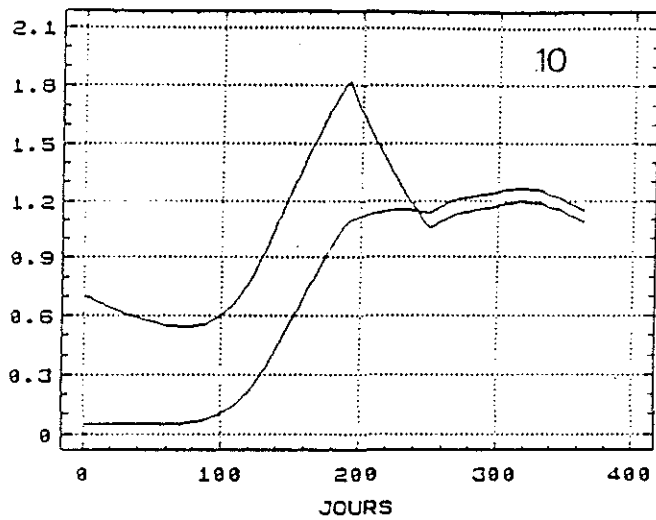


fig. 20 : Influence de l'activité nutritionnelle des huitres (classe 1 et 2 an) sur leur propre croissance. H - : les huitres n'interagissent pas avec le milieu nutritif; H + : les huitres interagissent avec le milieu nutritif.

H-

H+

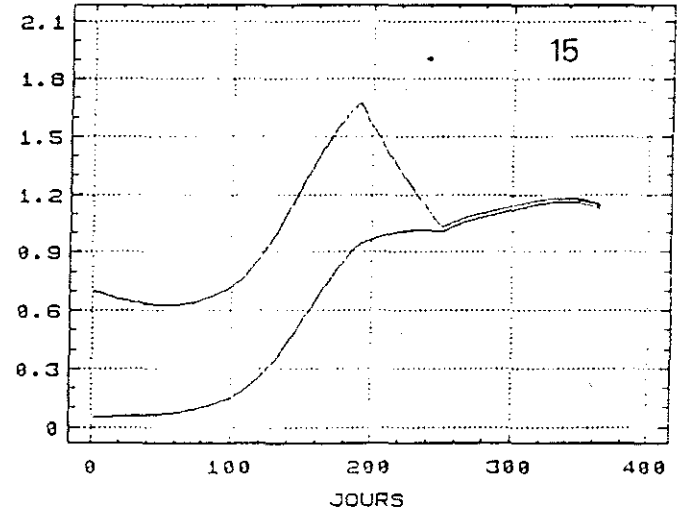
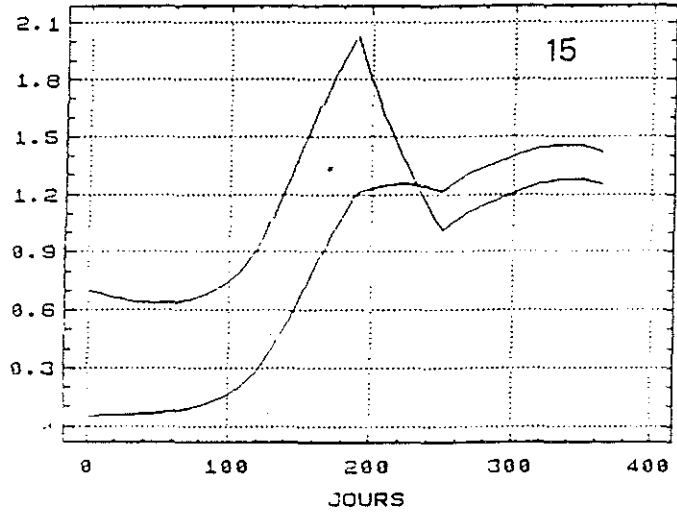
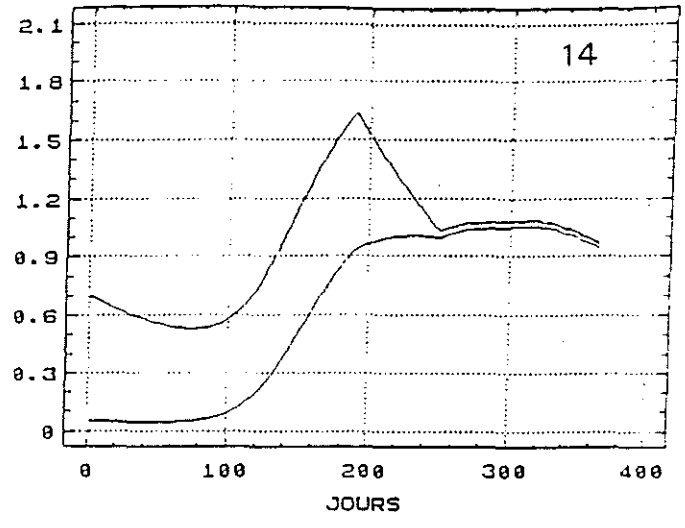
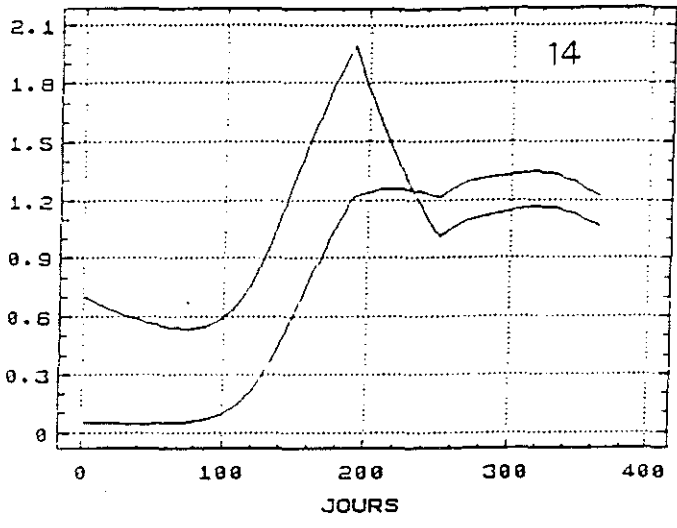


fig.20 : (suite)

Une estimation de la pression prédatrice des huîtres sur le phytoplancton est réalisée à l'aide des résultats obtenus dans les deux cas de figure. Soit $ProdH^-$ la production phytoplanctonique nette en absence d'huîtres, et $ProdH^+$ celle obtenue lorsque les huîtres sont actives. On a alors, $H_{croi} = (ProdH^-) - (ProdH^+)$, la part de la production qui est prélevée par les huîtres et :

$pH_{croi} = H_{croi} / ProdH^-$, le pourcentage de cette production prélevée par les huîtres.

Des restrictions demeurent néanmoins quant à la validité de ce calcul. Si on se place dans une boîte i et à un instant t donné, cette méthode utilise la production brute calculée sans les huîtres pour estimer la production brute avant l'impact des huîtres quand elles sont présentes. Ce qui est en fait inexact, la valeur de ce paramètre avant l'impact restant dépendante de l'activité des huîtres au temps $t-1$ dans cette même boîte, et dans les boîtes adjacentes.

Intégré dans le temps et dans l'espace, ce calcul reste biaisé par les échanges dispersifs aux frontières du modèle, qui rendent dépendantes les entrées et les sorties de matière des processus qui se déroulent à l'intérieur du bassin (en l'occurrence ceux inhérents aux huîtres). Estimant que ce biais est, dans le cas présent, minimisé par la distance qui sépare la frontière Nord de la zone ostreicole, la part de la production annuelle et de la totalité du Bassin qui est piégée par les huîtres est estimée par cette méthode. La valeur ainsi obtenue est de 7.5 %.

.Discussion

La démarche classique et obligatoire de la validation d'un modèle est la comparaison des calculs avec les mesures, sous la condition impérative que le lot de données qui sert à la validation soit différent et indépendant de celui utilisé pour la calibration (Wigam, 1972). Cette condition n'est qu'en partie respectée dans le cas présent. La valeur des paramètres des modèles d'azote et de croissance des huîtres a bien été déterminée en dehors du contexte actuel. En revanche, le calcul préalable des séries temporelles de phytoplancton et de nitrate à la limite marine, par calage du modèle sur les données de la boîte 8 (Boyard), constitue un biais dans la procédure de validation. Il est ainsi vraisemblable que l'adéquation sur les niveaux de chlorophylle et de nitrate

perçue dans la boîte "Chapus" soit en partie due à ce calibrage, les stations Boyard et Chapus différant peu de ce point de vue.

A l'inverse de ce qui est observé dans les écosystèmes côtiers peu profonds, colonisés par des espèces suspensivores (Dame et al., 1980 ; Cloern, 1982 ; Officer et al., 1982), les filtreurs benthiques du Bassin de Marennes-Oléron ne semblent pas exercer un contrôle intensif sur la production primaire. Une sous-estimation inhérente à la méthode de calcul est liée à la surface d'emprise du modèle par rapport à celle effectivement occupée par les huîtres. Par ailleurs, on peut expliquer cette faible consommation par au moins deux autres raisons majeures : les niveaux de turbidité qui perturbent la nutrition des mollusques (rejets de pseudo-fécès) et la rapidité de déplacement des particules qui atténue leur déplétion par les mollusques (Officer et al., 1982). L'action de ce dernier facteur est, de plus, artificiellement amplifié par le modèle de transport.

3. Influence des débits de la Charente sur la production primaire et ostreicole

L'effet de la variation des débits est supposé n'avoir de conséquences que sur le flux de matière dissoute et particulaire et ne modifie pas la courantologie du Bassin. Deux composants des apports de Charente sont considérés, le nitrate et le seston minéral. Le premier volet de cette étude concerne le seul effet des variations en nitrate, le second est consacré à l'impact des variations conjuguées de ces deux facteurs antagonistes.

a. Les nitrates

. Principe

En réponse à la régulation supposée de la production primaire du Bassin par les apports d'azote dissous de la Charente, cette étude se propose d'examiner le comportement du modèle pour différents scénarios de nitrate à sa limite Est.

Pour une simulation donnée, le scénario correspondant est obtenu en multipliant les concentrations de la situation nominale par un facteur constant (INO_3).

Sur ce schéma, on procède suivant deux étapes. Dans un premier temps, les résultats concernant les modifications induites par ces perturbations sur l'évolution temporelle de la chlorophylle et du nitrate sont examinées dans une boîte de la zone ostreicole pour trois valeurs du facteur $f\text{No}_3$ (0.25, 1 et 2), ensuite la dimension spatiale du problème est abordée à l'aide de 10 simulations. Les valeurs prises par $f\text{No}_3$ sont alors, 0.05, 0.15, 0.25, 0.5, 0.75, 1., 1.25, 1.5, 2 et 3. La production phytoplanctonique annuelle, le poids maximal des huîtres des deux classes d'âge et la production ostréicole totale sont les paramètres extraits pour chaque cas de figure.

Le calcul de l'accroissement relatif des paramètres "production phytoplanctonique" et "production ostreicole", entre deux valeurs fixées de $f\text{No}_3$ permet de comparer les résultats boîte à boîte.

Nitrate et Phytoplancton (fig. 21)

En raison de sa situation géographique stratégique (placée au milieu de la zone de culture), c'est dans la boîte 14 que sont examinées les différentes simulations des nitrates et du phytoplancton.

Quel que soit le sens considéré, la variation des niveaux de nitrates à la limite Charente du modèle n'affecte guère le comportement printanier du phytoplancton : pour chacune des valeurs de $f\text{No}_3$ les pics calculés de chlorophylle restent synchrones et leurs valeurs (pour $f\text{NO}_3$ croissant) évoluent autour de 6 mgChla/m^3 (fig.). Il apparaît ainsi, qu'à cette époque de l'année les apports d'Antioche (limite Nord du modèle), marqués par la présence des eaux de Gironde (Dechambois, 1977), maintiennent des niveaux de nitrates au delà du seuil de limitation du développement phytoplanctonique. A la fin du printemps, la situation change, les eaux du large retrouvent des caractéristiques plus océaniques et rendent à la Charente et à ses apports de nitrate une partie du contrôle de la production primaire. Sans que cet effet soit spectaculaire sur un plan instantané (l'écart maximum est $< 1 \text{ mgChla/m}^3$ pour les valeurs extrêmes de $f\text{No}_3$), il se prolonge néanmoins pendant les 3 mois d'été et peut, à ce titre, influencer sur les capacités trophiques du Bassin et, par voie de conséquence, sur les performances de croissance des huîtres. La régulation de la production phytoplanctonique estivale du Bassin par les apports de nitrate de la Charente est une idée généralement admise (Ravail et al., 1988).

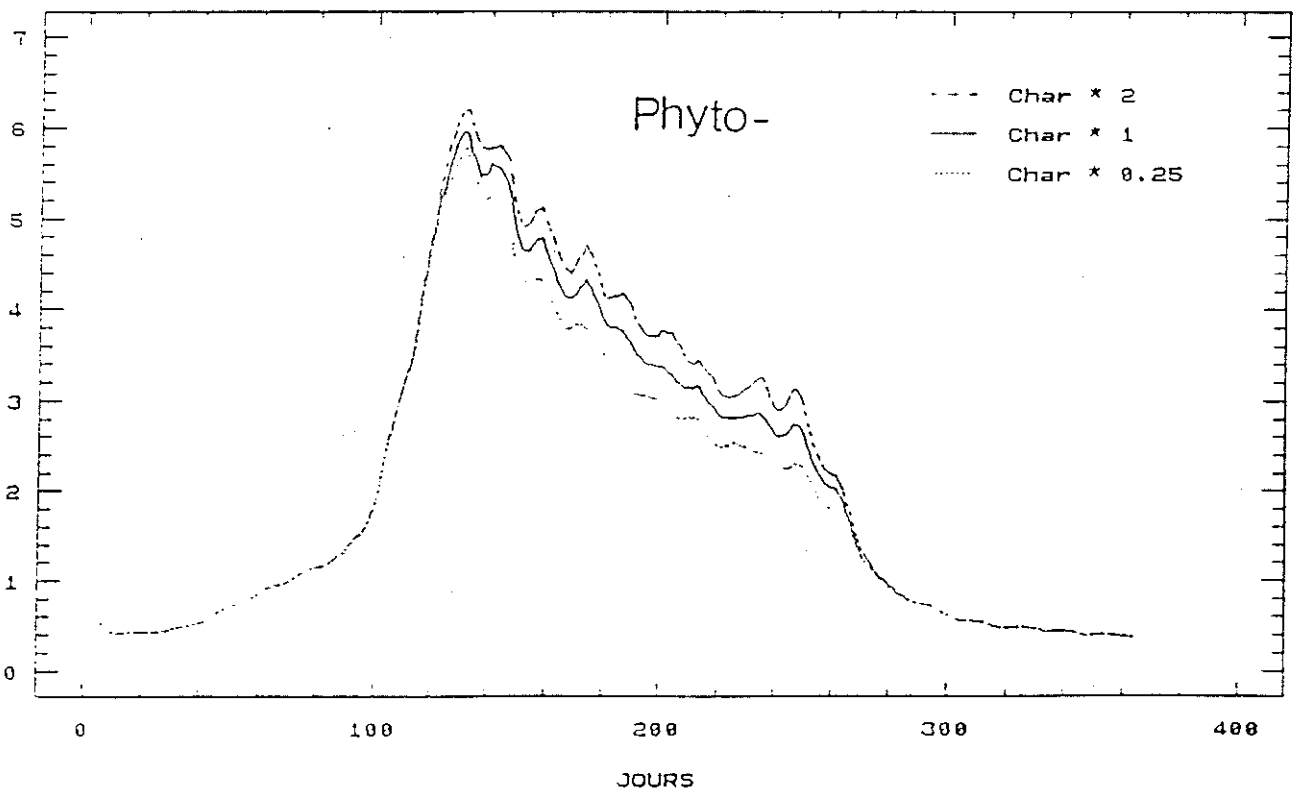
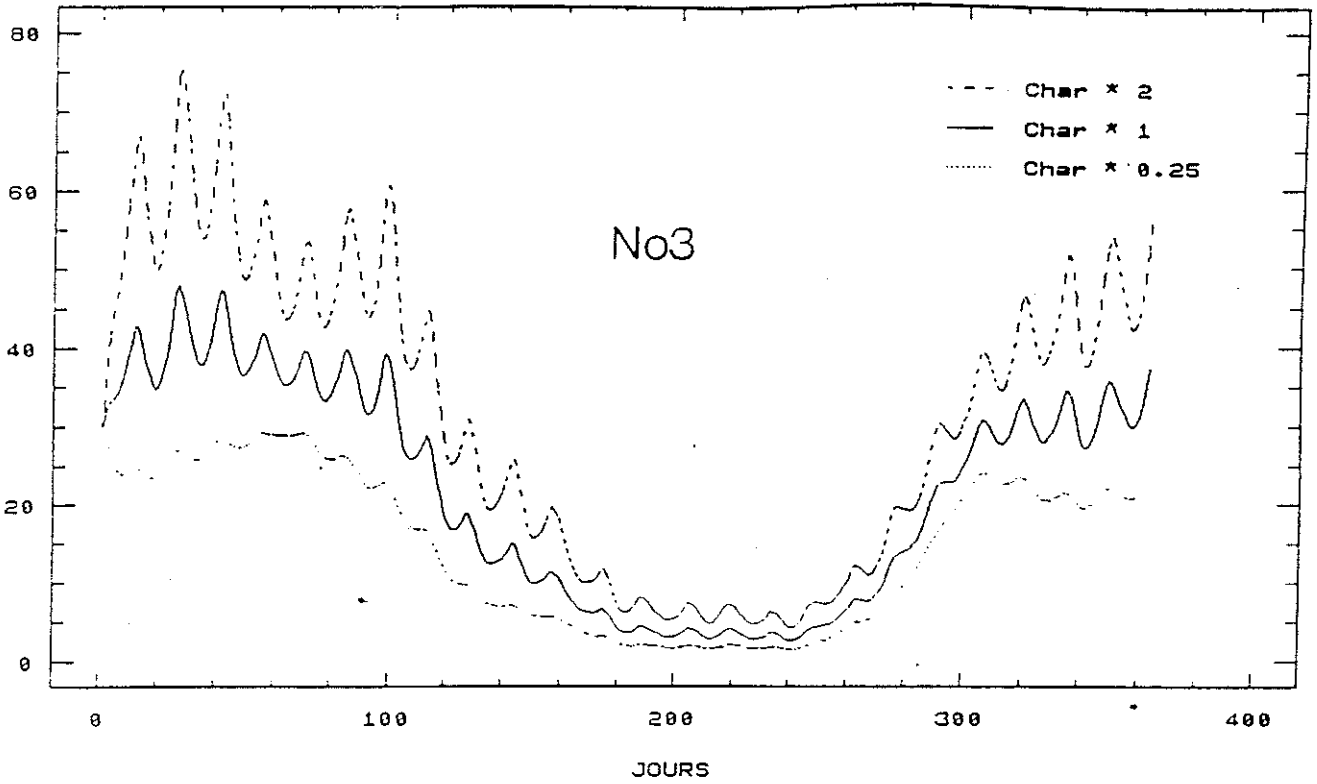


fig. 21 : Influence des apports de nitrates de la Charente sur l'évolution des teneurs de nitrates ($\mu\text{MN/l}$) et de phytoplancton ($\mu\text{MN/l}$) au Chapus (boite 14).

Production primaire et ostreicole

Sur l'ensemble du Bassin, l'augmentation des apports de nitrates entraîne celle de la production primaire (fig. 22).

La production primaire d'un secteur donné est d'autant plus marquée par les variations du régime de la Charente que ses concentrations de nitrate y sont sensibles, et qu'elles sont également proches du seuil de limitation de la croissance du phytoplancton. La région Nord-Ouest (boîtes 2 et 3) d'influence marine affiche une sensibilité faible (tableau 1), les concentrations de nitrates sont peu affectées par le changement des conditions à la limite Est, et constante sur la gamme de variation du facteur $f\text{No}_3$, en raison du maintien de ces concentrations à un niveau limitant (pas de saturation). Dans la boîte Nord adjacente (5) la marque des apports estuariens est plus prononcée et entraîne une réaction plus vive de la croissance du phytoplancton à leur variation, le transit relativement lent des masses d'eau sur ce secteur intensifie le pompage des nutriments et maintient la limitation malgré l'accroissement des rejets de Charente (forme linéaire de la réponse). Au niveau de l'estuaire et dans la zone de production ostreicole, les teneurs de nitrates sont nominalement peu limitantes pour la production primaire, qui reste donc plus sensible à la baisse qu'à l'accroissement des rejets de Charente. La dépendance plus marquée de la boîte 13 et dans une moindre mesure de la boîte 14 met en évidence le conditionnement particulier de ces secteurs par les régimes de la rivière.

Le comportement de croissance des mollusques est logiquement corrélé à celui du phytoplancton. Tant sur le plan des poids maximaux (fig. 23) que de la production totale (fig. 24), la diminution des apports de Charente a un effet plus prononcé que son augmentation. La comparaison des résultats obtenus sur les différentes boîtes révèle également des relations plus étroites entre les débits de la rivière et la croissance des mollusques sur l'estran est (boîte 13) et au centre du Bassin (boîte 14) (tableau 1).

Toutes boîtes confondues, dans une fourchette réaliste de valeurs du facteur $f\text{No}_3$ (de 0.5 à 1.5 : Héral, com. pers.), la production ostreicole annuelle totale varie entre -5 % et +3.5 % de sa valeur nominale.

Tableau 1 : Variation de la production primaire et ostréicole (%) en fonction des apports de nitrate.

	boite FN03	3	5	6	10	11	12	13	14	15
Phyto	0,25	-5,5%	-12,7%	-13%	-14,5%	-12,2%	-16,14%	-18%	-16,2%	-14%
	0,5	-3,7%	-8,7%	-7,1%	-8,8%	-7,6%	-8,9%	-10,5%	-9,9%	-9,31%
	1,50	+3,5%	+8,5%	+4,8%	+6,4%	+5,9%	+5,8%	+7%	+7,2%	+7,36%
	2	+6,6%	+16,7%	+8,7%	+11,6%	+10,7%	+10,4%	+12%	+13%	+12,7%
huitre	0,5				-7,5%	-3,2%		-13,2%	-7,3%	-4,3%
	1,5				+5,7%	+2,5%		+9,7%	+5,5%	+3,3%

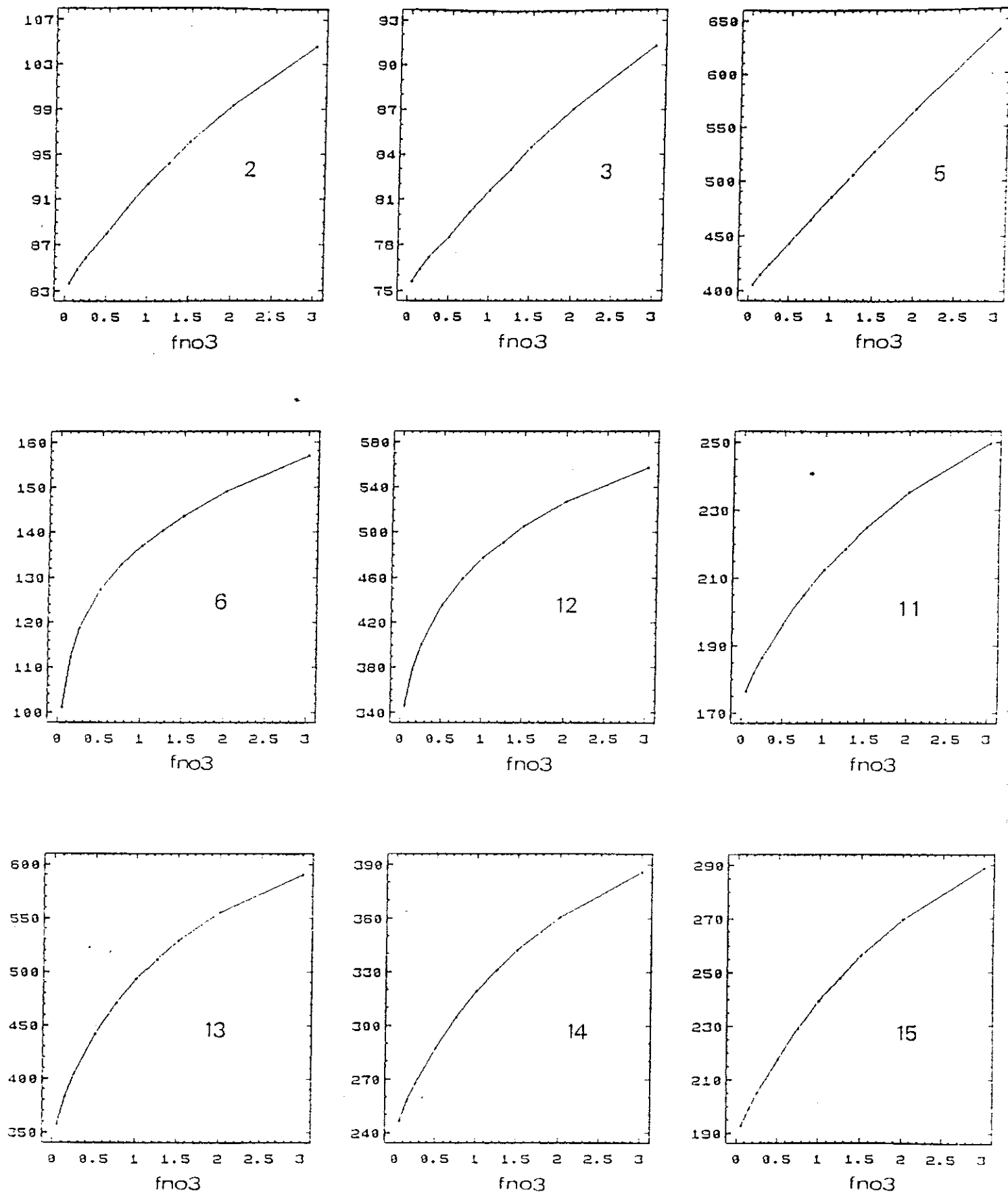


fig.22 : Influence des apports de nitrates de la Charente sur la production primaire brute annuelle ($\mu\text{M}/\text{l}/\text{an}$) pour différents secteurs du Bassin. 2, 3 : Nord; 5 : Nord-Ouest; 6 : estuaire; 12, 13 : estran Est; 14 : central; 15 : sud.

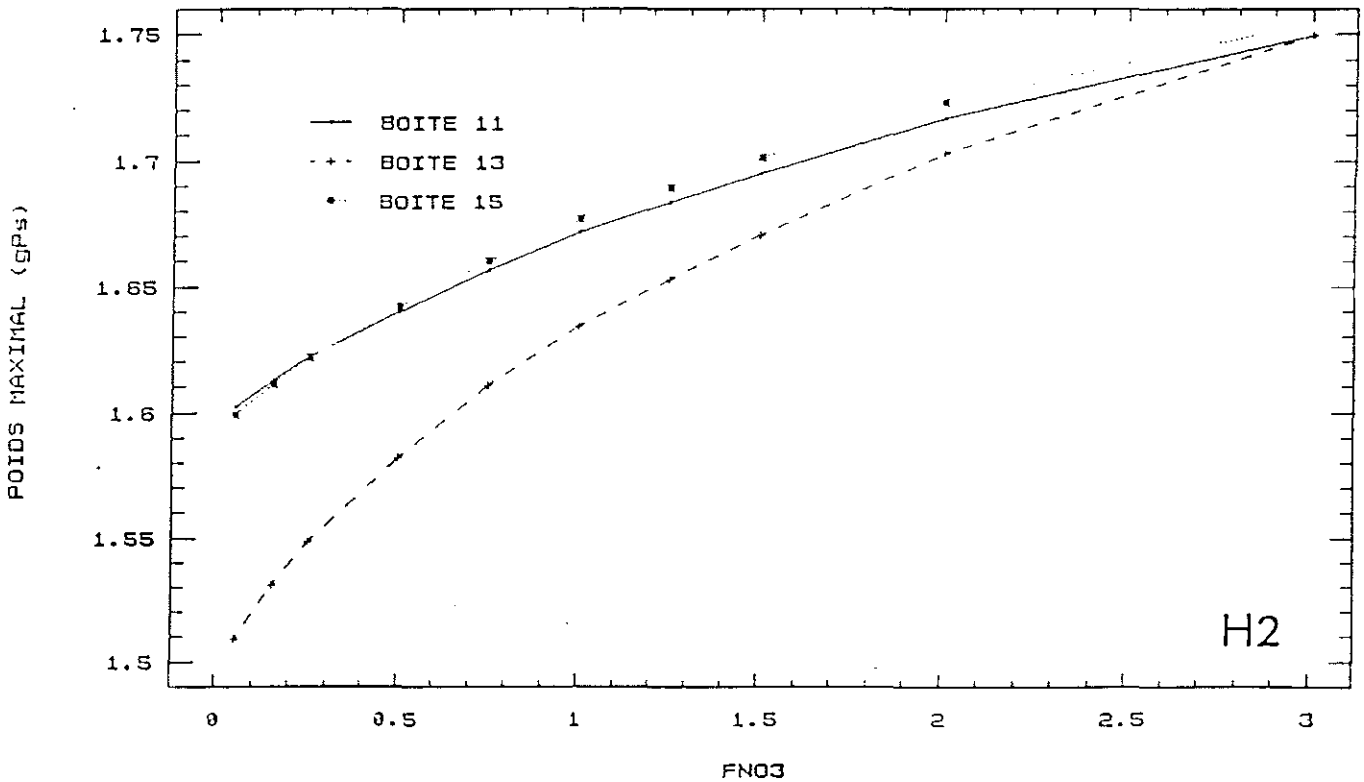
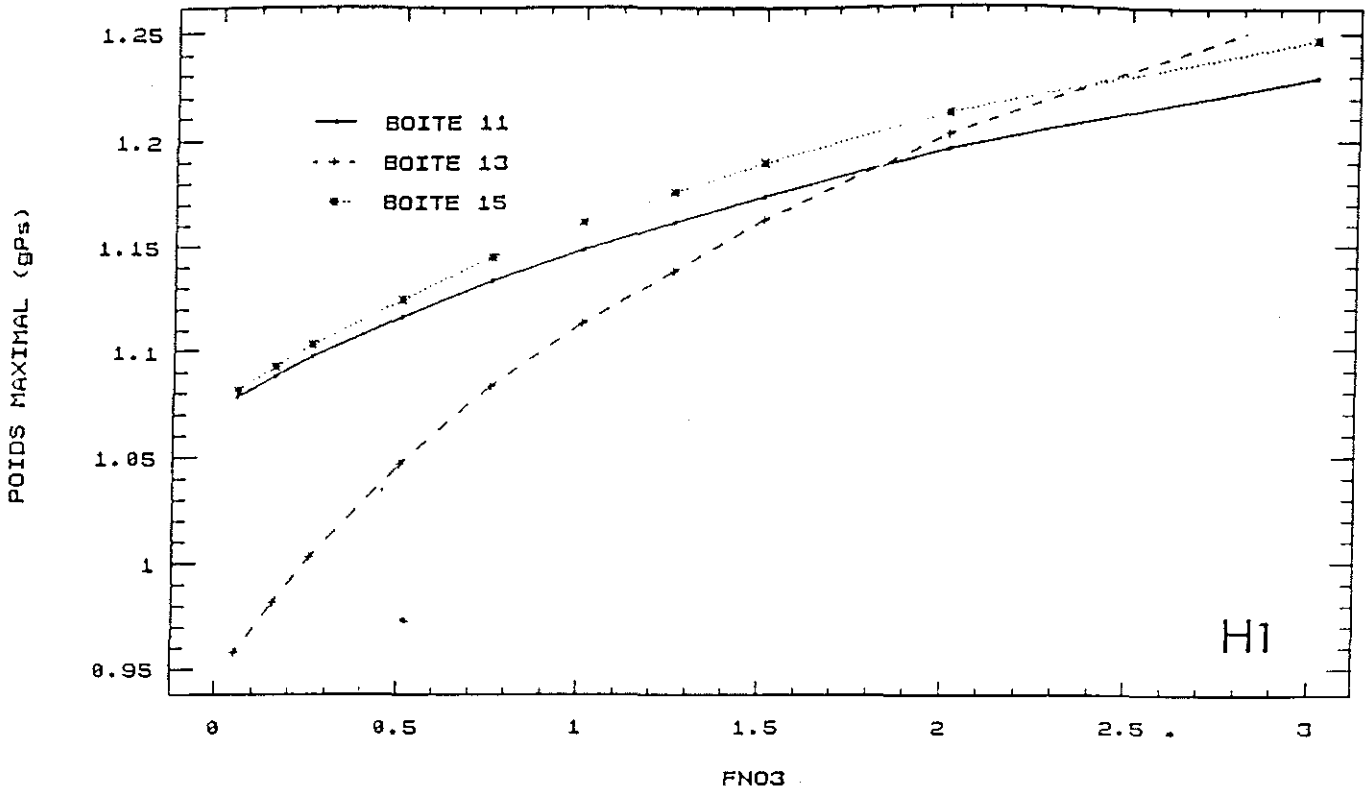


Fig. 18 : Réserve de croissance des huîtres aux irradiations des apports de nitrate. H1 : poids maximal (gPs) des huîtres de la première classe d'âge; H2 : poids maximal (gPs) des huîtres de la seconde classe d'âge.

10, 11 : Nord; 12 : est; 13 : sud; 14 : ouest; 15 : sud;

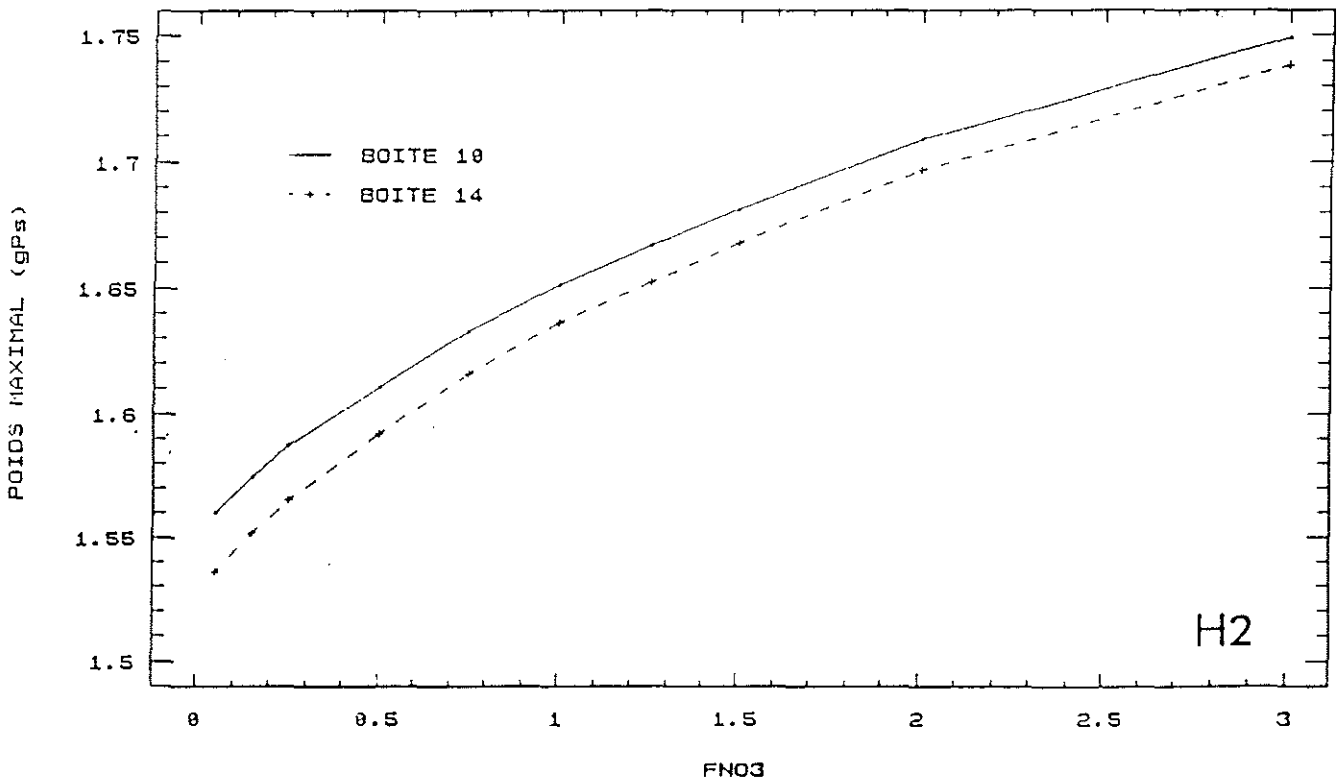
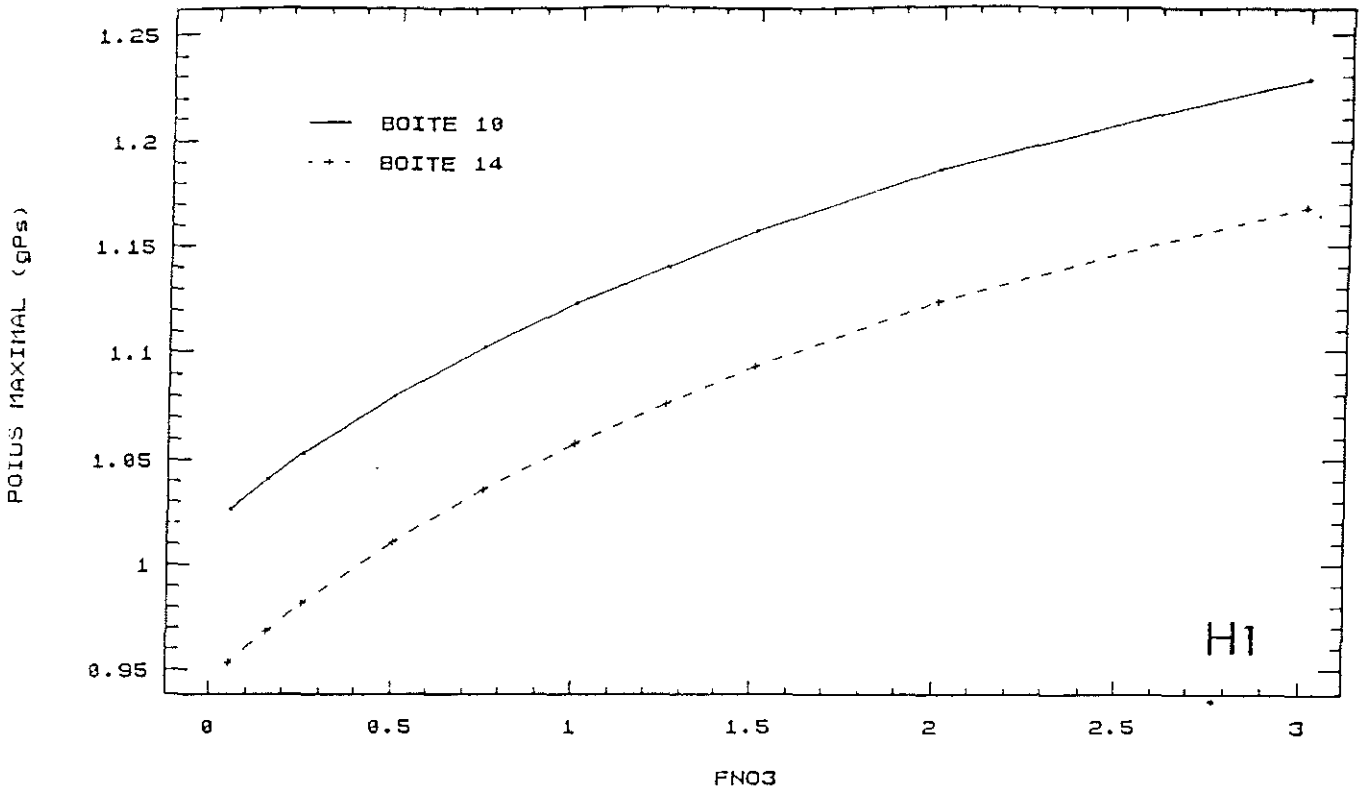


Fig. 23 : suite

10 : Nord; 13 : est-tran-est; 14 : centre; 15 : sud

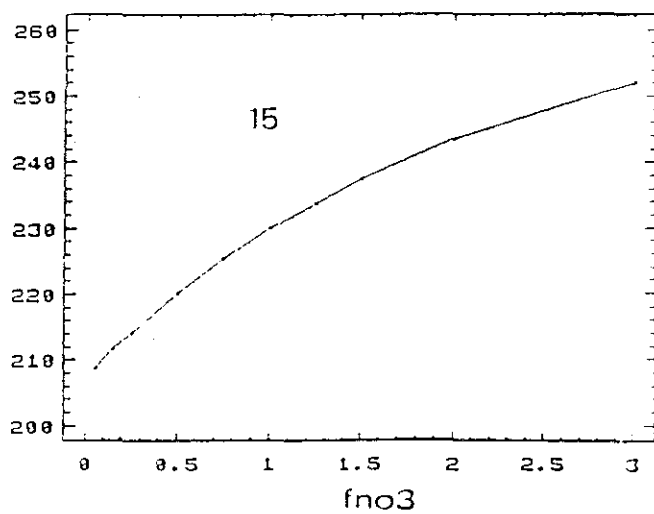
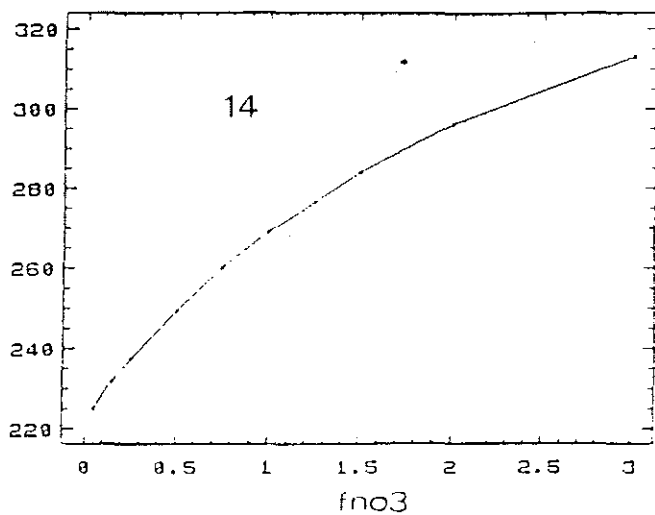
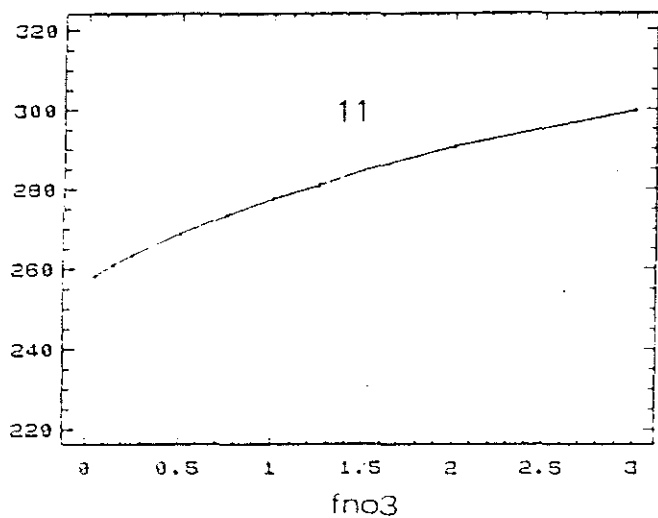
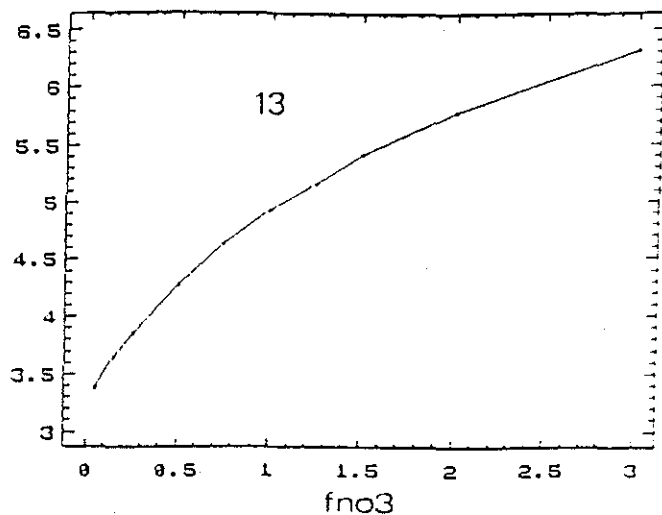
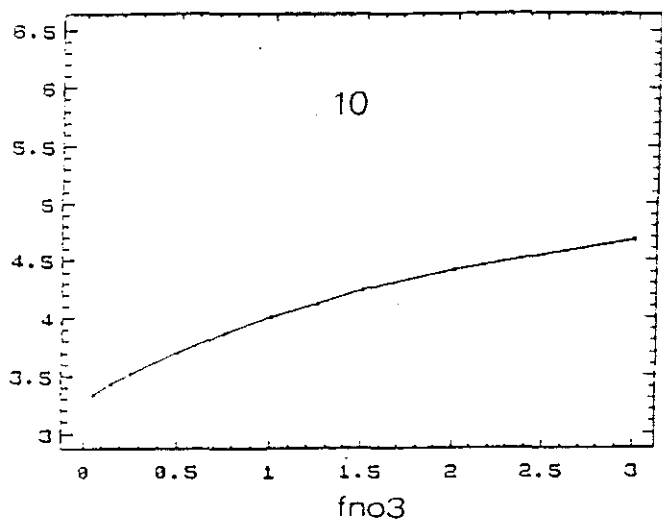


fig 24 : Sensibilité de la production ostreicole (Tonne de poids sec) de différents secteurs du Bassin (conchylicole) aux apports de nitrates.

(10 : Nord; 11 : Centre; 13 : est; 14 : sud)

. Discussion

Ce modèle n'a pas la prétention de prédire de manière précise le poids d'un individu ou le tonnage d'huître dans le Bassin pour un débit donné de la Charente, il indique simplement les tendances. L'impact est plus prononcé lors de diminutions des apports que d'augmentation, et il est variablement ressenti suivant la situation géographique du mollusque.

Le modèle fournit une appréciation quantitative des perturbations : un rehaussement de 50 % des débits de la Charente (valeur prédite après la mise en place du barrage) entraînerait une augmentation de 3.5 % de la production ostreicole totale, à l'inverse, une diminution des débits serait préjudiciable à la potentialité trophique du Bassin, leur division par un facteur 4, situation de sécheresse, abaisserait de 8 % la production totale.

Sous l'hypothèse que les fluctuations du débit de la Charente ne provoquent que la seule variation des ses apports dissous, et sous la condition triviale que ce modèle soit une représentation correcte de la réalité, la Charente apparaît comme un facteur de régulation non-négligeable de la capacité trophique du Bassin ostreicole.

b. La turbidité

. Principe

En réalité, ce ne sont pas les apports de matières en suspension propres à la Charente qui régulent la turbidité dans l'estuaire, mais l'action de ses débits sur l'expulsion du bouchon vaseux et la remise en suspension locale (Héral et al., 1983b). Ces relations complexes et méconnues n'ont pu être formulées de manière précise et déterministe. En première approximation, les débits de la Charente sont supposés n'agir sur la turbidité qu'en hiver et au début du printemps (périodes de crues), en deuxième approximation les concentrations de seston minéral sont considérés comme proportionnelles (f_{ses}) au débit de la rivière pendant cette période.

Les calculs sont réalisés sur une gamme de 7 valeurs des deux facteurs multiplicatifs, 0.25, 0.5, 0.75, 1, 1.25, 1.5, 1.75. On obtient ainsi 49 scénarii nitrate-seston différents, qui permettent de définir la sensibilité du modèle aux

apports des deux types, et d'étudier plusieurs cas particuliers de couplage entre les variations de nitrate et de seston minéral.

Les résultats de la production phytoplanctonique brute et de la croissance sont examinés sur la totalité des simulations à l'aide de surfaces de réponse.

. Résultats

Comme en témoigne la verticalité de ses iso-lignes, la production primaire reste sous le contrôle des apports de nitrates (fig. 26 et 27). Sur un plan spatial les schémas de réponse diffèrent peu de ceux perçus lors de la précédente étude : sensibilité marquée aux variations d'azote dans les zones actives de production (boîte 5) et (ou) proches de la Charente (12, 13, 14) ; variation plus prononcée de cette production à proximité de l'estuaire, lorsque les apports diminuent. Indépendamment de la boîte considérée, l'effet du seston est faible et se caractérise par un accroissement plus sensible de la production lorsque la diminution des apports de seston s'accompagne d'une augmentation des nitrates.

L'action du seston minéral est, en revanche, plus nette sur la croissance des mollusques (fig. 28 et 29). L'âge et la position géographique de l'huître déterminent l'influence respective des deux apports (nitrate, seston) dans la réponse de croissance. Le poids maximal des animaux de la deuxième classe d'âge est inféodé aux variations de turbidité induites par la Charente alors que les petits individus, grâce à leur meilleur rendement énergétique, conservent une sensibilité importante aux apports de nitrates. Sur un plan spatial, les huîtres des boîtes d'influence charentaise (13, 10, 14) enregistrent une fluctuation plus élevée de leur poids en fonction des deux facteurs f_{No_3} et f_{ses} .

La conséquence de cette sensibilité au seston minéral prend toute son importance si on considère maintenant un cas plus réaliste, où les apports de nitrates et de seston minéral varient dans le même sens, conjointement avec le débit de la Charente. Si les variations des apports de seston se font dans des proportions proches de celles du nitrate, les augmentations de débits n'entraînent plus, chez les individus de la deuxième classe d'âge, un accroissement significatif du poids maximal ($f_{\text{ses}} < f_{\text{No}_3}$) ou provoquent un amaigrissement général des mollusques ($f_{\text{ses}} > f_{\text{No}_3}$), quelle que soit la zone considérée (fig. 28 et 29). Dans les mêmes situations, les petites huîtres, conservent dans l'ensemble une relation positive entre le débit et le poids maximal.

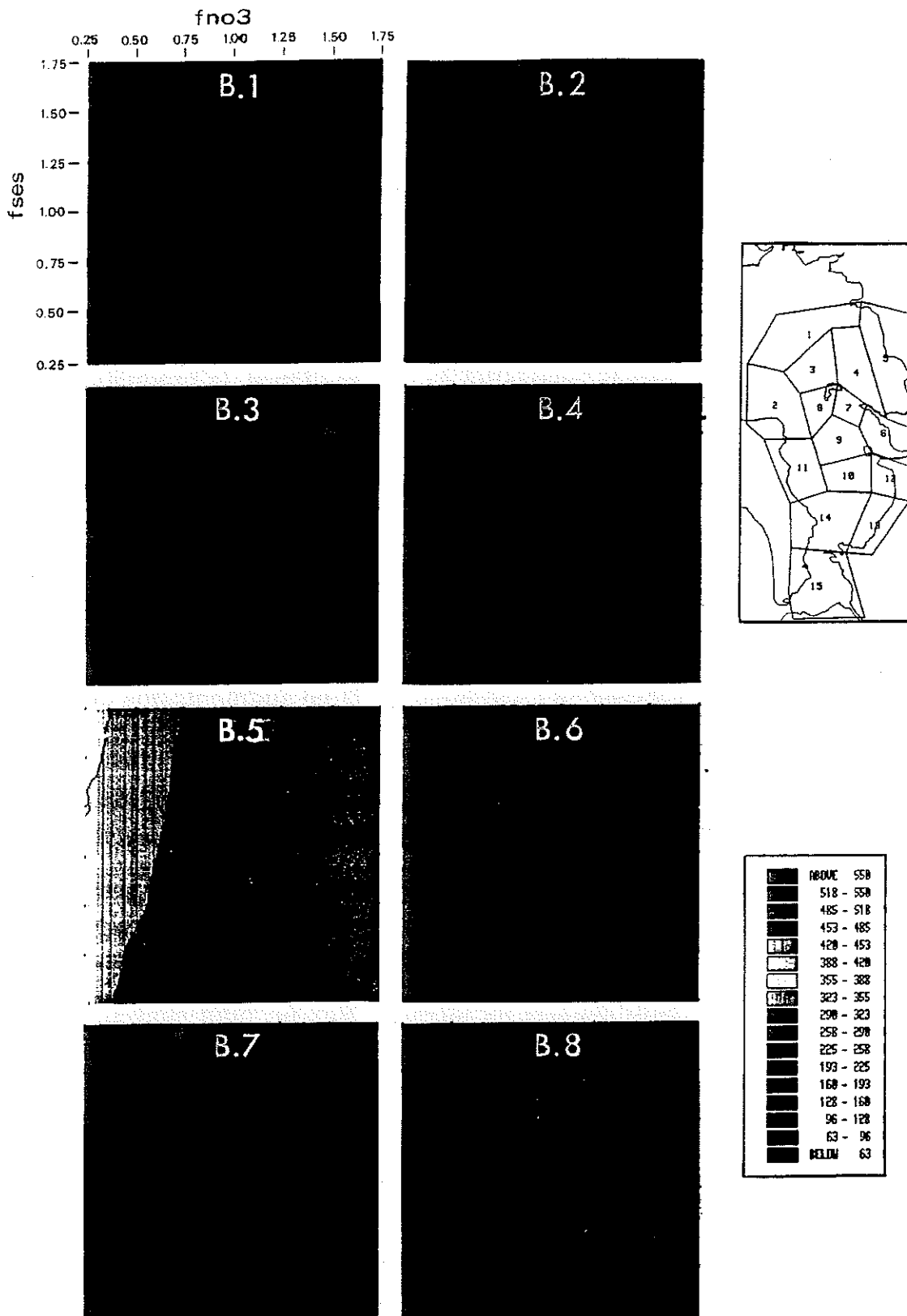


fig. 26 : Influence des apports de seston minéral et d'azote dissous de la Charente sur la production primaire brute annuelle ($\mu\text{M}/\text{l}/\text{an}$) de différents secteurs du Bassin. fno3 : facteur multiplicatif des apports dissous; fses : facteur multiplicatif des apports particuliers.

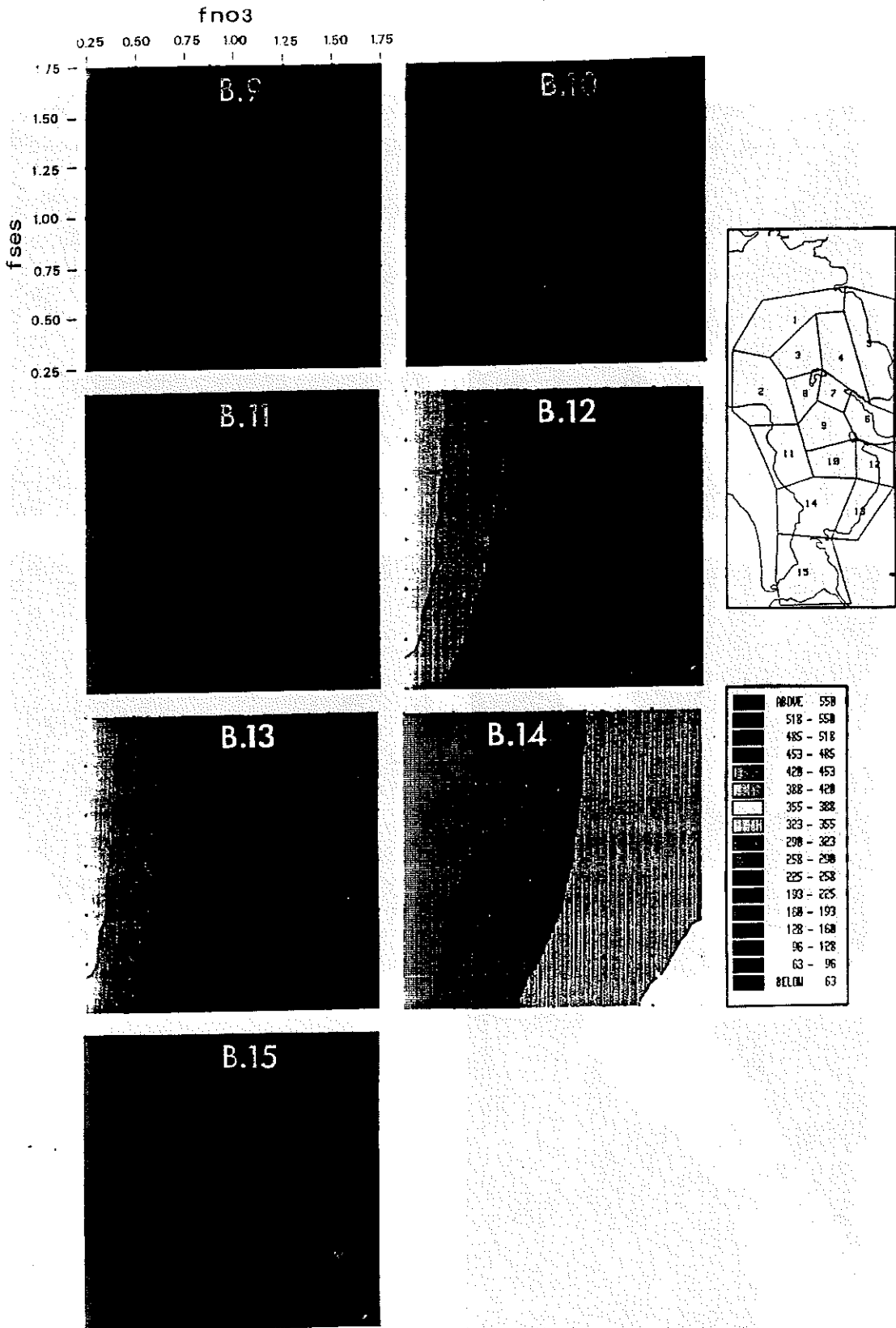


fig. 27 : Influence des apports de seston minéral et d'azote dissous de la Charente sur la production primaire brute annuelle ($\mu\text{M/l/an}$) de différents secteurs du Bassin. fno3 : facteur multiplicatif des apports dissous; fses : facteur multiplicatif des apports particuliers.

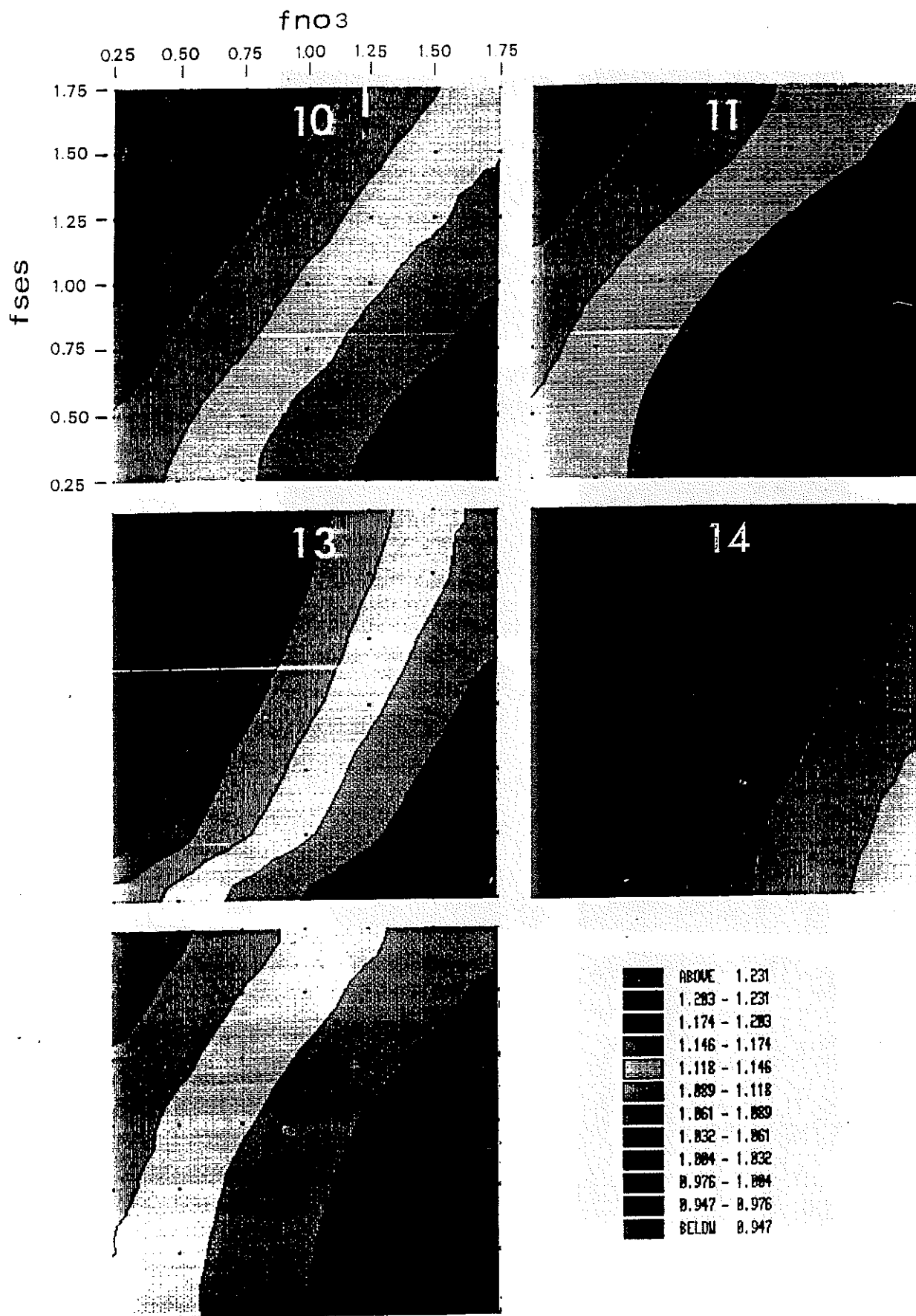


fig. 28 : Influence des apports de seston minéral (fses) et d'azote dissous (fno3) de la Charente sur le poids maximal (gPs) des huitres de la première classe d'âge.

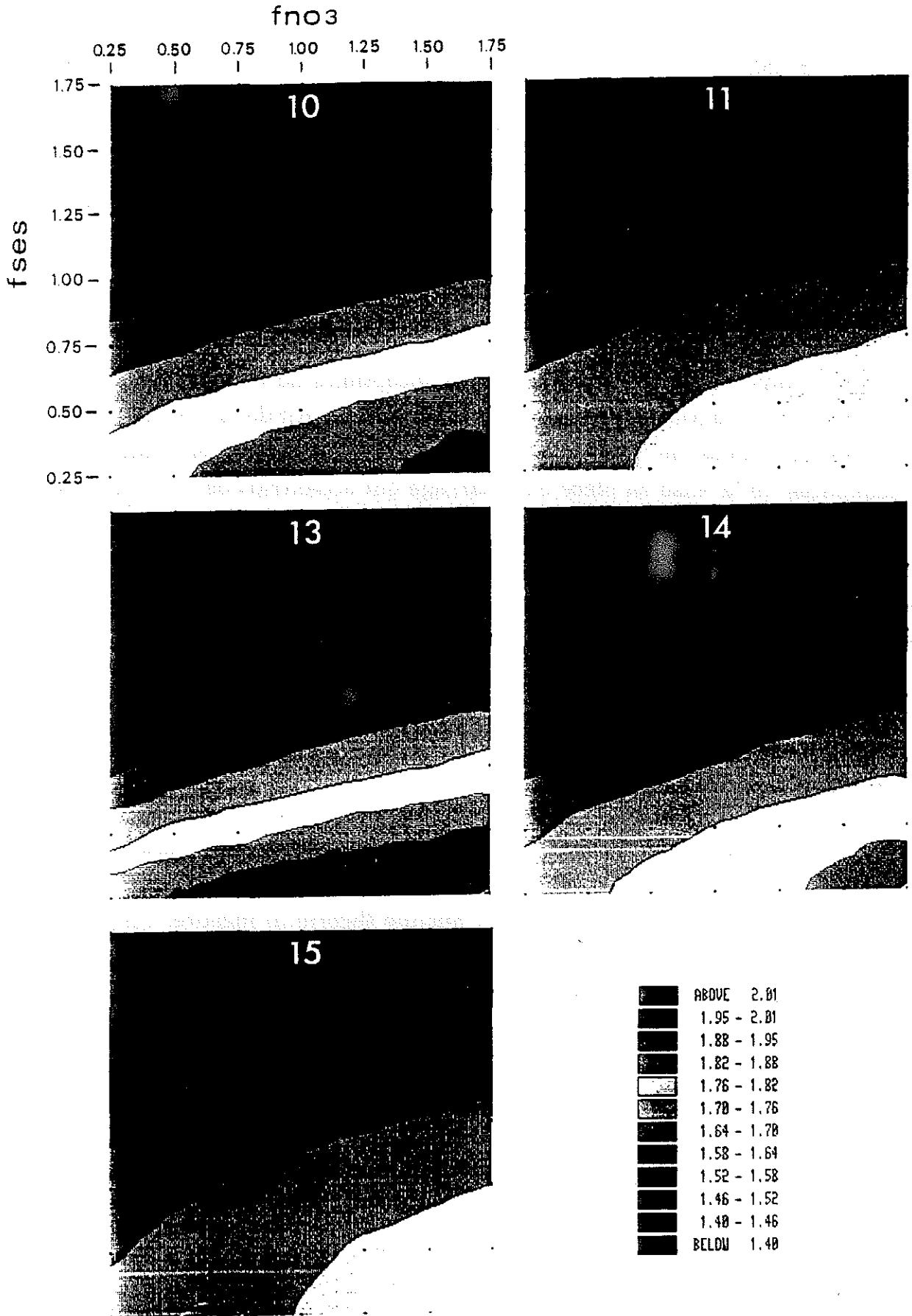


fig. 29 : Influence des apports de seston minéral (fses) et d'azote dissous (fno3) de la Charente sur le poids maximal (gPs) des huitres de la seconde classe d'âge.

Les résultats concernant la production ostreicole sont examinés pour des valeurs identiques des deux facteurs f_{ses} et f_{No3} . Ils révèlent (fig. 30), que les maxima sont atteints lorsque la valeur des débits est inférieure à sa valeur nominale. La localisation de ce maximum est également dépendante de la boîte considérée. Dans les régions d'influence marine (15 et 11) le pic de production est observé pour une situation proche des conditions nominales, et se décale vers les apports minimum de Charente dans les boîtes les plus soumises à son régime.

. Discussion

Il va sans dire que ces résultats sont susceptibles de remettre en cause les conclusions du paragraphe précédent quant à l'effet positif de la Charente sur les capacités trophiques du Bassin. Si on applique à nouveau ces résultats aux conséquences de la mise en place d'un barrage qui accroîtrait de 50 % les débits de la Charente, le modèle prédit dans le meilleur des cas un maintien de la production ostreicole à son niveau actuel. L'enrichissement chlorophyllien estival, induit par les ajouts de nitrates à cette saison, ne suffit pas à compenser les pertes de poids des mollusques en hiver causées par l'accroissement des charges sestoniques. En revanche s'il est envisagé de mettre en place des barrages de soutien d'étiage qui diminuent ou maintiennent les débits hivernaux et accroissent les débits estivaux l'effet ressenti au niveau de la production ostreicole est d'après le modèle, positif.

On peut malgré tout émettre quelques réserves quant à la validité de ces résultats. L'expression qui relie les concentrations de seston à la limite-est avec les débits de la Charente ne s'appuie sur aucune théorie ni mesure, simplement une hypothèse dont la simplicité ne reflète sans doute pas la réalité. Il est ainsi évident que les mécanismes physiques et chimiques qui sont à l'origine de la formation du bouchon-vaseux, ou qui déterminent les échanges avec le fond (érosion, dépôt) ne sont pas uniquement régulés par le débit de la Charente (action des courants de marée, des facteurs climatiques). Il se pourrait qu'en réalité, les apports de seston soient moins influencés par les débits de la rivière que ne l'exprime la relation choisie à cet effet.

D'autre part, il est un fait que la sous-estimation de la production primaire inhérente au modèle de transport (accélération du déplacement des masses d'eau) biaise les interactions entre les deux composantes des apports de Charente, en minimisant le rôle des nitrates.

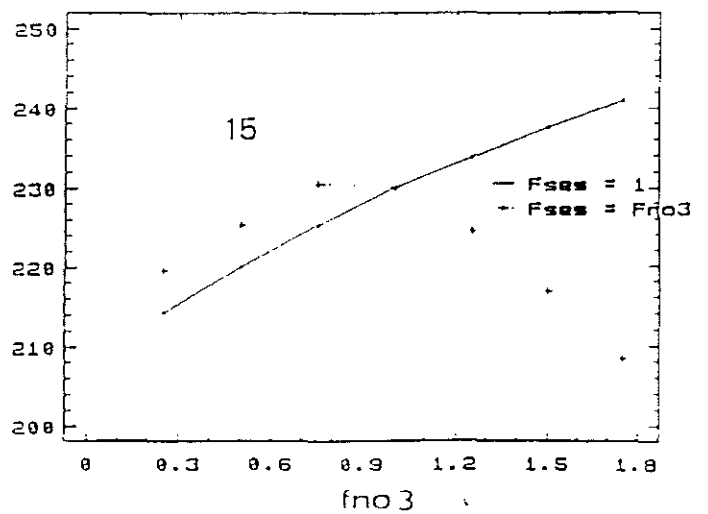
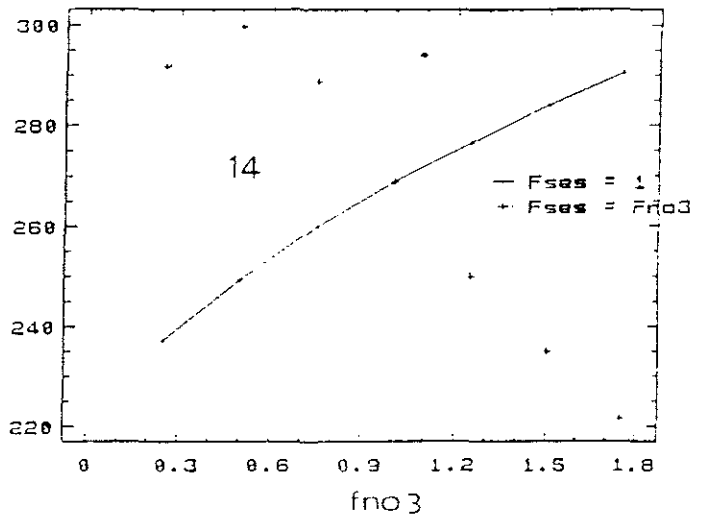
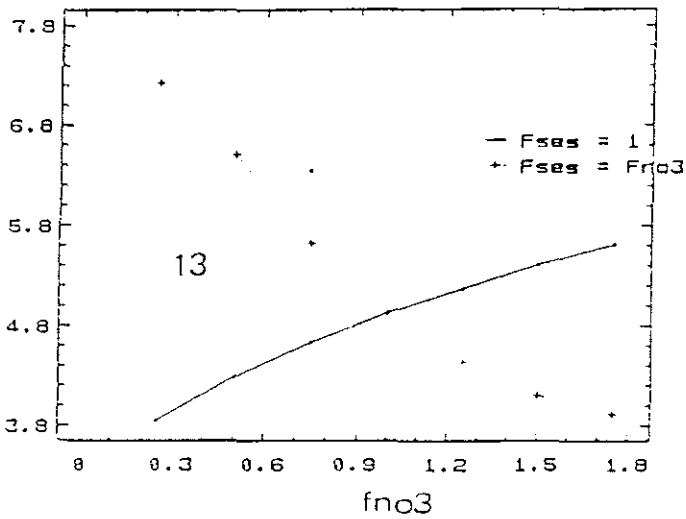
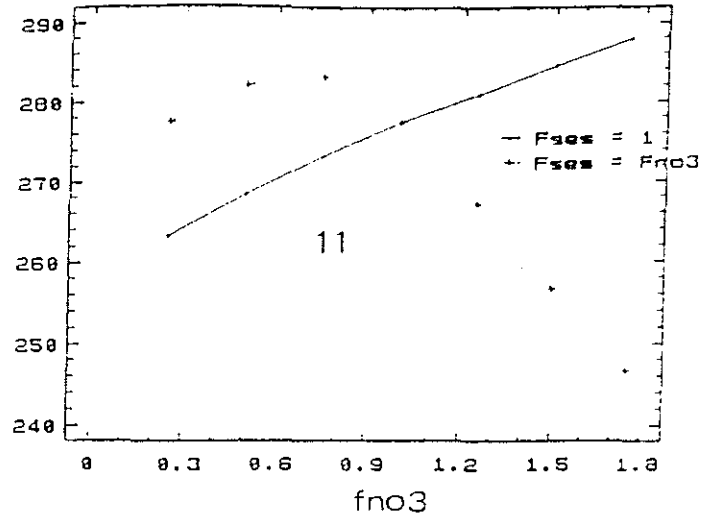
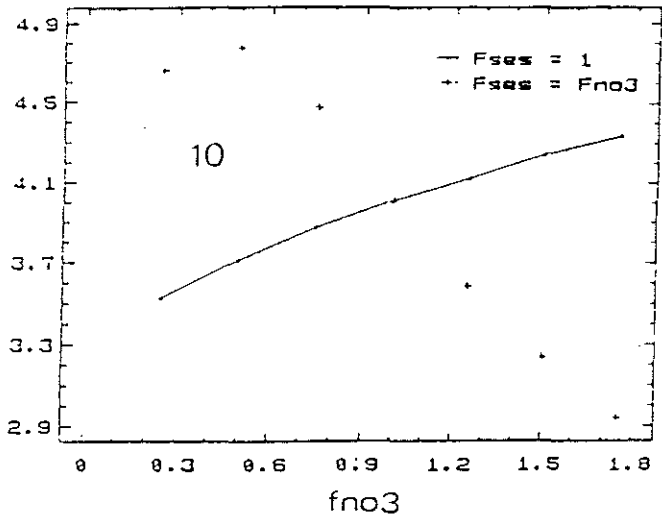


fig.30 : Réponse de la production ostreicole aux variations des apports de la Charente. Fses = Fno3 : les rejets de seston minéral varient conjointement avec les rejets de nitrates et dans les mêmes proportions ; Fses = 1 : seuls varient les rejets de nitrates.

(10. 11 : Nord; 13 : est; 14 : centre; 15 : sud)

Le niveau de sensibilité élevé du comportement de croissance des mollusques aux fluctuations des apports turbides à la limite Est du modèle, met l'accent sur la nécessité de préciser, à l'avenir, l'influence de la Charente sur les turbidités du Bassin, afin d'être en mesure de déterminer l'impact réel de ce fleuve sur la production ostreicole.

4. Impact des stocks d'huîtres

Le stock d'huîtres en élevage dans le modèle est de 69000 tonnes et correspond à celui estimé en 1984. Depuis le tonnage en huîtres du Bassin n'a cessé de s'accroître : 82000 t en 1985, 90000 t en 1986, 94000t en 1987 et 110000 t en 1988.

. Principe

Le comportement de croissance des mollusques et de la production ostreicole est étudié pour différents niveaux de stock. Le nombre des individus des deux classes d'âge est multiplié dans chacune des boîtes par un facteur fstok. Une série de 11 simulations est réalisée avec des valeurs de fstok comprises entre 0.2 et 2.

. Résultats

La forme des relations stock-croissance obtenues dans les différentes boîtes du modèle atteste de l'importance de la dimension spatiale dans la mise en place des compétitions intraspécifiques (fig. 31a et b).

Pour des valeurs croissantes de stock, la capacité trophique du secteur sud (13, 14, 15), au départ la plus élevée, est, compte tenu du déplacement Nord-Sud des masses d'eau, doublement affectée : par l'activité nutritionnelle des mollusques en place et par celle des animaux situés en amont. Il en résulte, chez les individus positionnés en aval, une sensibilité plus prononcée des performances de croissance aux variations des effectifs.

Signalons, d'autre part, une réponse de croissance aux niveaux de stock, d'autant plus vive que le stock est bas. Une forme de relation déjà perçue par

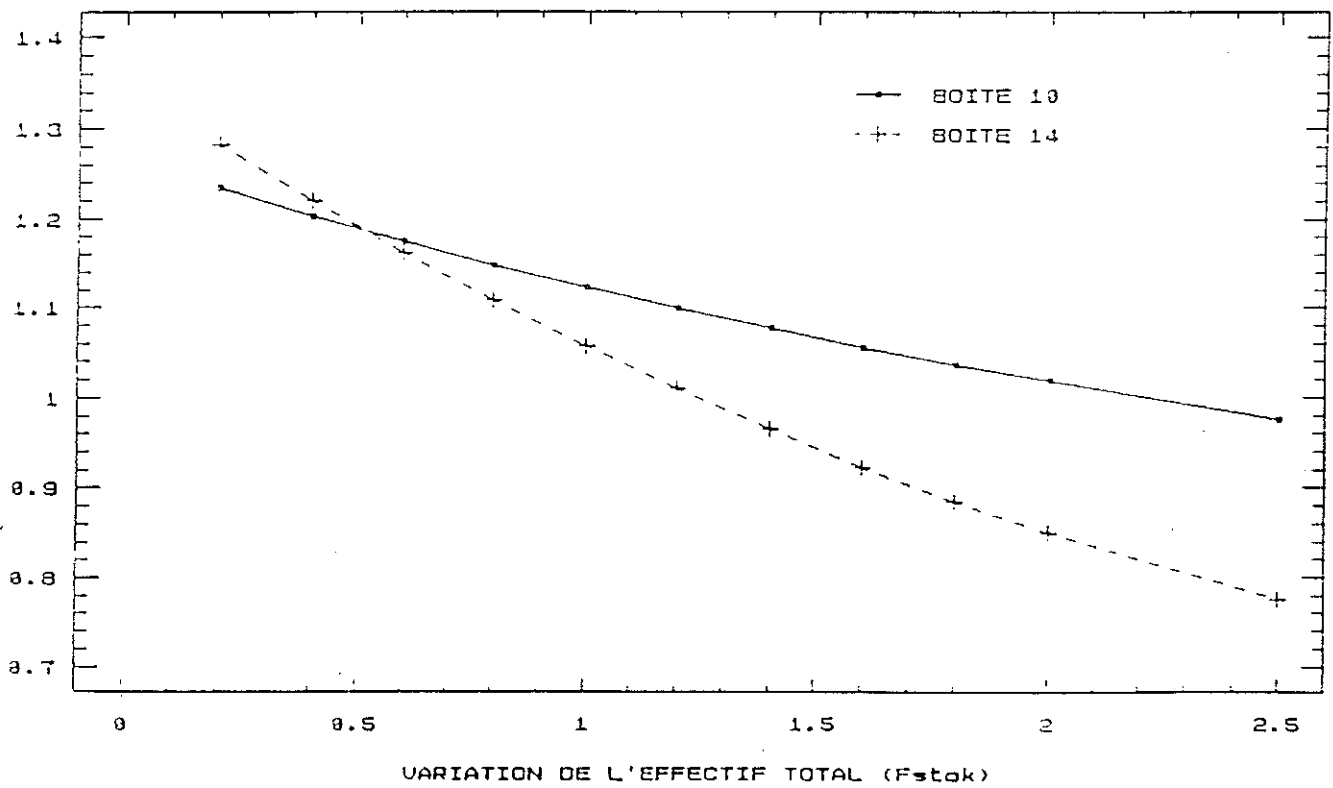
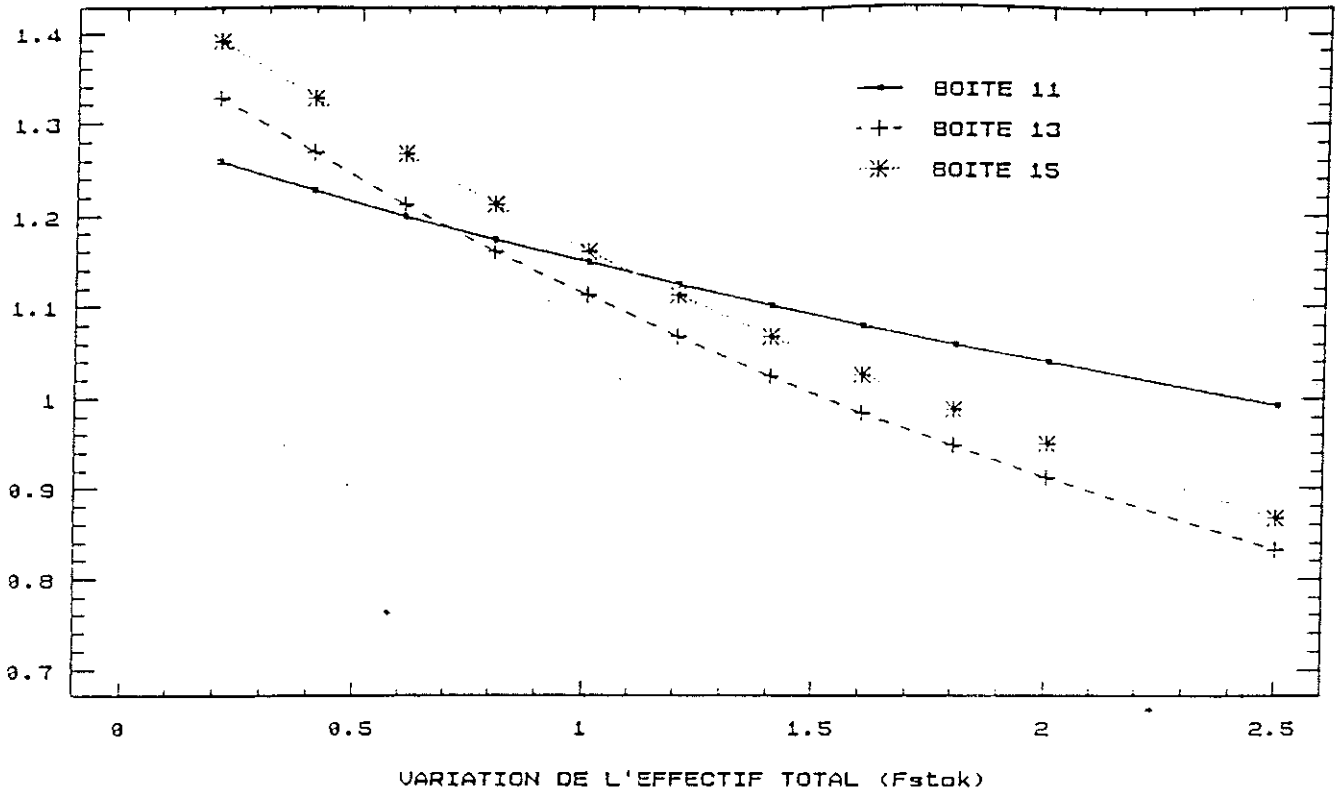


fig.31A : Influence du stock d'huitres sur le poids maximal (gPs) des huitres de la première classe d'age.

(10, 11 : Nord; 13 : estran est; 14 : centre; 15 : sud)

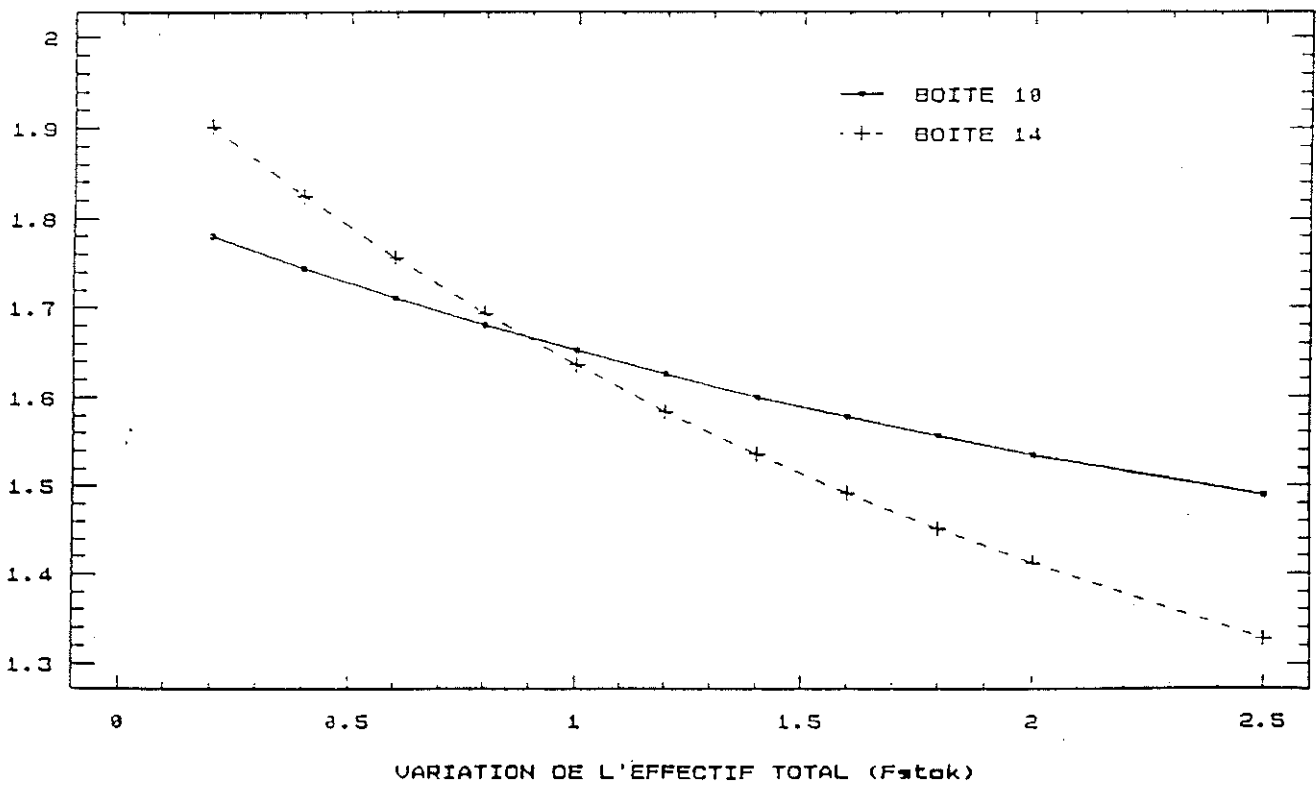
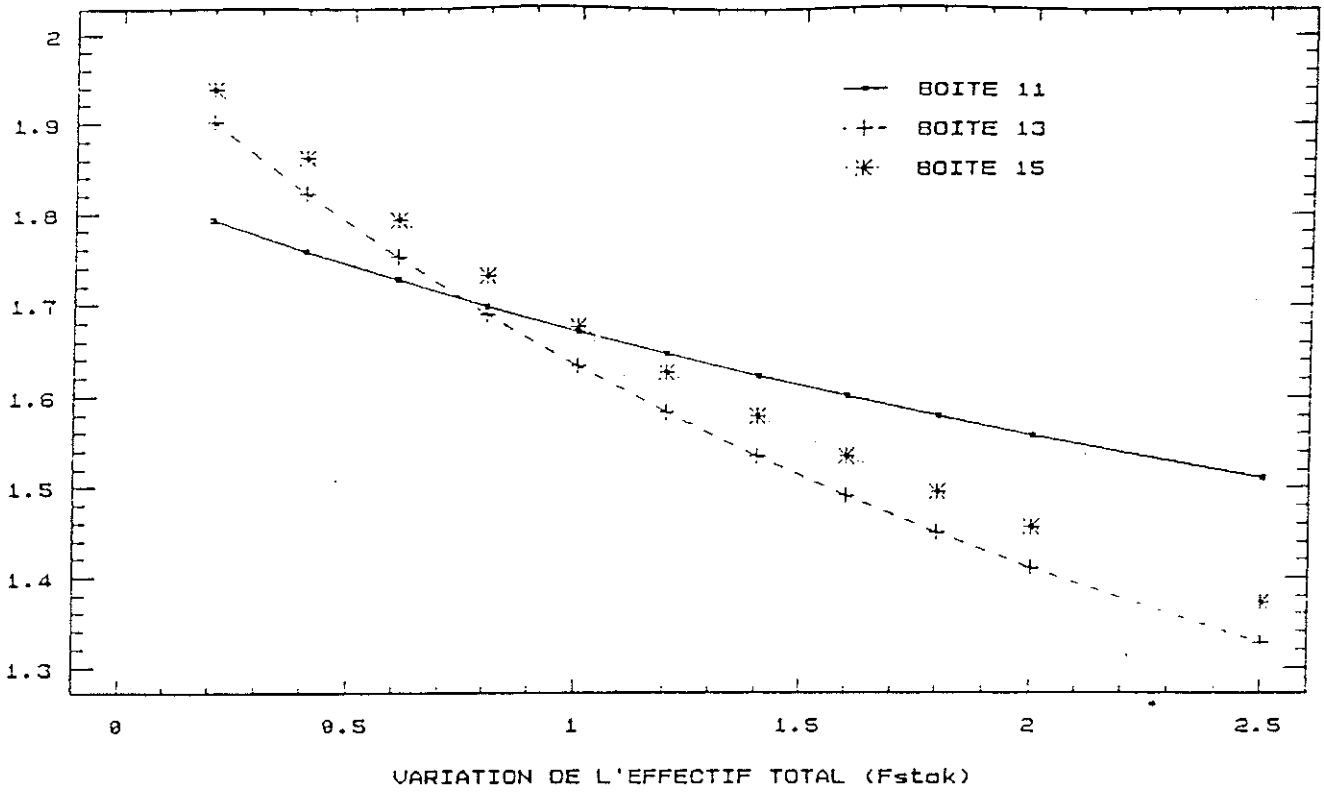


fig 31b : Influence du stock d'huitres sur le poids maximal (gPs) des huitres de la seconde classe d'age.

(10. 11 : Nord; 13 : estran est; 14 : centre; 15 : sud)

Héral et al. (1986a) sur les données historiques des deux espèces successives du Bassin, *C.angulata* et *C.gigas*.

Au niveau de la production ostreicole totale (fig. 32), la diminution enregistrée pour des valeurs croissantes de f_{stock} , dans les boîtes 13 et 14, traduit l'effet conjugué de la déplétion par les huîtres situées au nord et l'action négative des épisodes turbides hivernaux relativement plus intenses dans ce secteur du Bassin (la production totale, calculée sur les poids finaux, est plus sensible aux conditions trophiques hivernales). La boîte sud (15) cependant moins affectée par les charges sestoniques atténue fortement sa production pour des niveaux élevés de stocks mais ne présente pas de baisse de production.

En partie libérées du poids de ces deux facteurs, les boîtes amonts restent les moins touchées par l'augmentation du nombre d'huîtres sur le Bassin.

. Discussion

De la comparaison des relations stock/croissance obtenues par le présent modèle et celles prédites par le modèle de Bacher (1989) (fig. 33), il ressort que l'introduction d'un modèle de production primaire modifie la forme de cette interaction (stock-croissance) sur un plan spatial essentiellement. D'une part en atténuant les différences de performances entre les différents secteurs, l'apport local de phytoplancton joue le rôle de tampon sur les pertes induites par la déplétion amont des masses d'eau, et d'autre part en inversant les gradients de croissance pour des valeurs faibles de stock, la production phytoplanctonique locale devient alors un facteur explicatif important des performances de croissance des mollusques.

Le modèle actuel fournit, à l'instar de celui de Bacher (1989), une estimation nettement plus optimiste de l'effet négatif du stock que celle du modèle global de Héral et al. (1986a) (fig. 34). A ce propos, Bacher invoque les différences entre les méthodes d'élevage, plus favorables pour les populations qui ont servi au calage du modèle biologique que pour les huîtres de l'élevage professionnel soumises aux contraintes de densité et de rotation des parcs. Sans minimiser pour autant l'importance de ce facteur, il est par ailleurs clair, que la sous-estimation de la déplétion particulière de la masse d'eau (par les mollusques) induite par l'accélération de leur vitesse de transit (inhérente à la structure du modèle physique) est un élément susceptible d'entraîner également

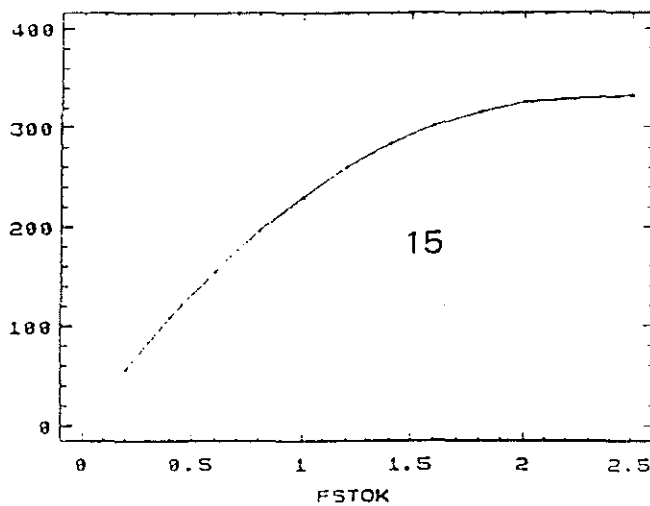
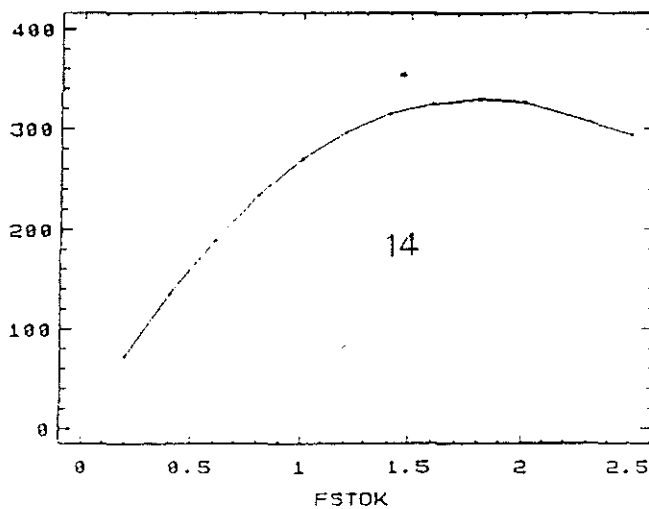
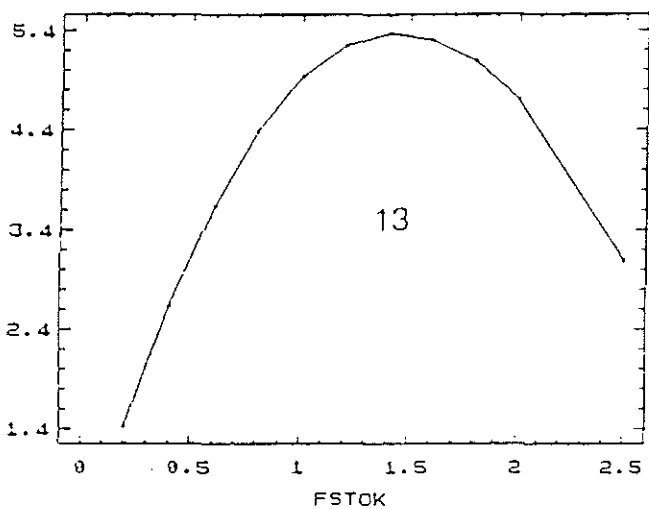
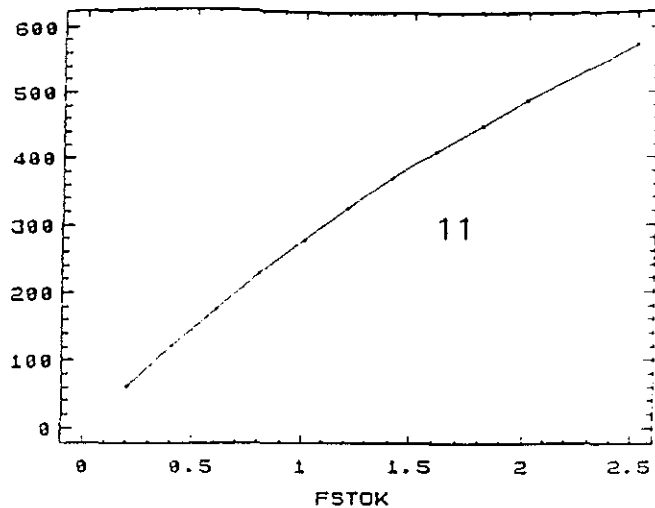
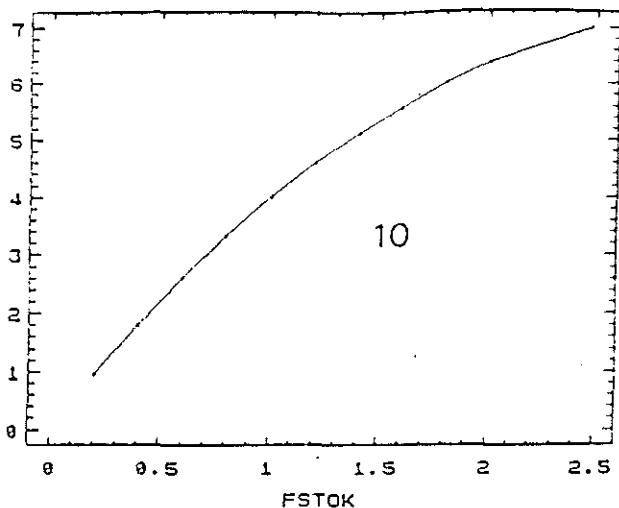


fig. 32 : Sensibilité de la production ostreicole (Tps) de différents secteurs du Bassin (conchylicole) au stock.

(10, 11 : Nord; 13 : estran est; 14 : centre; 15 : sud)

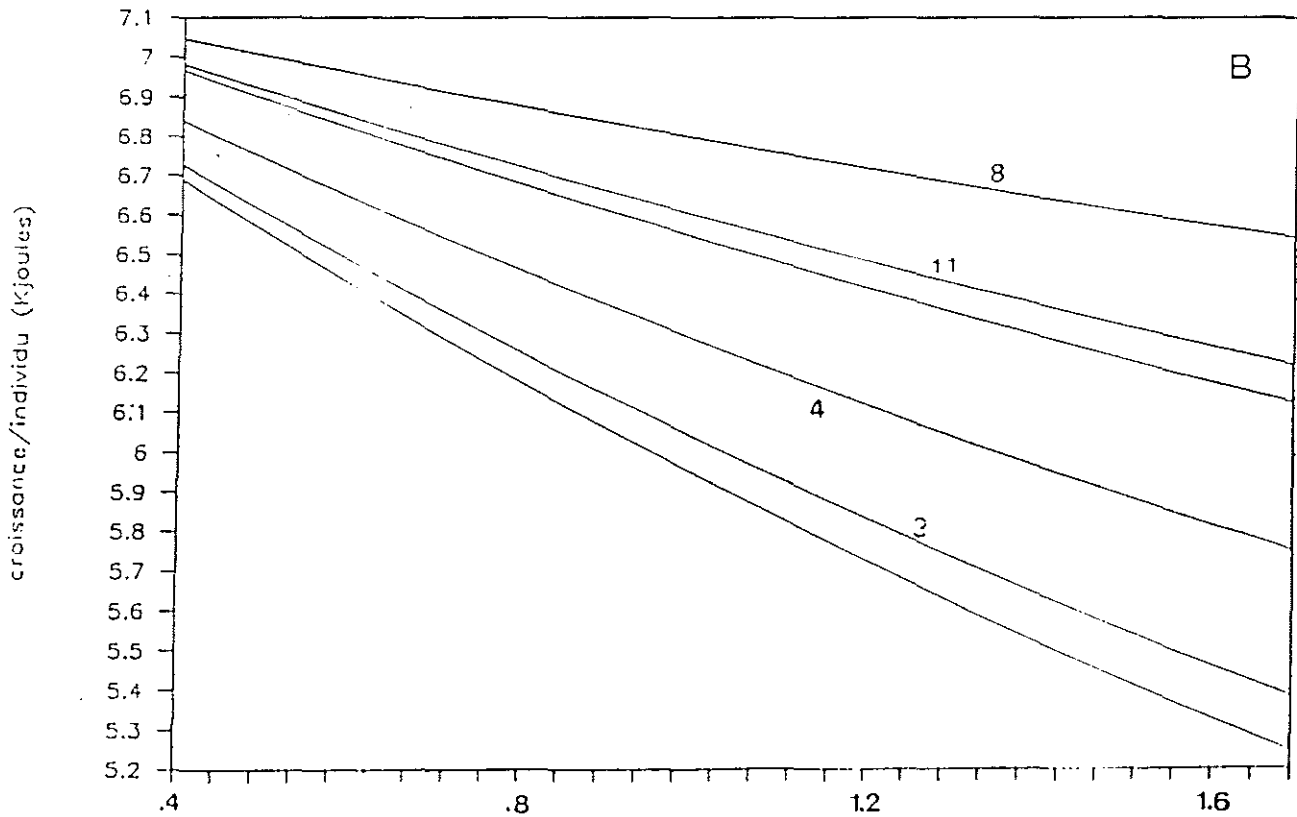
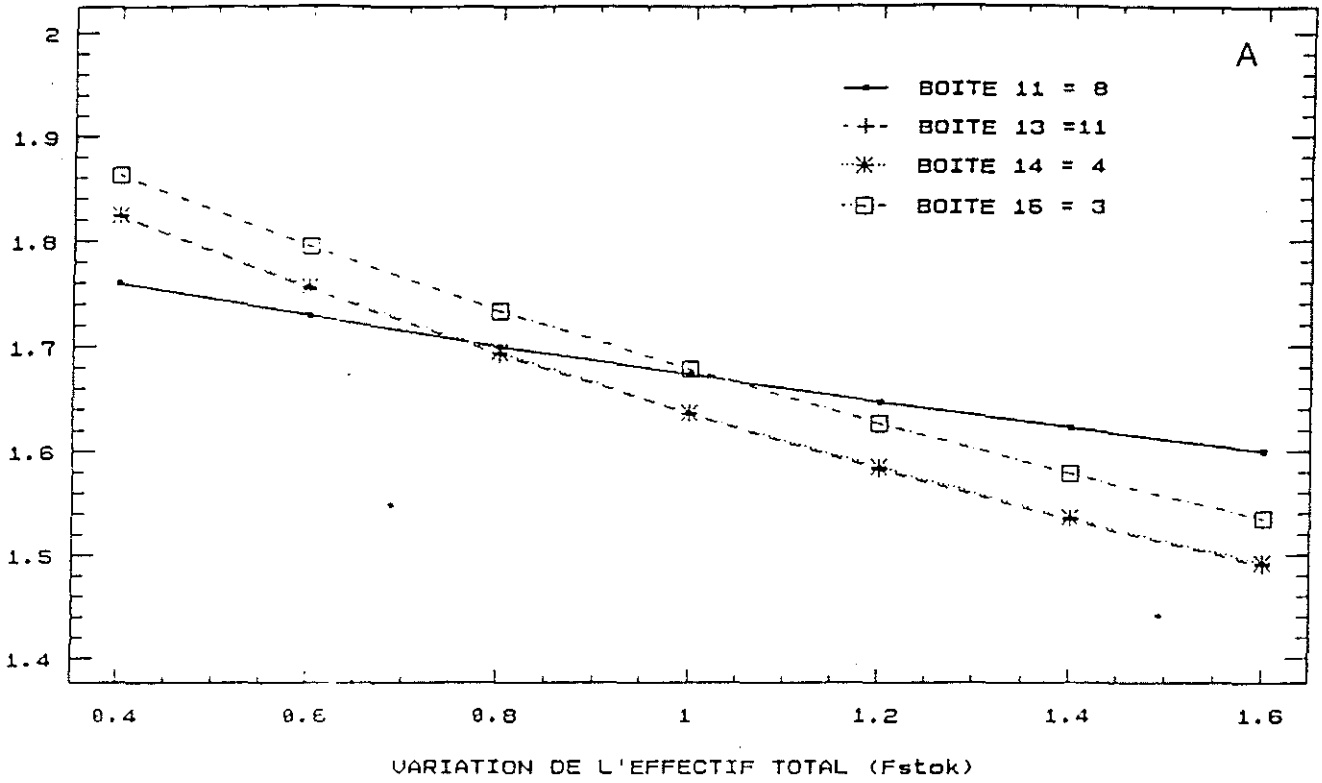


fig.33 : Comparaison des relations stock/croissance obtenues par le présent modèle (A) et celui de Bacher (B).

RELATION EFFECTIF-POIDS FINAL

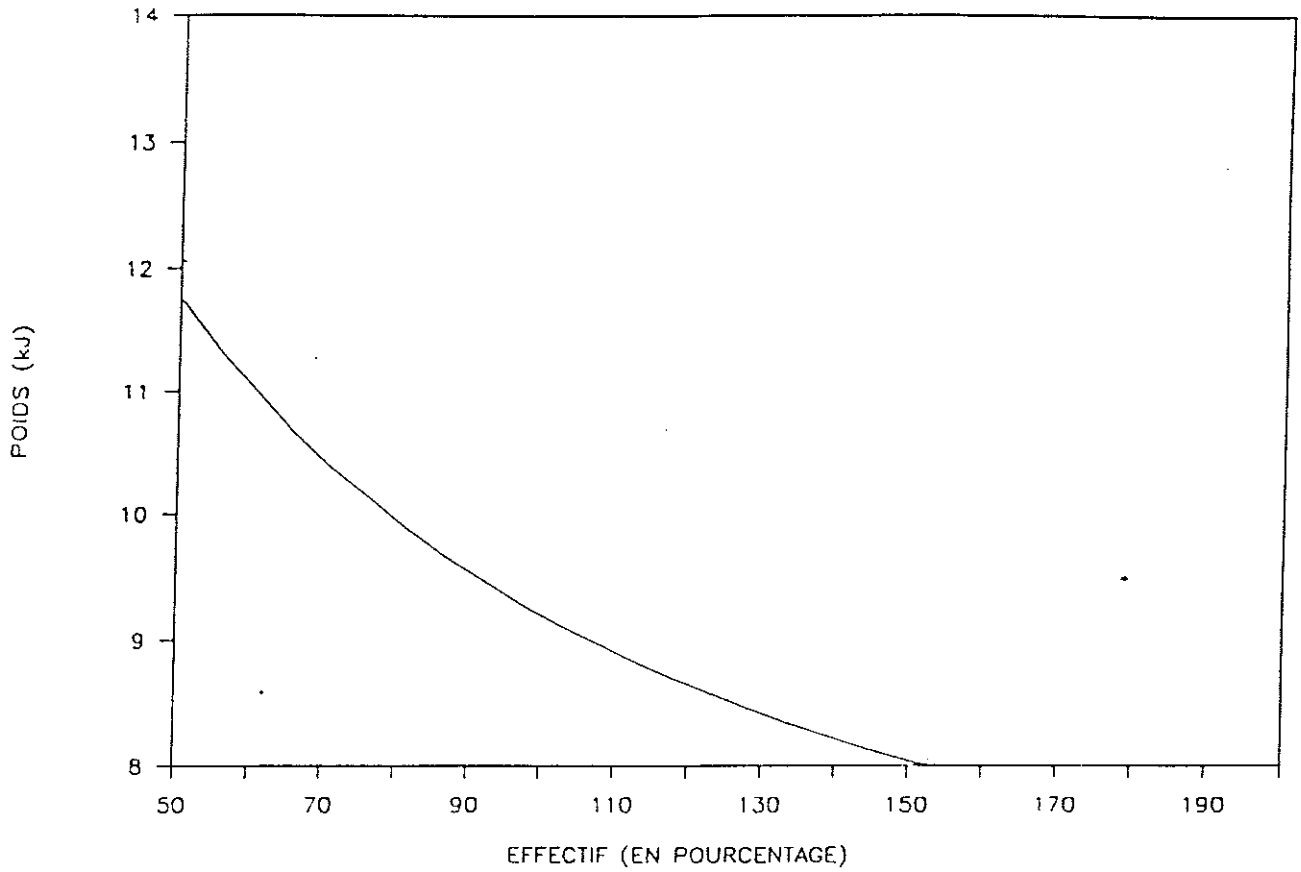


fig. 34 : Relation stock/croissance d'après le modèle global de Héral et al. (1986)

une sous-estimation de l'impact des effectifs sur les performances de croissance de *C. gigas*.

CONCLUSIONS

En résumé, la modélisation de l'écosystème du bassin de Marennes-Oléron a permis de mettre en évidence :

. La participation non-négligeable des apports de la Charente aux bilans de matière et d'énergie du Bassin.

. Le rôle du phytoplancton dans la mise en place des interactions entre le stock de mollusques et leur performances de croissance.

. L'importance de la dimension spatiale du Bassin, comme en témoigne la variabilité des réponses perçues au niveau de la production primaire et de celle des huîtres.

. L'impact déterminant de l'hydrodynamisme sur l'ensemble des processus biologiques considérés.

Des conclusions qui ne peuvent toutefois être tenues comme définitives aux regards des simplifications, des biais, et des imprécisions que comporte le modèle. Le problème inhérent au schéma de résolution de la courantologie (accélération du transit effectif des masses d'eau) constitue notamment une entrave sérieuse à sa validation. Il en va de même pour les cycles vives-eaux/mortes-eaux de matière particulaire dont la mauvaise représentation de l'amplitude de variation est de nature à fausser la forme effective des interactions entre les différents compartiments de la chaîne alimentaire.

L'absence ou le manque de données sur les variabilités spatiales et temporelles est également une source d'incertitude sur la validité du modèle. La qualité des simulations de la chlorophylle et des autres composants de la chaîne alimentaire pélagique ne pourra être définitivement établie tant que les conditions hydrobiologiques aux limites du modèle ne seront pas clairement définies, étant donné la sensibilité du modèle aux apports de Charente (voir le chapitre sur les effets du débit de la Charente) et d'Antioche (résultats non communiqués), et tant que les résultats des simulations ne seront pas confrontés aux mesures, en d'autres points du Bassin.

L'incertitude sur la forme des lois physiologiques et biologiques et l'imprécision sur la valeur des coefficients qui leur sont inhérents sont des composantes implicites des modèles d'écosystème (généralement caractérisés par un grand nombre de variables d'état). Outre le caractère empirique de certaines lois, les paramètres sont, pour la plus part, des entités abstraites dont la valeur est dépendante des échelles considérées et du niveau d'abstraction des variables d'état du modèle (Klepper et Scholten, 1988). De telles approximations nécessitent généralement une analyse de la sensibilité du modèle aux valeurs des différents paramètres (Fedra et al., 1981 ; di Toro et al., 1975) afin d'être en mesure de déterminer les points critiques et la robustesse du modèle (Swartzman et Kaluzni, 1987). Une telle analyse ne constitue pas une priorité pour le modèle de Marennes-Oléron. Dans sa forme actuelle, le modèle courantologique conditionne fortement les réponses du modèle biologique et en sous-estimerait par conséquent la sensibilité aux paramètres.

L'amélioration du modèle de Marennes-Oléron repose sur 4 axes de recherche.

1. La mise au point d'un modèle courantologique fiable. La résolution des problèmes de diffusivité numérique n'implique pas nécessairement l'abandon des modèles en boîtes au profit des outils plus précis, mais coûteux, développés par les hydrauliciens. Des améliorations peuvent être apportées à partir d'une réflexion sur la cohérence des échelles spatiales et temporelles et sur les schémas de calculs appropriés.

2. La représentation plus réaliste des variations temporelles et spatiales des concentrations particulières. Outre le fait que le modèle n'est pas en mesure de reproduire correctement le signal dans sa composante liée au cycle de marée, il ne prend pas en compte les perturbations induites par les phénomènes climatiques accidentels (le vent, principalement) et la variation des régimes de la Charente (qui perturbent la circulation des masses d'eau et le transport particulière (Bacher, 1989). La mise en place d'un modèle sédimentaire devrait permettre d'intégrer de manière explicite différentes sources de variabilité du milieu (voir chapitre suivant).

3. L'acquisition de données sur le terrain. Il est apparu que les stratégies d'échantillonnage mise en place pour aborder la problématique des mollusques ne s'adaptent pas toujours aux exigences du modèle de production

primaire (au moins sur un plan spatial). Cette action pourrait également concerner le phytobenthos. Des mesures spécifiques réalisées sur le phytoplancton ont en effet révélé que les diatomées benthiques expliquaient pour une bonne part les teneurs chlorophylliennes dans les secteurs peu profonds du Bassin (Héral et al., com. pers.). L'ajout d'une telle variable dans le modèle est pour cette raison souhaitable.

4. Extension et précision du modèle trophique. Des maillons et des processus de la chaîne alimentaire ont été ignorés pour certains ou insuffisamment précisés pour d'autres. Le cas du phytobenthos a été précédemment évoqué. Du point de vue des espèces compétitrices des huîtres, l'intégration des données de Sautour (com. pers.) sur le zooplancton et celle de Sauriau (1984) sur les mollusques filtreurs sauvages au niveau du modèle devrait permettre d'en hiérarchiser l'importance. L'excrétion des mollusques, qui est une fonction croissante de la température, enrichit le Bassin en azote minéral en été lorsque les apports de Charente sont minimum (débit d'étiage) (Héral, com. pers.). Ce mécanisme est donc susceptible d'influer sur l'estimation de la capacité biotique du Bassin et devra être pris en compte par le modèle.