

## Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*

Cédric Bacher

IFREMER, BP n° 133, 17390 La Tremblade, France.

Received November 14, 1988; accepted September 5, 1989.

---

*Trophic capacity of the Bay of Marennes-Oléron: coupling a model of particulate matter transport with a model of Crassostrea gigas growth.*

Bacher C. *Aquat. Living Resour.*, 1989, 2, 199-214.

### Abstract

The trophic relationship between a population of cultivated oysters and potential food was modeled in Marennes-Oléron Bay. Coupling the transport process of particulate matter with assimilation by a population of oysters was achieved through a box model. Transport between boxes was based on a mass conservation equation. Parameters were derived from volumes of the boxes, tidal movements and residual flows between boxes, and were computed from a numerical hydrodynamical model. Consumption, assimilation and respiration terms were put into an energetic budget equation which enabled simulation of growth. A result of the model was the variability of growth along an axis from North to South, which was related to the oysters' accumulated consumption of food. Finally, further development of the model was shown to be necessary in order to be more realistic and predictive. Primary production and resuspension of sediment must be taken into account.

**Keywords :** Box model, trophic capacity, *Crassostrea gigas*, energetic budget, growth, Marennes-Oléron Bay.

### Résumé

Les relations trophiques entre une population d'huîtres cultivées et la nourriture potentielle sont modélisées en tenant compte des caractéristiques du milieu estuarien. Un modèle en boîtes permet de coupler le transport du matériel particulaire et son assimilation par la population d'huîtres. Les échanges entre boîtes dépendent de leur volume, de l'excursion de marée et des débits résiduels calculés à partir des résultats d'un modèle numérique courantologique. La consommation, l'assimilation et la respiration sont les termes d'une équation de bilan énergétique permettant de simuler la croissance des huîtres. Le modèle met en évidence un gradient de croissance selon un axe sud-nord et l'interaction stock-performance de croissance. L'ensemble des résultats permet de montrer les limites du modèle et de justifier l'étude ultérieure de la remise en suspension au niveau du sédiment et du couplage entre la consommation et la production primaire.

**Mots-clés :** modèle en boîtes, capacité trophique, *Crassostrea gigas*, bilan énergétique, croissance, Marennes-Oléron.

## INTRODUCTION

Important centre de production ostréicole français, le bassin de Marennes-Oléron (fig. 1) a vu, depuis 1970, augmenter les durées de croissance de l'huître *Crassostrea gigas* permettant d'atteindre la taille commerciale. Ce ralentissement de croissance a conduit à poser le problème de la capacité trophique du bassin, notion déjà définie par Ryther (1969), Incze *et al.* (1981) et Lutz (1980). On peut le résumer ainsi: dans un écosystème, quelle production de mollusques peut-on atteindre pour un stock initial déterminé (le terme de production est à prendre au sens biologique et représente un accroissement  $\Delta B$  du stock initial pendant la période étudiée).

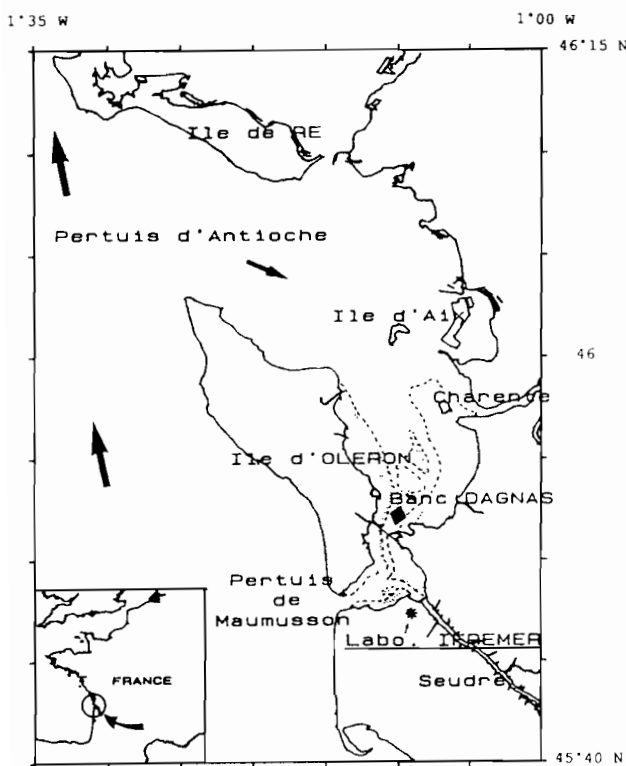


Figure 1. — Situation du bassin de Marennes-Oléron (France).

Location of Marennes-Oléron Bay (France).

Des modes de calcul divers ont été développés dans l'étude de la capacité trophique. On peut les classer par complexité croissante. Héral *et al.* (1986) utilisent les séries chronologiques de production, croissance et mortalité pour établir une équation empirique reliant production et stock. Ces mêmes auteurs utilisent ensuite cette équation pour en déduire un modèle énergétique global, fonction de la quantité de nourriture disponible et des besoins des huîtres, sans prendre en compte la variabilité spatiale de la nourriture et du stock d'huîtres (Héral *et al.*, 1988). Mallet (comm. pers.) calcule la quantité de nourriture disponible, le temps de résidence de cette nourriture et la production

potentielle en fonction des besoins d'une population. De façon analogue, Dame *et al.* (1980) mettent en évidence l'impact d'une population naturelle de filtreurs sur la charge particulaire en comparant le volume d'eau filtré pendant une marée et le volume déplacé pendant une marée. Verhagen (1982) introduit le couplage de mécanismes physiques (courants induits par le vent) et du bilan énergétique d'une population de moules dans l'étude de la dynamique de cette population.

Sur la base des données recueillies sur le site, un modèle de bilan énergétique permet de simuler la croissance des huîtres, l'évolution des variables nourriture et température étant introduite en variables forçantes. La présente étude permet de franchir une étape supplémentaire par le calcul de l'interaction stock-nourriture disponible en intégrant la variabilité spatiale de la distribution de nourriture résultant des courants de marée sous certaines hypothèses.

— Les conditions de nourriture aux limites du modèle sont indépendantes du stock. La production primaire n'est pas modélisée.

— Les forts courants de marée et les faibles temps de résidence de la masse d'eau permettent, dans un premier temps, de considérer les phénomènes de remise en suspension et de biodéposition comme instantanés et la colonne d'eau homogène sur la verticale. Les faibles modifications de la bathymétrie observées en 10 ans (Anonyme, 1985) renforcent l'idée d'une stabilité du sédiment et d'un équilibre sédimentation/érosion à l'échelle du Bassin. L'étude de l'interface eau/sédiment est ainsi négligée.

— Les différentes phases du cycle d'élevage, qui se traduisent, dans la réalité, par des transferts importants de stocks entre bassins de production et à l'intérieur d'un même bassin, ne seront pas prises en compte.

Ainsi conçu, le modèle vise à mettre en évidence l'interaction stock/croissance à travers le bilan de nourriture particulaire, soumise au transport d'advection-dispersion d'une part et à l'assimilation de cette nourriture par les huîtres d'autre part.

## DESCRIPTION DU MODÈLE

### Le modèle courantologique

Le bassin de Marennes-Oléron est caractérisé par un faible temps de résidence des masses d'eau, de l'ordre de 5 à 10 jours selon le coefficient de marée. On observe ainsi une circulation résiduelle selon un axe nord-sud responsable du transport de la nourriture particulaire. L'existence d'une importante zone découvrante en bordure du chenal central, le mélange d'eaux océaniques relativement pauvres avec des eaux estuariennes riches en sels nutritifs (Charente) au nord

des estrans sont les autres caractéristiques de ce système (Anonyme, 1973 a).

Un modèle courantologique permet de mieux comprendre la circulation des masses d'eaux et conduit à définir l'échelle spatiale de l'écosystème. Des champs de courants ont été calculés par un modèle courantologique bidimensionnel à bancs découvrants pour deux coefficients de marée (morte-eau moyenne, vive-eau moyenne), sur un maillage rectangulaire (maille de 600 x 600 m) avec un pas de temps de 15 minutes (Anonyme, 1979). Deux simplifications sont implicites au modèle courantologique: régime constant de la Charente (volume oscillant égal à 34.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> en marée de vive-eau) et conditions météorologiques normales. Il est cependant notable que le régime irrégulier de la Charente d'une part (Héral *et al.*, 1983 b), le vent d'autre part (Anonyme, 1973 b) ont des influences non négligeables sur les teneurs des matières en suspension. Le vecteur courant et la hauteur d'eau sont calculés en chaque point (x, y, t). Un premier traitement de ces données permet de visualiser les débits résiduels eulériens pour les deux coefficients de marée retenus.

En intégrant les courants de marée dans le temps et l'espace, des trajectoires ont été calculées pour différents points de départ (<sup>1</sup>). Certaines trajectoires simulées ont pu être comparées à celles observées par le Laboratoire central hydraulique de France et l'IFREMER (Anonyme, 1973 a; Héral, comm. pers.). Pour chaque trajectoire, quatre simulations ont été lancées pour des heures de départ décalées par rapport à l'heure observée de ± 30 minutes et ± 1 heure. Le tableau suivant présente les heures de départ par rapport à la pleine mer et les durées des trajectoires étudiées:

Trajectoire	Heure de départ (avant la pleine mer)	Durée
1	4 h	9 h
2	3 h	4 h
3	4 h	6 h
4	4 h 40	4 h
5	4 h 30	4 h
6	6 h	2 h
7	3 h 10	3 h 30

### Le modèle d'advection-dispersion

Les fondements du modèle en boîte sont exposés par Officer (1980). Utilisé en milieu littoral (Keizer *et al.*, 1987) ou lacustre (Di Toro *et al.*, 1975), il constitue un compromis entre les exigences de précision des calculs et de simplicité de mise en œuvre, dès lors que sa structure reste cohérente avec l'échelle

spatio-temporelle retenue (régime permanent, couplage physique-biologie). Les variables biologiques seront simulées respectivement dans chaque boîte du découpage spatial de l'écosystème. Les concentrations particulières sont supposées homogènes dans chaque boîte, dont la dimension est de l'ordre de l'excursion de marée. A ce niveau de conception, seules les lois simples sont considérées, le but de tels modèles n'étant pas de décrire finement les mécanismes, mais de montrer les tendances et d'étudier les relations entre compartiments et leurs réponses aux perturbations de certains maillons. Reprenant la terminologie de Levins (1966), il s'agit moins d'être précis que de raisonner de façon réaliste et globale. Ce type de modèle trouve donc son utilité dans l'étude de systèmes pour lesquels les interactions entre compartiments pris deux à deux sont *a priori* connues mais où la réponse de l'ensemble ne peut être approchée que par simulation.

En dehors de toute interaction avec les phénomènes biologiques, l'équation de transport s'écrit, pour la boîte numéro *i* et pour une concentration *C<sub>i</sub>*:

$$V_i \cdot \frac{dC_i}{dt} = \sum_j D_{ij} \cdot C_j + \sum_j D_{ji} \cdot C_i + \sum_j K_{ij} \cdot (C_j - C_i),$$

*V<sub>i</sub>* désignant le volume de la boîte *i*. Les deux premiers termes sommes explicités dans l'équation précédente (advection résiduelle), concernent les boîtes *j* adjacentes à *i* et telles que *D<sub>ij</sub>* < 0 (resp. *D<sub>ji</sub>* > 0). Le dernier terme (dispersion) traduit l'échange intratidal dû à la composante de l'excursion de marée normale à la frontière, la diffusion turbulente étant négligée devant le transport dû à la marée.

Les débits résiduels, volumes oscillants entre boîtes et les volumes de chaque boîte sont calculés à partir des fichiers de courants et hauteurs d'eau moyennés sur une marée type (vive-eau ou morte-eau). Le volume oscillant entre les boîtes *N<sub>1</sub>* et *N<sub>2</sub>* est représentée approximativement par:

$$E(N_1, N_2) = \frac{1}{2} \cdot M \cdot \sum_t \int_t |\vec{u} \cdot \vec{n}| \cdot H dt$$

où *M* est la longueur de la maille, *n* la normale à la frontière, *u* le vecteur vitesse, dont le produit de la norme par la hauteur *H* est intégré au cours d'une marée et en chaque point de la frontière entre *N<sub>1</sub>* et *N<sub>2</sub>*.

Les débits résiduels sont calculés de façon analogue:

$$D(N_1, N_2) = M \cdot \sum_t \vec{n} \cdot \int_t \vec{u} \cdot H dt$$

avec la convention de signe suivante: (*D(N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub>)* > 0 pour un débit entrant dans la boîte *N<sub>1</sub>*, *D(N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub>)* < 0 pour un débit sortant.

(<sup>1</sup>) Programme du département DERO/EL, IFREMER Brest.

Le coefficient  $K_{ij}$  est décrit empiriquement par :

$$K_{ij} = K \cdot \frac{E_{ij}}{X_{ij}}$$

$K$  étant une constante dépendant de la structure géométrique du modèle,  $E_{ij}$  le volume oscillant entre les boîtes  $i$  et  $j$ ,  $X_{ij}$  la distance entre les centres des boîtes.

La salinité est utilisée comme traceur conservatif. Les paramètres des équations de conservation sont calculés pour deux coefficients de marée type. Trois séries journalières, correspondant aux limites du modèle sont calculées d'après les mesures bi-mensuelles (morte-eau, vive-eau) effectuées par le laboratoire IFREMER (base de données RAZLEC). Le cycle de marée (morte-eau, vive-eau) est restitué par interpolation linéaire entre les séries de vive-eau d'une part, de morte-eau 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 5 années de données, on peut filtrer les perturbations météorologiques du signal en moyennant les cinq séries temporelles obtenues.

Les paramètres  $E_{ij}$ ,  $D_{ij}$  du modèle sont calculés pour deux coefficients de marée (morte-eau de coefficient 45, vive-eau de coefficient 95). Le cycle de marée (période 14 jours) est reconstitué par interpolation linéaire en fonction du temps entre les deux lots de paramètres. La variabilité saisonnière de l'amplitude des coefficients de marée n'est donc pas prise en compte.

Le coefficient de dispersion  $K$  est estimé par optimisation. Les résultats journaliers du modèle sont comparés aux observations en un point central du bassin qui sert de point de calage. Le critère de somme de carrés des écarts entre les deux séries est minimisé à l'aide de l'algorithme du simplexe (Nelder et Mead, 1965; Schnute, 1982). Pour le modèle lui-même, les équations de conservation sont résolues par un algorithme de Crank-Nicholson (Di Toro *et al.*, 1975) avec un pas de temps de 0,5 jour.

L'adéquation entre valeurs prédites et observées est testée par un modèle  $Y = aX + b$ , où les paramètres  $a$  et  $b$  sont comparés aux valeurs 1 et 0 (respectivement).

### Le modèle biologique

Le modèle biologique reproduit la croissance somatique individuelle sur 2 ans en dehors des périodes hivernales, à partir d'une équation de bilan énergétique (Bacher, 1989) :

$$\frac{dW}{dt} = [A(W, T, SES, PLG) - R(W, T)] \cdot p$$

où  $p$  désigne le pourcentage du bilan de croissance affecté à la chair,  $R$  la respiration,  $A$  l'assimilation. Les variables température, seston total, et la somme

des protides, lipides, glucides (variable PLG) considérée comme la nourriture particulière potentielle (Héral *et al.*, 1983 a; Deslous-Paoli et Héral, 1984), expliquent les termes  $A$  et  $R$ . Chacun des termes de la variable PLG sont affectés d'un coefficient de conversion énergétique propre.  $W$  représente la valeur énergétique de la chair sèche d'un individu moyen. L'effort de reproduction n'est pas individualisé. Pour tenir compte de la dispersion dans le temps du relargage des gamètes dans le milieu, une perte énergétique consécutive à la ponte est imposée à une date et pendant une durée déterminées. Elle est exprimée comme un pourcentage fonction de la classe d'âge (1 ou 2) et décrit par une relation allométrique. Ce modèle est introduit dans chaque boîte du modèle physique qui simule le transport du seston et de la variable PLG.

Le stock d'huîtres en élevage a été suivi et estimé par échantillonnage annuel depuis 1984 (Bacher *et al.*, 1986; Bodoy, comm. pers.) pour deux classes d'âge et par strate géographique. La mortalité annuelle par classe d'âge a également été estimée. La combinaison de ces données a fourni des estimations du nombre d'individus par boîte et classe d'âge en début d'année. L'évolution des effectifs  $N_t$  est simulée par une loi exponentielle du type :

$$N_t = N_0 \cdot \exp(-Z \cdot t)$$

où  $Z$  représente le taux de mortalité naturelle.

Les stocks des trois principales espèces de compétiteurs et leur répartition géographique ont été évalués par Deslous-Paoli (1985) pour *Crepidula fornicata*, Boromthanasart (1985) pour *Mytilus edulis* en culture et Sauriau (1986) pour l'ensemble des espèces de bivalves benthiques. Cette dernière étude montre que le stock de compétiteurs représente 15 000 t. Les trois espèces dominantes et retenues dans le modèle sont *Cerastoderma edule* (4 500 t), *Mytilus edulis* cultivée (2 600 t) et *Crepidula fornicata* (1 800 t). Les données issues de la littérature permettent d'estimer les assimilations individuelles moyennes sur une année pour chaque espèce. Afin de respecter l'évolution saisonnière de l'assimilation, une fonction sinusoïdale a été appliquée, corrélée avec la température. Une perte énergétique est ainsi incorporée dans chaque boîte du système, équivalent à la part de nourriture potentielle utilisée quotidiennement par les compétiteurs (variable forçante).

Ces données de population cultivée (*M. edulis*) ou naturelle (*C. fornicata*, *C. edule*) sont vraisemblablement variables d'une année à l'autre. Outre la variabilité naturelle des stocks, certaines espèces sont soumises à la pêche ou au dragage. La formulation de la compétition trophique représente une loi moyenne dont l'ordre de grandeur suffit actuellement à calculer l'impact sur la croissance des huîtres.

### Couplage des modèles de transport et de croissance

Le modèle courantologique ne prend pas en compte les phénomènes d'ordre météorologique (vents dominants, agitation locale, tempêtes) dont l'influence sur la remise en suspension et les courants est certaine (Héral *et al.*, 1987; Fréchette et Bourget, 1985) mais trop complexe peut être introduite dans un modèle bidimensionnel. Ces remarques conduisent à considérer des données correspondant à une «année moyenne» établie sur 5 années (base de données RAZLEC). A partir des moyennes mensuelles en vive-eau et morte-eau, les concentrations particulières journalières aux limites sont calculées par interpolation linéaire. Les séries obtenues sont donc filtrées des perturbations accidentelles et reproduisent les fluctuations liées au cycle mensuel de marée. L'approximation qui en découle limite par conséquent l'application du modèle en conditions réelles. La température est uniforme sur l'ensemble du bassin. Les variables forçantes seston et PLG sont données chaque jour aux trois limites du modèle en boîtes. L'année simulée ne dure en fait que 308 jours, les mois de décembre et janvier étant exclus pour des problèmes d'échantillonnage (tempêtes). Chaque année, les niveaux de stocks d'huîtres sont réactualisés: la classe 2 est retirée, la classe 1 devient classe 2, de nouveaux individus remplacent la classe 1.

### Analyse des résultats du modèle couplé

#### Simulations

Les résultats du modèle concernent les variables PLG, seston et  $W$  dans chaque boîte contenant une partie du stock d'huîtres. Une première interprétation est tirée de la comparaison des simulations de croissance entre elles d'une part, et d'autre part de la comparaison des simulations des variables du milieu (seston, PLG) avec les séries observées en un point central du bassin (boîte 4).

#### Évolution des performances de croissance en fonction du stock

Des simulations ont été réalisées pour des niveaux de stock variant entre 35 000 et 140 000 t, la répartition actuelle étant conservée. Bien que l'on s'éloigne du domaine de validité du modèle, qui repose sur le découplage de la production primaire aux limites géographiques et de la consommation, les résultats illustrent l'impact potentiel du stock sur la croissance.

## RÉSULTATS

### Modèle courantologique

Deux zones de tourbillons sont à remarquer au nord des zones d'exploitation ostréicole (fig. 2, sens

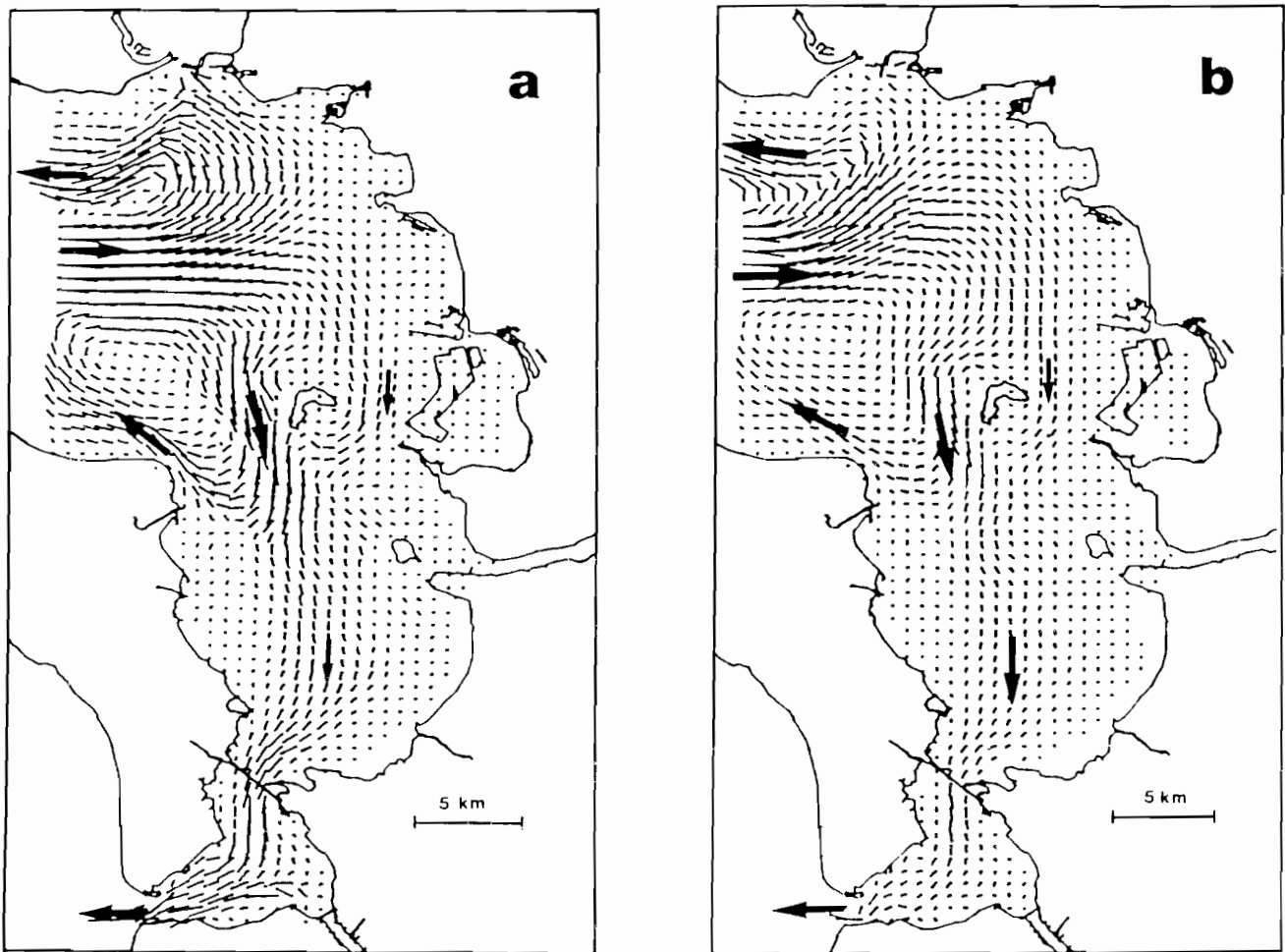
cyclonique et anticyclonique respectivement). Une circulation prépondérante nord-sud apparaît et se renforce au fur et à mesure que se rétrécit l'estuaire. L'augmentation de débit consécutive provient d'une accélération des courants, jusqu'au pertuis de Maumusson; la résultante qu'on y observe traduit le bilan d'évacuation des masses d'eau sur une marée.

Si la carte des trajectoires résiduelles de Lagrange qui en résultent montre des déplacements compatibles avec les trajectoires résiduelles eulériennes, l'excursion de marée apparaît cependant très importante (fig. 3). Néanmoins, les zones de tourbillons précédemment citées entraînent un temps de séjour de plusieurs jours dans la même zone. Dans les autres secteurs, les masses d'eau subissent des oscillations de forte amplitude, et l'accélération vers le sud est très rapide. Dans certains cas, les masses d'eau peuvent être évacuées par le pertuis de Maumusson en une journée. Le modèle ne permet pas cependant de calculer l'oscillation de marée aux limites géographiques du modèle et le retour éventuel des eaux évacuées ne peut être prédit. La circulation des masses d'eau due à la marée est largement dépendante de la bathymétrie. Les zones de tourbillons sont expliquées par la présence de l'île d'Aix (au nord) ou de bancs découvrants. La circulation résiduelle suit la direction nord-sud correspondant au resserrement de l'estran et à la présence d'un chenal central.

Les trajectoires observées et simulées sont en général très différentes (fig. 4, trajectoires n<sup>os</sup> 1, 2, 4) du fait de la bathymétrie (bancs découvrants, chenaux) et des problèmes numériques liés au modèle courantologique. Les trajectoires sont également très sensibles à l'heure de départ (trajectoires n<sup>os</sup> 3, 5, 7) et sans doute aux conditions météorologiques (vent). Certaines trajectoires simulées montrent que la rentrée d'eau par le sud ne peut dépasser le port du Chapus au centre du bassin. En raison de la bathymétrie complexe, le schéma de circulation générale exposé précédemment n'est sans doute pas totalement valide. Le calcul des résiduelles lagrangiennes tend à intégrer les erreurs, ce qui rend la prédiction souvent peu précise (Le Hir *et al.*, 1986). Ceci est d'autant plus vrai qu'au niveau local, l'irrégularité de la bathymétrie (chenaux, bancs) perturbe la circulation des masses d'eau. On retiendra cependant l'ordre de grandeur des excursions de marée et des temps de résidence.

### Définition des échelles spatiale et temporelle

L'importance de l'excursion de marée détermine l'échelle géographique des zones de confinement (3-4 km) et le temps de renouvellement de la masse d'eau dans le bassin (4-5 jours). Une étude antérieure donne les chiffres de débit résiduel suivants (Pertuis de Maumusson au sud) :  $100 \cdot 10^6 \text{ m}^3/\text{marée}$  en vive-eau,  $55 \cdot 10^6 \text{ m}^3/\text{marée}$  en morte-eau (Anonyme, 1973 a). Le volume moyen de la zone de production étudiée est de l'ordre de  $675 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ , ce qui permet



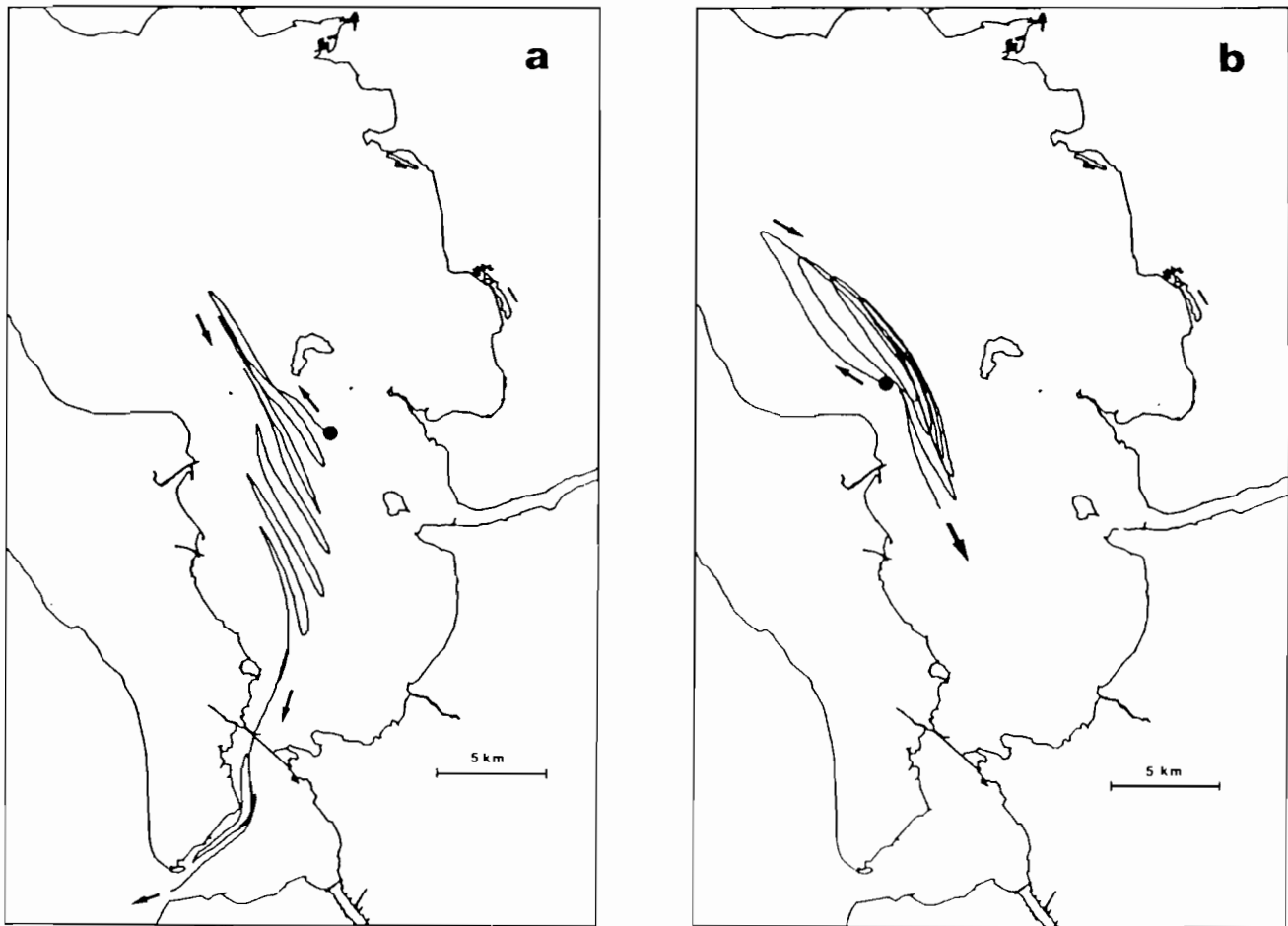
**Figure 2.** – Carte des flux résiduels eulériens calculés d'après les résultats du modèle courantologique (Anonyme, 1979); a: marée de vive-eau; b: marée de morte-eau.

*Map of the eulerian residual flows derived from results of the numerical model (Anonyme, 1979); a: spring-tide; b: neap-tide.*

de calculer un temps de résidence variant de 3,5 jours à 6 jours. Sur un plan biologique, les tourbillons observés au nord de la zone de production ostréicole et à l'est de l'île d'Aix correspondent au mélange des eaux de Charente, riches en sels minéraux, et des eaux océaniques dans un secteur de faible turbidité. Ce mélange conduit à un brassage des eaux d'origines différentes et favorise la production primaire. Les blooms phytoplanctoniques du printemps et de l'automne, complétés par les apports partiellement ou totalement détritiques en été et hiver sont transportés vers le sud. Autre facteur non négligeable dans l'explication des relations trophiques, la turbidité demeure très élevée dans toute la zone d'estran et peut être expliquée en partie par les forts courants de marée (Héral *et al.*, 1987). En outre, la faible épaisseur de la couche euphotique, de l'ordre du mètre, limite rapidement la production primaire (Ravail, comm. pers.). Elle justifie, en première approximation, le

découplage production primaire et production secondaire dans le secteur de production ostréicole.

La définition de l'échelle spatio-temporelle du système à retenir doit tenir compte de la réalité des phénomènes qui en composent les divers maillons (biologie, physique) et la précision dans la connaissance de chacun de ces maillons. Pour l'échelle temporelle, les quelques mesures de temps de transit intestinal (Bayne *et al.*, 1987; Boucaud-Camou *et al.*, 1985) s'échelonnent entre 5 et 30 heures. L'animal intègre donc les fluctuations du milieu dont la période ne dépasse pas la journée. Plusieurs arguments justifient la définition d'une échelle de l'ordre de 4-5 km. Les stocks d'huîtres cultivés et de compétiteurs sont connus à 10% près. Du fait de l'existence d'agrégats pour les populations naturelles et de l'hétérogénéité spatiale à une échelle inférieure au banc pour les espèces cultivées ou naturelles, la répartition géographique plus fine (échelle de l'ordre de 500m) des



**Figure 3.** — Trajectoires simulées sur 5 jours d'après les résultats du modèle courantologique. ● : point de départ de la trajectoire. Ces trajectoires donnent un ordre de grandeur de l'excursion de marée (environ 5 km) et montrent l'accélération du mouvement d'une particule soumise à l'advection de marée dans la partie sud du bassin (a), alors que des zones de tourbillon apparaissent au nord (b).

*Trajectories simulated for 5 days from results of the hydrodynamical model. ● : departure point. These trajectories give an idea of the tidal movement (around 5 km) and show the migration of a particle of water under the influence of the tidal movement in the south of the bay (a), whereas vortices appear in the North (b).*

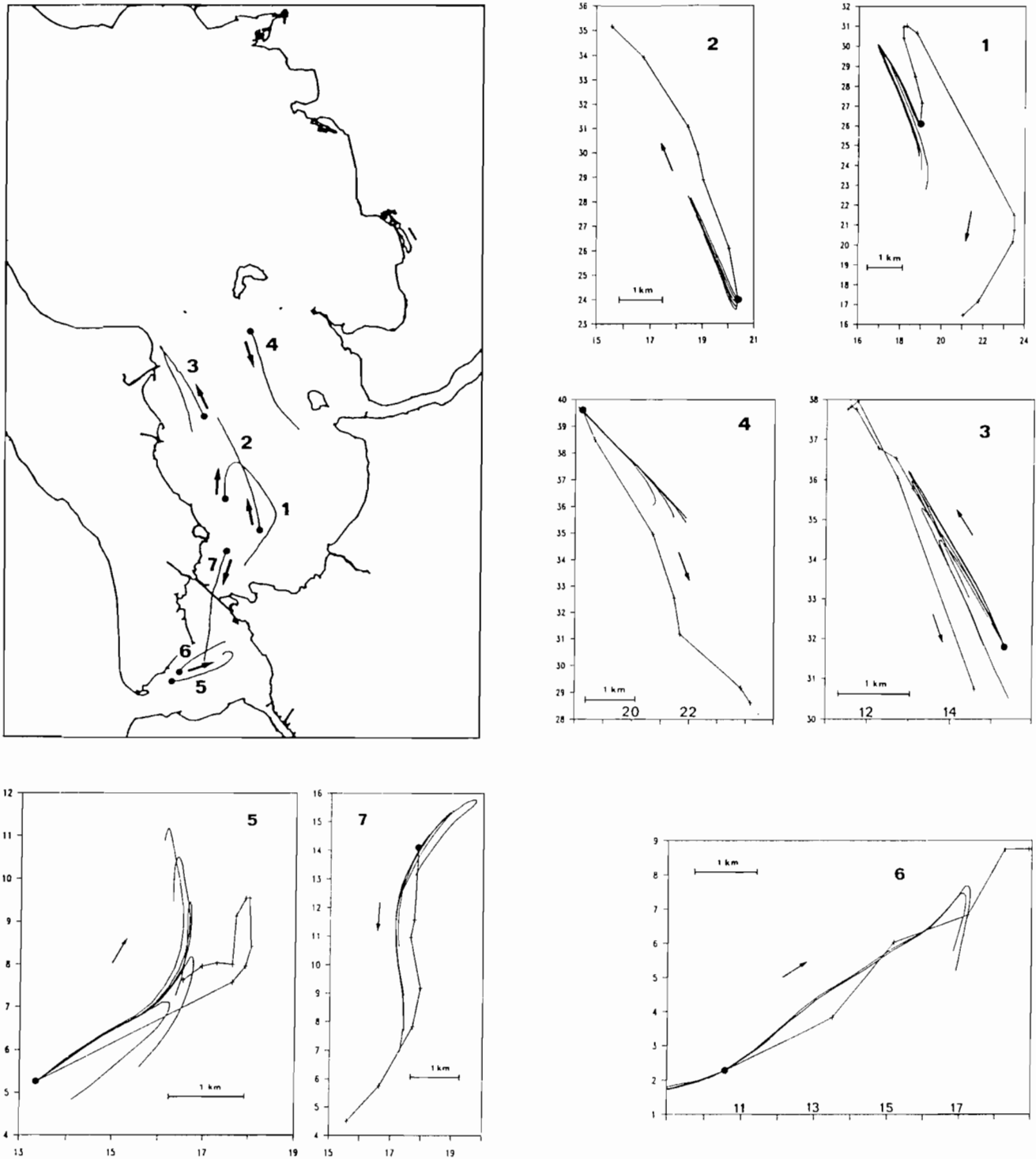
différentes espèces ne peut être approchée avec une telle précision sans un effort d'échantillonnage démesuré. Sur le plan courantologique, l'excursion de marée, responsable de l'homogénéisation des masses d'eau, atteint quelques kilomètres.

La zone de production ostréicole a finalement été découpée en un ensemble de boîtes adjacentes. Les conditions aux limites sont représentées à partir des suivis bimensuels des concentrations (morte-eau, vive-eau) en trois stations (fig. 5). L'emplacement des boîtes définit une partition du bassin depuis l'île d'Aix au nord jusqu'à Maumusson au sud, en polygones convexes selon deux directions :

- nord-sud, dans le sens du gradient de courant;
- est-ouest selon la transition estran-chenal.

### Modèle d'advection-dispersion

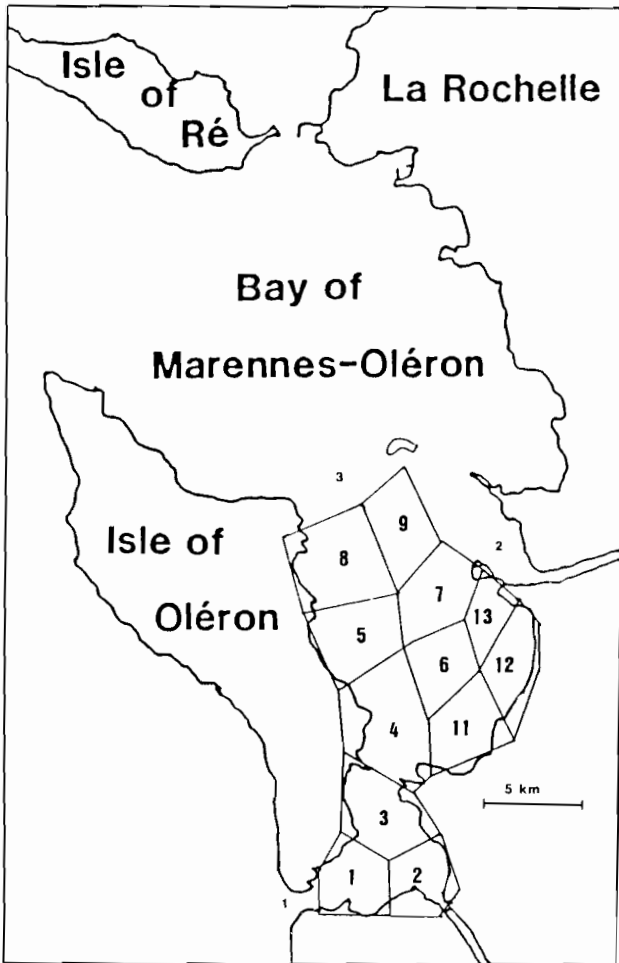
Les limites 1 et 3 (fig. 6 a) sont de type océanique. Les oscillations de salinité dues à la marée (cycle mensuel) sont de faible amplitude (inférieure à  $10^{-3}$ ) et la saisonnalité est peu marquée. En hiver, la salinité est, en moyenne, égale à  $30 \cdot 10^{-3}$ ; en automne, elle atteint  $33 \cdot 10^{-3}$ . Par contre la limite 2 (Charente) se singularise pour ces deux caractéristiques. Le mélange des eaux océaniques et estuariennes dans l'embouchure de la Charente est fortement lié au coefficient de marée et au régime de la rivière (crue, étiage). Cela explique les fortes oscillations bimensuelles ( $2$  à  $3 \cdot 10^{-3}$  au printemps) et la tendance saisonnière importante (de  $24 \cdot 10^{-3}$  à  $30 \cdot 10^{-3}$ ). Les observations et la simulation dans la boîte 4 correspondent à un mélange des eaux d'origine océanique et estuarienne.



**Figure 4.** — Comparaisons entre les trajectoires simulées et celles observées par le Laboratoire central hydraulique de France (LCHF) et l'IFREMER. Les heures de départ sont exprimées en heures, minutes avant la pleine mer. Pour chaque trajectoire, quatre simulations ont été lancées pour des heures de départ décalées par rapport à l'heure observée de  $\pm 30$  minutes et  $\pm 1$  heure; a: carte des trajectoires observées (●: point de départ); b: simulations; ●: point de départ des trajectoires; +: trajectoire observée. — trajectoire simulée.

*Comparisons between observed and simulated trajectories. Starting times were counted from before high tide occurs. For each trajectory, four simulations were run with time intervals of  $\pm 30$  minutes,  $\pm 1$  hour; a: map of the observed trajectories (●: departure point); b: simulations; ●: departure point of the trajectory. +: observed trajectory; -: simulated trajectory.*





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

*Box design of the oyster production area and limits (1, 2, 3) of the model. Boxes 4, 5, 8, 11 and 12 include mid-tidal area. Oysters production areas are in boxes 1, 3, 4, 5, 8, 11. Size of boxes is the same order of magnitude as the tidal movement.*

On retrouve la saisonnalité et l'amplitude des oscillations typiques des eaux estuariennes, amoindries cependant par l'influence océanique (fig. 6b).

Le calage du modèle sur la salinité permet de fixer la valeur du coefficient de dispersion  $K$ . L'adéquation des courbes simulées et observées, même si un déphasage intervient à certaines périodes de l'année, est significative (fig. 6b). La tendance annuelle est correctement décrite par le modèle.

### Modèle couplé

#### Gradient de croissance

La simulation en conditions nominales fait ressortir un gradient nord-sud de performances de croissance

individuelle (fig. 7). A poids initiaux égaux, les gains de croissance au printemps et la ponte estivale sont d'autant plus marqués que le pourcentage organique (rapport PLG/Seston) est élevé. Au fur et à mesure de la consommation des particules de matière organique, la colonne d'eau s'appauvrit et cette déplétion se répercute de façon sensible sur les croissances au sud du bassin. Une stabilisation des croissances à partir de 2 ans est également prédite. Un calcul de bilan annuel aux frontières limites du modèle montre que la part de nourriture effectivement utilisée dans la croissance (c'est-à-dire assimilée) s'élève à 10% du flux d'entrée. Ce résultat, qui ne prend pas en compte la période hivernale, est en fait une évaluation macroscopique du pourcentage d'énergie disponible utilisée par le stock cultivé (rendement).

#### Relation effectif/poids maximal

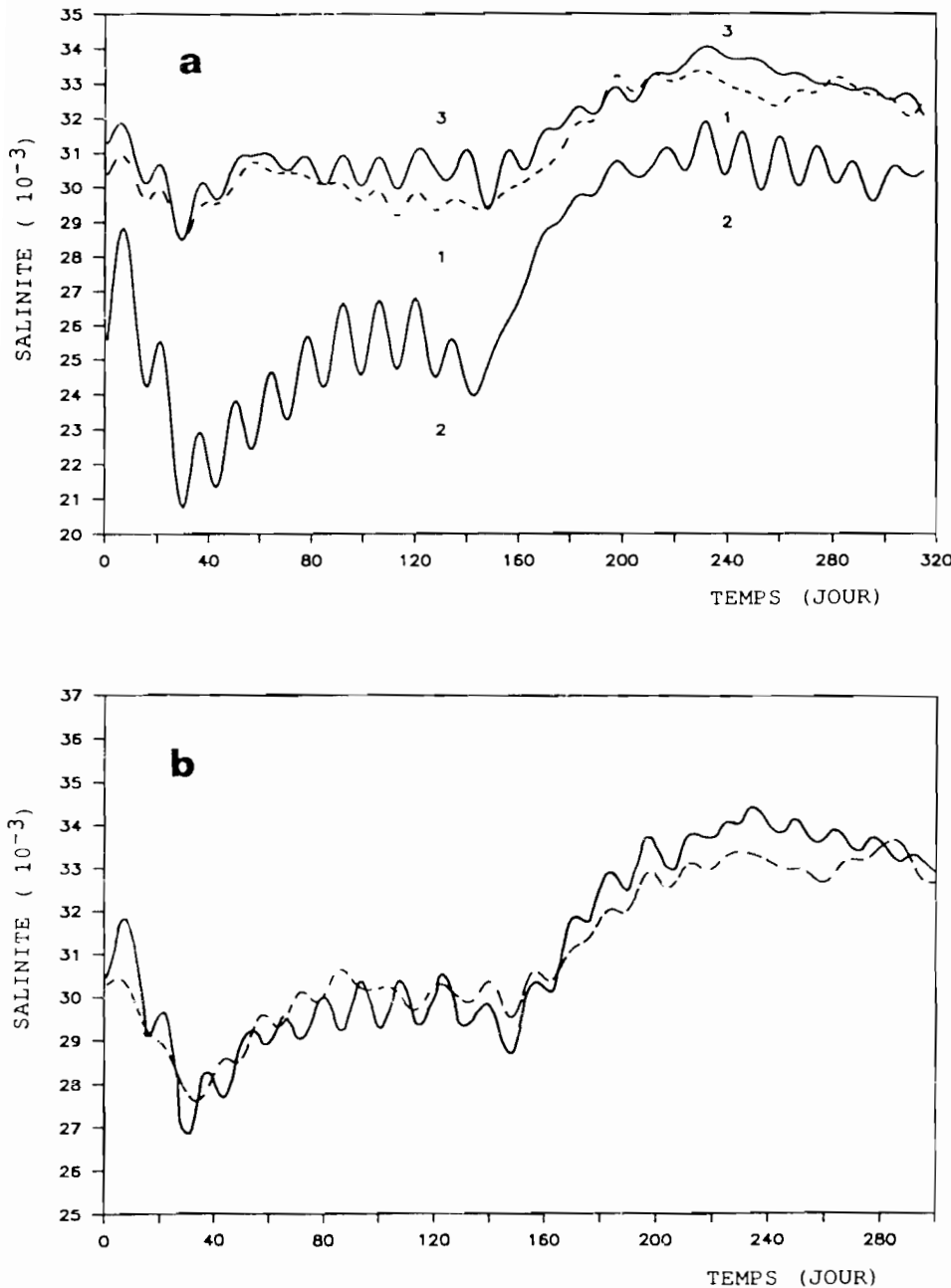
Les résultats de 20 simulations sont exposés sous forme de relation entre le poids maximal individuel obtenu par boîte et le stock global (fig. 8). Le poids maximal, converti en énergie, croît ainsi de 11 à 12,8 kJ dans la boîte 4, au centre du bassin, lorsque le stock total diminue de 140 000 à 35 000 t. L'effet du stock est croissant selon l'axe nord-sud. Pour un stock de 35 000 t, les poids maximaux varient de 12,5 kJ (boîte 1) à 13,1 kJ (boîtes 8, 11). Cet écart entre les boîtes est à multiplier par 6 pour un stock de 140 000 t.

A ce modèle analytique, peuvent être comparées les relations stock/production basées sur des données historiques concernant les deux espèces successives *Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas* (Héral *et al.*, 1986) ou sur un modèle uniboîte (Bacher, 1989). Les croissances prédites par le modèle analytique sont légèrement supérieures aux résultats du modèle uniboîte. Il est probable que ce dernier sous-estime les performances de croissance: les données aux limites utilisées sont les variables Seston et PLG au centre du Bassin, déjà soumises à la filtration des bivalves.

Les résultats du modèle global sont par contre très inférieurs aux résultats des modèles en boîte, et la relation stock/croissance est plus marquée dans le premier.

#### Concentrations particulières

La teneur en PLG de la limite océanique (limite 3) est caractérisée par un pic lié au printemps, correspondant au bloom phytoplanctonique (fig. 9). Le reste de l'année, les concentrations restent faibles (inférieures à  $20 \text{ J/dm}^3$ ) et marquées par des oscillations qui suivent le cycle morte-eau/vive-eau. Il en est de même de la limite 1 du modèle, où l'effet du coefficient de marée est encore plus accentué. Comparée à ces deux sites, la limite 2 (embouchure de la Charente) diffère surtout par des apports énergétiques importants (supérieurs à  $100 \text{ J/dm}^3$ ) à la fin de l'hiver, qui dépassent d'un facteur 2 les apports printaniers. Comme l'ont



**Figure 6.** — Simulation de la salinité ( $10^{-3}$ ) après calage du coefficient de dispersion. *a*: Cycles annuels aux limites 1, 2, 3 du modèle, après interpolation entre les valeurs bimensuelles moyennes (en morte-eau et vive-eau) mesurées pendant 5 ans. Ces séries reproduisent donc les fluctuations liées à la marée et à la saison (influence des périodes de crue et d'étiage de la Charente notamment). Les deux limites océaniques (1, 3) ont des profils voisins qui se distinguent de la limite 2 (embouchure de la Charente). *b*: Comparaisons des résultats observés (---) et simulés (—) dans la boîte numéro 4. L'influence saisonnière de la Charente est très nette.

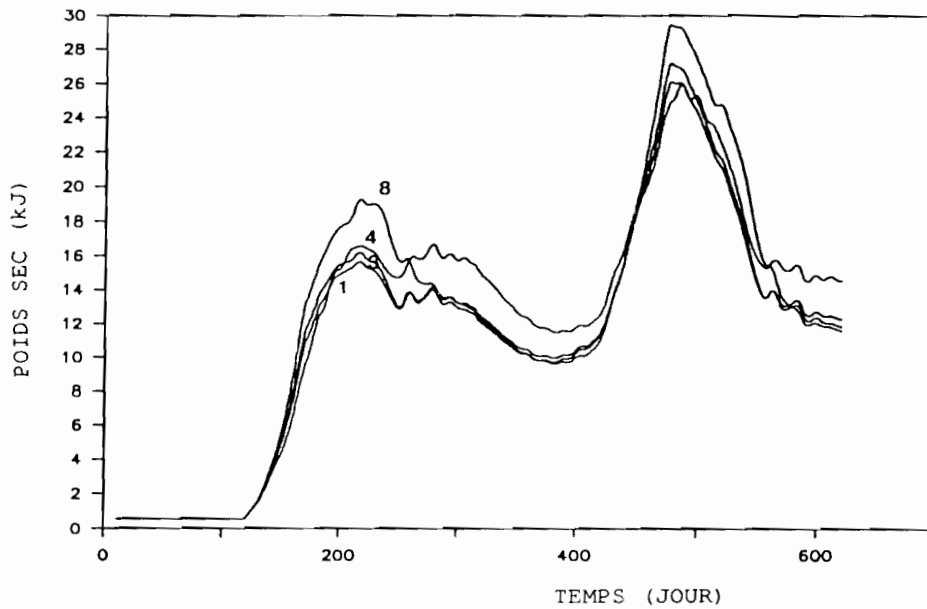
*Simulation of salinity ( $10^{-3}$ ) once the dispersion coefficient has been estimated. a: Annual cycles at three boundaries calculated from interpolation between neap- and spring-tide values measured each month over 5 years and averaged. Tidal and seasonal fluctuations (such as Charente rate of flow) are taken into account. Oceanic boundaries (1, 3) are both different from the estuarine boundary (2). b: Comparison of observed (---) and simulated results (—) in the box 4. Influence of the Charente River is noticeable.*

montré Héral *et al.* (1983 *b*), il s'agit surtout de matériau détritique. L'influence du cycle de marée est d'autant plus évidente que les concentrations moyennes sont fortes.

Les caractéristiques des eaux estuariennes et océaniques, la tendance saisonnière et les oscillations de marée sont analysées de la même façon pour la variable Seston. On retiendra que les fortes teneurs se trouvent en hiver et à l'automne pour les trois limites et sont bien plus fortes dans l'embouchure de la Charente (de l'ordre de  $150 \text{ mg/dm}^3$ ) que dans le Pertuis ( $70 \text{ mg/dm}^3$ ).

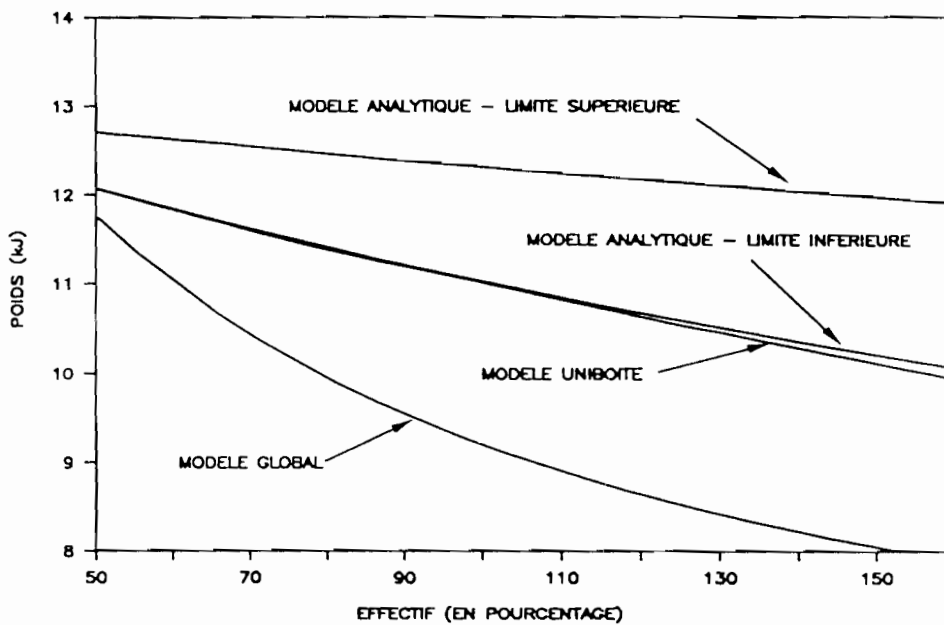
Le modèle reproduit les fluctuations du seston dans la boîte 4 (centre du Bassin), qui se décompose, en première approximation, en deux harmoniques liées au cycle de marée et au cycle annuel que l'on trouve aux limites 2 et 3 (*fig.* 10). Les teneurs moyennes, en toute saison, atteignent des valeurs intermédiaires à celles des limites citées, quoique les estimations du modèle soient inférieures aux observations en hiver.

Les plus grandes différences entre observations et simulations sont à noter cependant pour la variable PLG dans la boîte 4. Le modèle reproduit les composantes hivernales et printanières, la première d'origine



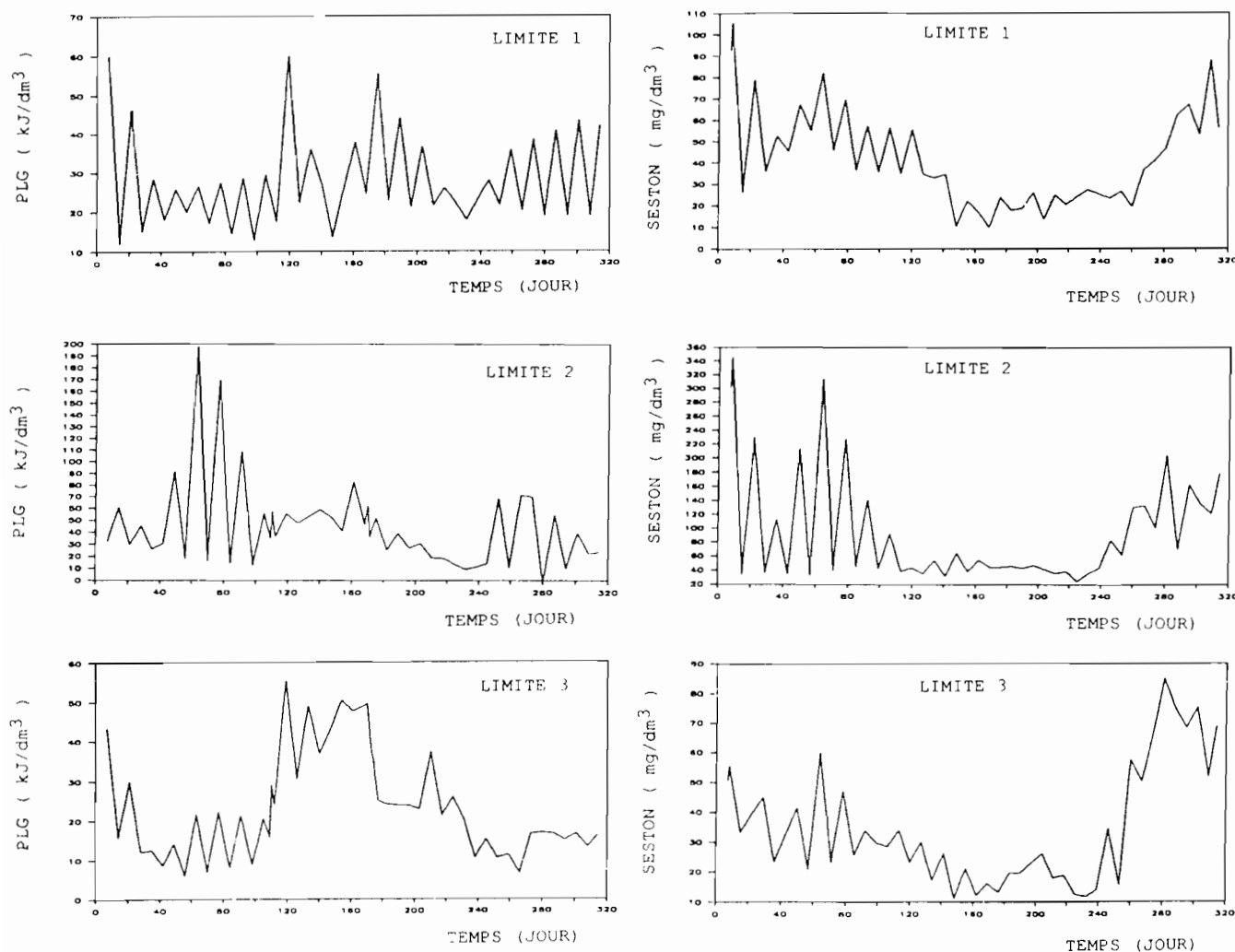
**Figure 7.** — Croissance des huîtres (kJ/individu). Simulations en différentes boîtes pour des cycles annuels moyens des variables PLG (somme des équivalents énergétiques des protéines, lipides et glucides) et Seston et le niveau de stock mesuré en 1986. Mise en évidence d'un gradient nord-sud (boîtes 8, 4, 3, 1).

*Oyster growth (kJ/individual). Simulations from boxes 1, 3, 4 and 8 with averaged annual cycles of variables PLG (summation of the proteins, lipids and carbohydrates), Seston at the boundaries and stock measured in 1986: growth gradient is displayed along an axis from north to south (boxes No. 8, 4, 3, 1).*



**Figure 8.** — Comparaisons des relations stocks/croissance annuelle (converties en énergie), prédites par les modèles uniboîte (Bacher, 1989), analytique et global (Héral *et al.*, 1986). Le stock est exprimé en pourcentage par rapport à l'effectif actuel (100%). Pour le modèle analytique les limites inférieure et supérieure correspondent aux croissances extrêmes calculées dans les différentes boîtes (1, 8).

*Comparisons between the amount of oysters and growth (converted into energy), as predicted by a one-box model (Bacher, 1989), the analytical model and the global model (Héral *et al.*, 1986). The amount of oysters is expressed as a percentage of the actual value. Lower and upper values of the analytical model are related to box 1 and 8 predictions.*



**Figure 9.** — Évolution annuelle des variables PLG (protides, lipides, glucides) et Seston. Les séries observées ont été obtenues par interpolation entre les moyennes bimensuelles (en coefficients de morte-eau et de vive-eau) calculées sur 5 ans aux limites 1, 2, 3 du modèle.

*PLG and Seston variables calculated from interpolation between spring- and neap-tide values measured and averaged each month over 5 years at the boundaries 1, 2 and 3 (protein, lipid, glucide (= PLG) in  $J/dm^3$ ).*

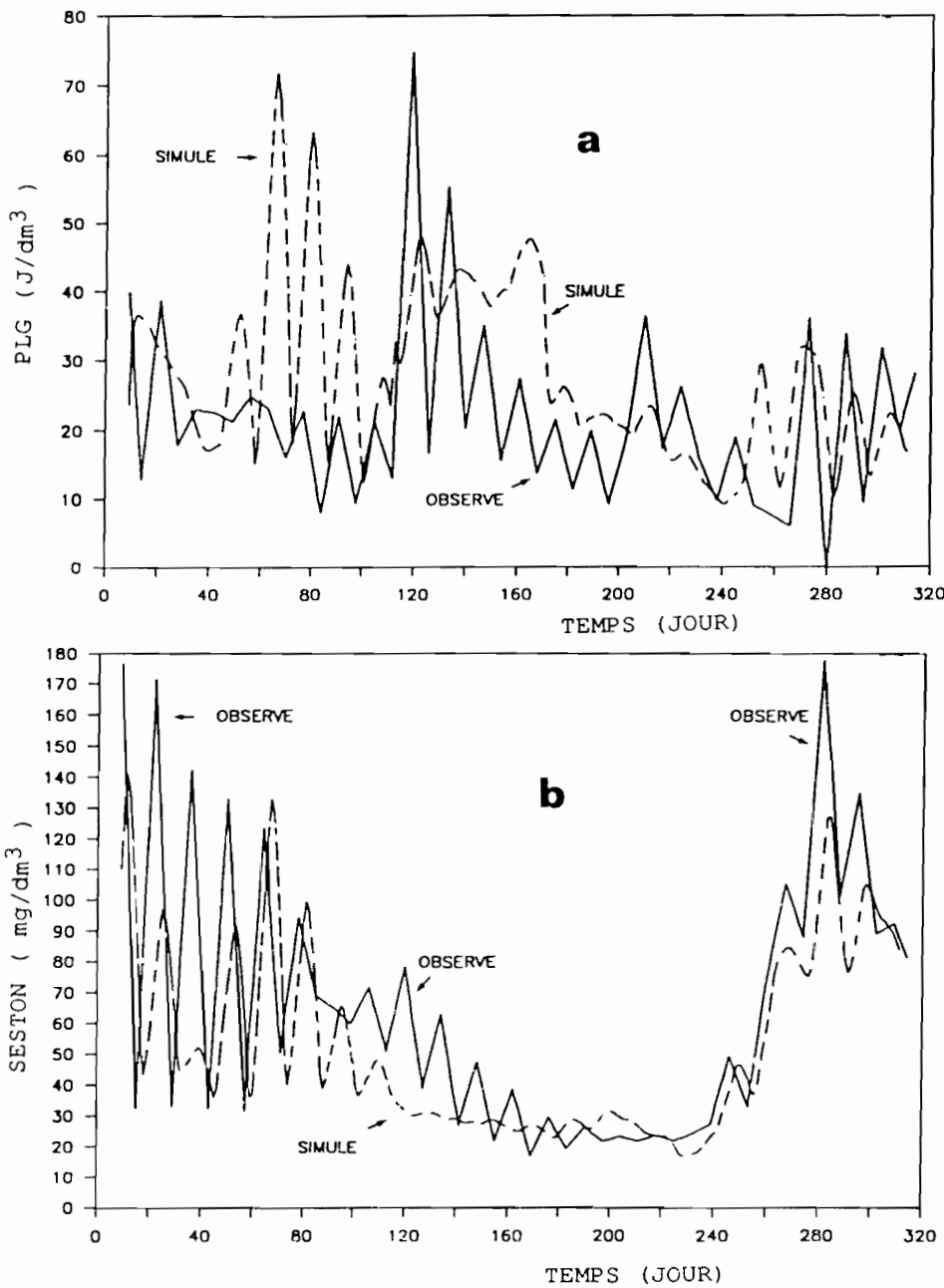
estuarienne (limite 2), la deuxième liée à la limite 3. Les observations montrent surtout des pics importants (supérieurs à  $50 J/dm^3$ ) coïncidant avec les marées printanières de vive-eau. En cette saison, les fluctuations de PLG, entre  $20$  et  $50 J/dm^3$ , sont nettement supérieures à ce qui est prédit par le modèle.

## DISCUSSION

Un modèle de croissance individuelle des huîtres *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron a été élaboré afin d'étudier la notion de capacité trophique. Le couplage entre le transport du matériel particulaire et son assimilation par la population

d'huîtres a été modélisé avec un modèle en boîtes, qui a mis en évidence un gradient de croissance selon un axe sud-nord. L'interaction entre la croissance maximale et le stock est forte, quoiqu'inférieure aux résultats d'un modèle uniboîte et d'un modèle global.

Il faut distinguer cependant les méthodes d'élevage professionnel et expérimental prises en compte respectivement dans les modèles global et analytique. Pour ce dernier, les conditions d'élevage optimales (densité locale de  $200$  individus/ $m^2$ ) de la population dont le suivi a permis le calage du modèle, expliquent les bonnes performances de croissance. Au contraire, les contraintes de l'élevage professionnel (densité locale, rotation des élevages) entraînent des croissances plus faibles et accroissent les risques de mortalité. Par



PLG observé (J/dm<sup>3</sup>)

Figure 10. — Comparaison des variables simulée (---) et observée (—) dans la boîte 4. a: PLG (J/dm<sup>3</sup>); b: Seston (mg/dm<sup>3</sup>).

Simulated (---) and observed (—) variables in box No. 4. a: PLG (J/dm<sup>3</sup>); b: Seston (mg/dm<sup>3</sup>).

Seston observé (mg/dm<sup>3</sup>)

exemple, le secteur de Lamouroux (nord du Bassin) n'est ouvert à l'élevage que de juillet à octobre. A cette période, des déplacements des stocks sont opérés par les professionnels entre les secteurs moins performants (sud) et certains bancs plus au nord. La durée d'élevage (4 ans) nécessaire à l'obtention de la taille commerciale ne peut donc pas être comparée directement à ce que prédit le modèle analytique, dont l'utilisation ne doit pas masquer les hypothèses sous-jacentes.

Dans l'état actuel du modèle, l'hypothèse d'interaction stock/croissance, émise par Héral *et al.* (1986),

est validée. Le pourcentage de nourriture potentielle effectivement utilisée dans l'assimilation est environ 100 fois supérieur aux estimations faites localement par Héral *et al.* (1983a) au centre du Bassin. Cette différence d'ordre de grandeur s'explique par le confinement relatif des masses d'eau à l'échelle du bassin qui est négligé dès que l'on raisonne à un niveau local où les trajectoires des masses d'eau ne sont pas prises en compte. Dame *et al.* (1980) insistent sur le rôle des filtreurs concernant les flux énergétiques en milieu estuarien. Dans l'estuaire de Beaulieu, ces auteurs estiment à 70% le pourcentage d'eau filtrée par les

populations de mollusques par rapport au débit. En considérant un taux d'assimilation moyen de 0,30 (Rodhouse, 1979), on arrive à un pourcentage d'utilisation effective de l'ordre de 21%. Ce pourcentage est à rapprocher du résultat de Héral *et al.* (1988) qui trouvent, avec un modèle global, un chiffre de 25%. Le renouvellement rapide des eaux du bassin explique la forte capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron (stock de 80 000 t en 1986, surface exploitée 30 km<sup>2</sup>). A ce niveau d'exploitation, le modèle met en évidence cependant une certaine variabilité géographique des croissances à partir d'une loi de distribution de nourriture fonction des courants résiduels. Le gradient nord/sud des performances de croissance est confirmé par les études *in situ* menées par Bodoy (comm. pers.). On comprend l'importance de ces calculs lorsqu'il est question de populations cultivées ou exploitées et l'intérêt de la démarche analytique dans la définition de politique de gestion du milieu. Une surcharge entraîne des baisses de productivité (diminution des rendements de croissance), une augmentation des temps de croissance, des risques d'épizooties et de mortalités accidentelles. Les résultats du modèle analytique sont plus précis que les simples comparaisons du taux de filtration et de la quantité d'énergie disponible (Incze *et al.*, 1981).

Les fondements du modèle dépendent de l'écosystème étudié. Wiegert et Penos-Lado (1982), Dame et Patten (1981) utilisent ainsi des modèles avec de multiples compartiments biologiques et négligent la dimension spatiale du problème dans des environnements côtiers où les phénomènes physiques sont moins importants que les différents niveaux trophiques. A l'opposé, Harris *et al.* (1984) partent d'un modèle en boîtes pour prédire la dispersion de polluants et leur assimilation par *Mytilus edulis* dans l'estuaire de la Tamar. Radford et Joint (1980), Uncles (1983) présentent un modèle en boîtes couplant équations de transport et relations trophiques entre 20 compartiments dans le chenal de Bristol, afin d'étudier l'impact d'un barrage hydroélectrique ou celui de polluants sur l'écosystème. L'un des problèmes majeurs soulignés par ces auteurs, concerne la définition des termes de transport à une échelle temporelle et spatiale compatible avec l'évolution saisonnière des compartiments biologiques. La solution retenue nécessite une approche semi-empirique basée sur un modèle courantologique fin d'une part, et d'autre part sur des coefficients de mélange calés d'après des mesures de salinité. On pourrait ajouter qu'en milieu estuarien, le manque de données sur les variabilités spatiales et temporelles est source d'incertitude sur la validité du modèle (Keizer *et al.*, 1987). Wolfe et Kjerfve (1986) reconnaissent différentes sources de variabilités liées à l'interaction de différentes échelles, à la propagation et l'amplification d'une perturbation au niveau de la physique (dispersion) ou biologique (hiérarchisation des compartiments, succession d'espèces dans une chaîne alimentaire), typiques des écosystèmes estuariens. A l'opposé, la complexité d'un sys-

tème fermé accroît sa stabilité, qu'elle soit statique (point d'équilibre) ou dynamique (oscillations, cycles limites). le plus souvent, les caractéristiques des estuaires, comme le temps de résidence des masses d'eau ou les coefficients de dispersion, sont évaluées en régime permanent (Helder et Ruardij, 1982). En fait, l'estuaire est le plus souvent instable. A part les composantes périodiques liées au cycle de marée et à la saisonnalité du climat (température, précipitation), des perturbations locales ou régionales (vent, crue, succession d'espèces planctoniques) sont responsables des écarts à l'équilibre. C'est le cas à Marennes-Oléron où le déséquilibre du système est accru par l'introduction et le renouvellement annuel d'espèces cultivées (moule, huître) dont l'interaction avec les paramètres hydrobiologiques du milieu est non négligeable.

Les lacunes du modèle poussent à approfondir les connaissances de la variabilité spatio-temporelle du bassin. Elle est déterminée en partie par sa morphologie (estrans, chenaux) et le régime de la Charente qui interagissent au niveau du mélange des masses d'eau océaniques et estuariennes et de leurs circulations respectives à l'ouest et à l'est du chenal central (Anonyme, 1973 b). Le transport particulaire permet de définir quatre zones caractéristiques (nord, sud, estrans ouest et est) différenciées par la source (houle, courant de marée, clapot de vent) et l'orientation du transport résiduel (Anonyme, 1973 b). Le courant de marée (signal déterministe) explique en partie cette partition. Le bouchon vaseux de la Charente influe sur la teneur particulaire des masses d'eau transitant à l'est de ce chenal (Héral *et al.*, 1983 b). Il est lié à la fois au régime saisonnier de la Charente et aux phénomènes climatiques accidentels, qui n'ont pas été pris en compte dans le modèle couplé. Le vent peut également perturber le système de circulation des courants et de transport particulaire selon des composantes périodique et aléatoire à des échelles temporelles allant de la journée à l'année. Ces différentes lois interagissent entre elles. Ainsi, les vents de nord agissent sur la remise en suspension locale et accélèrent le transit des eaux vers le Pertuis de Maumusson. Ce couplage a été négligé dans cette étude, alors qu'il modifie vraisemblablement la distribution de nourriture dans le bassin. Expliciter ces différents ordres de grandeur de variabilité du milieu se révèle une tâche ardue. On retrouve la même imprécision dans leur modélisation que celle du calcul de trajectoires et de résiduelles de courant. D'un autre côté, raisonner en régime permanent, ce qui est une hypothèse du présent modèle, limite le pouvoir prédictif de ce dernier. Il faut donc approfondir la connaissance statistique globale du système en conditions normales ou perturbées pour aboutir à un modèle en boîtes ayant une composante déterministe et une composante probabiliste, et dont les paramètres et variables forçantes seront nécessairement soumises à une certaine imprécision (Fedra *et al.*, 1981).

## CONCLUSION

Les résultats de cette étude justifient l'approche adoptée. L'amélioration des propriétés prédictives du modèle repose sur deux axes de travail. D'une part, l'introduction de maillons supplémentaires susceptibles d'expliquer les lacunes du présent modèle (cycle de la variable PLG par exemple) doit être envisagée. D'autre part, le réalisme des simulations nécessite de travailler sur des séries de données non moyennées.

Ainsi la modélisation de la production primaire dans le secteur océanique et le panache de la Charente devrait permettre le couplage entre productions primaire et secondaire et élargir le domaine de validité du modèle qui fonctionne actuellement en conditions forçantes de nourriture aux limites. Il faut également améliorer le modèle biologique. Il s'agit de déterminer les lois de création de pseudofèces et d'affiner le calcul de l'assimilation en fonction des conditions de nourriture (volume, pourcentage organique) très variables en milieu estuarien. Ce point est directement lié à la remise en suspension différentielle, fonction du type de matériau biodéposé.

Les simulations en conditions réellement observées posent le problème de la représentation des cycles particuliers aux limites, lié à la stratégie d'échantillonnage de la moyenne journalière d'une concentration particulaire. De plus le cycle morte-eau, vive-eau reconstitué reste très imprécis et ne permet pas de travailler en année réelle (lissage nécessaire). Un nouveau protocole d'échantillonnage doit être proposé afin de fournir des données aux limites plus satisfaisantes.

## RÉFÉRENCES

- Anonyme, 1973 a. Étude des phénomènes régissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. 1. Hydrographie. Laboratoire central d'hydraulique de France, 16 p.
- 1973 b. Étude des phénomènes régissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. 3. Étude sédimentologique. Laboratoire central d'hydraulique de France, 37 p.
- 1979. Dispersion de la pollution dans les pertuis charentais. Rapport technique général. Laboratoire central d'hydraulique de France, 79 p.
- 1985. Bassin de Marennes-Oléron. Étude hydrologique. Rapport de la subdivision « maritime-hydrologie » de Rochefort-sur-Mer. Direction Départementale de l'Équipement.
- Bacher C., 1989. Étude de la capacité trophique du Bassin de Marennes-Oléron: utilisation d'un modèle couplé de transport particulaire et de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. Thèse dr. Univ. Brest, 149 p.
- Bacher C., J. P. Baud, A. Bodoy, J.-M. Deslous-Paoli, J.-P. Dreno, M. Héral, D. Maurer, J. Prou, 1986. A methodology for the stocks assessments of cultivated oyster along the French Atlantic coasts. Cons. int. Explor. Mer, CM K, 36 p.
- Bayne B. L., A. J. S. Hawkins, E. Navarro, 1987. Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia: Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **111**, 1-22.
- Boromthanarat S., 1985. Production of mussel *Mytilus edulis* cultivated on bouchot at Marennes-Oléron, France. Proc. 23rd Conference, Fisheries Section, Kaetsart. Univ., Bangkok, Taïland, 5-7 Feb. 1985, 78-89.
- Boucaud-Camou E., C. Lebesnerais, P. Lubet, I. Lihmann, 1985. Dynamique et enzymologie de la digestion chez l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg). Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier, 1983, IFREMER, *Actes coll.*, **1**, 75-96.
- Dame R., R. Zingmark, H. Stevenson, O. Nelson, 1980. Filter feeding coupling between the estuarine water column and benthic subsystems. 5th Biennial International Estuarine Research Conference, V. A. Kennedy ed., 521-526.
- Dame R. F., B. C. Patten, 1981. Analysis of flows in an intertidal oyster reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5**, 115-124.
- Deslous-Paoli J.-M., M. Héral, 1984. Transferts énergétiques entre la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître *Crassostrea gigas* âgée de 1 an. *Haliotis*, **14**, 79-90.
- Deslous-Paoli J.-M., 1985. *Crepidula fornicata* L. (Gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron: structure, dynamique et production d'une population. *Océanol. Acta*, **8**, 453-460.
- Di Toro D. M., D. J. O'Connor, R. V. Thomann, J. L. Mancini, 1975. Phytoplankton-zooplankton-nutrient interaction model for Western Lake Erie. In: Systems Analysis and Simulations in Ecology, B. C. Patten éd., vol. III, Academic Press, New York, 423-471.
- Fedra K., G. Van Straten, M. B. Beck, 1981. Unertainty and arbitrariness in ecosystems modelling: a lake modelling example. *Ecol. Model.*, **13**, 87-110.
- Fréchette M., E. Bourget, 1985. Energy flow between the pelagic and benthic zones: factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 1158-1165.
- Harris J. R. W., A. J. Bale, B. J. Bayne, R. F. C. Mantoura, A. W. Morris, L. A. Nelson, P. J. Radford, R. J. Uncles, S. A. Weston, J. Widdows, 1984. A preliminary model of the dispersal and biological effect of toxins in the Tamar estuary, England. *Ecol. Model.*, **22**, 253-284.
- Helder W., P. Ruurdij, 1982. A one-dimensional mixing and flushing model of the Ems-Dollard estuary: calculation of time scales at different river discharges. *Neth. J. Sea Res.*, **15**, 293-312.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli, J.-M. Sornin, 1983 a. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: premières approches. *Océanis*, **9**, 169-194.
- Héral M., D. Razet, J.-M. Deslous-Paoli, J.-P. Berthomé, J. Garnier, 1983 b. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **46**, 97-119.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli, J. Prou, 1986. Dynamique des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans

- le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. Cons. int. Explor. Mer, CM 1986/F, 41 p.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli, J. Prou, D. Razet, 1987. Relation entre la nourriture disponible et la production de mollusque en milieu estuarien: variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, **16**, 149-198.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli, J. Prou, 1988. Approche de la capacité trophique d'un écosystème conchylicole. Cons. int. Explor. Mer, CM 1988/K, 22 p.
- Incze L. S., R. A. Lutz, E. True, 1981. Modeling carrying capacities for bivalve molluscs in open, suspended-culture systems. *J. World Maricul. Soc.*, **12**, 143-155.
- Keizer P. D., D. C. Gordon, P. Schwinghamer, G. R. Daborn, W. Ebenhoeh, 1987. Cumberland basin Ecosystem model: Structure, performance and evaluation. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, **1547**, 202p.
- Le Hir P., J.-C. Salomon, C. Le Provost, G. Chabert d'Hyères, J.-L. Mauvais, 1986. Approche de la circulation en baie de Seine. In: La Baie de Seine, Colloque National du CNRS. Université de Caen, 24-26 avril 1985. IFREMER, *Actes coll.*, **4**, 63-71.
- Levins R., 1966. The strategy of model building in population biology. *Am. Sci.*, **54**, 421-431.
- Lutz R. A., 1980. Mussel culture and harvest: a North American perspective. In: Developments in Aquaculture and Fisheries Sciences, **7**, R. A. Lutz éd., Elsevier, New York, 140p.
- Nelder J. A., R. Mead, 1965. A simplex method for function minimization. *Computer J.*, **7**, 308-313.
- Officer C. B., 1980. Box models revisited. In: Estuarine and wetland processes. P. Hamilton, K. B. MacDonald éd., Plenum Publishing Corp., New York, 65-114.
- Radford P. J., I. R. Joint, 1980. The application of an ecosystem model to the Bristol Channel and Severn estuary. *Wat. Poll. Control*, 244-250.
- Rodhouse P. G., 1979. A note on the energy budget for an oyster population in a temperate estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **37**, 205-212.
- Ryther J. H., 1969. The potential of the estuary for shellfish production. *Proc. Nat. Shellfish Assoc.*, **59**, 18-22.
- Sauriau P. G., 1986. Les mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron. Essai de quantification des stocks. Symp. Rochefort, sept. 1986. *Haliotis*, **16**, 527-541.
- Schnute J., 1982. A manual for easy non linear parameter estimation in Fishery Research with interactive Micro-computer Programs. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, **1140**, 1-15.
- Uncles R. J., 1983. Modeling tidal stress, circulation, and mixing in the Bristol Channel as a prerequisite for ecosystem studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40** (suppl. 1): 8-19.
- Verhagen J. H. G., 1982. A distribution and population model of the mussel *Mytilus edulis* in Lake Grevelingen. 3rd International Conf. on State-of-the-Art in Ecological Modelling, Colorado State Univ., May 24-28. 11 p.
- Wiegert R. G., E. Penas-Lado, 1982. Optimal exploitation, by mussel rafts, of the Ria de Arosa, Spain: predictions of a first-generation model. *Marine Ecosystem Modeling*, Proceedings from a Workshop NOAA: 159-171.
- Wolfe D. A., B. Kjerfve, 1986. Estuarine variability: an overview. In: Estuarine variability, D. A. Wolfe éd., Academic Press, New York, 3-17.