THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Sciences de la Terre et de l'Eau

École doctorale GAIA

Unité de recherche Géosciences Montpellier (GM) – UMR 5243

Impact des tempêtes et des crues sur les écosystèmes marins côtiers en Méditerranée.

Approche par modélisation couplée hydrodynamique-biogéochimique.

Présentée par Rémi CAILLIBOTTE
Le 20 septembre 2022

Sous la direction de Yann LEREDDE
et de Behzad MOSTAJIR

Devant le jury composé de

Melika BAKLOUTI, Professeure Univ. Aix-Marseille, Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO)	Rapporteur
Cédric BACHER, Cadre de recherche, Ifremer (Brest)	Rapporteur
Annie FIANDRINO, Cadre de recherche, Ifremer (Sète)	Examinatrice
Bruno ZAKARDJIAN, Professeur Univ. Toulon, Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO)	Président du jury
Claude ESTOURNEL, DR CNRS, Lab. D'Etudes en Géophysique et Océanographie Spatiales (LEGOS)	Invitée
Caroline ULSES, Physicienne-adjointe CNAP, LEGOS	Invitée
Behzad MOSTAJIR, DR CNRS, UMR MARBEC (Marine Biodiversity, Exploitation and Conservation)	Co-directeur
Yann LEREDDE, MC UM, Géosciences Montpellier (GM)	Directeur de thèse

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Abstract

Coastal environments, including coastal lagoons, at the interface between land and sea, often display a rich biological productivity. This unique position creates significant variability of the physical, chemical (e.g., temperature, nutrient concentration) and biological variables, thus influencing how these ecosystems function. In the context of global climate change, widely accepted by the scientific community, this variability could be amplified particularly by extreme intense events such as storm and flood events. It is therefore essential to develop multidisciplinary scientific studies on these coastal marine environments in order to better understand the natural variabilities of this system. Additionally, it is needed to quantify the trend and magnitude of the variability associated with medium and long-term environmental changes.

In this thesis, the impact of storm and flood episodes on Mediterranean coastal marine ecosystems was studied on a particular coastal zone : the Thau lagoon (Sète, France) and its nearshore. In addition, the impact of a potential modification of these intense hydro-meteorological events, in relation with climate change, on these same ecosystems was also studied. To answer the main objective, a 3D coupled hydrodynamic-biogeochemistry modeling approach (SYMPHONY - ECO3M-S) was used, describing the evolution of physical and chemical variables (currents, pressure, water level, temperature, salinity, etc.), and biogeochemical variables (biomass of marine micro-organisms, particulate and dissolved matter, sediment).

The ECO3M-S model was first adapted to the Thau lagoon, a privileged location for oyster farming activities, by integrating the forcing by oyster on the lower trophic compartments (zooplankton, phytoplankton and bacteria), showing a negative impact on phytoplankton (filtration) and promoting bacteria. Then, a first 3D modeling experiment was performed on the “cevenol” episode of November 2008, validating the approach followed and giving a first analysis of the short-term impact of this type of event on the studied ecosystem. Despite significant river inputs into Thau Lagoon, phytoplankton biomass did not increase during this event, due to possible light and water temperature limitations. The results highlights contradictory effects of these events on the ecosystem functioning. A longer period (2015 - 2016) was then considered, including several intense events, to assess a medium- and long-term impact. The modelling results was validated using *in situ* observations and statistical tests were

performed. Finally, the impact of different scenarios of a modification of extreme events on the biogeochemical balance of the Thau Lagoon and its nearshore was quantified. In the short term, the biogeochemical balances and biomass of micro-organisms were significantly affected by intense events. In the long term, the system showed a good resilience to the modification of environmental forcings, even if differences persist one year after extreme events. This was linked to different inertia of the biogeochemical processes within the water column and the sedimentary compartment.

This thesis provides a better understanding of the short, medium and long-term impact of storm and flood events on Mediterranean coastal marine ecosystems. In addition, this thesis shows the possible impact of a potential future modification of intense events on the biogeochemical evolution of the North-Western Mediterranean.

Keywords **–** Coastal oceanography, Numerical modeling, Hydrodynamics, Biogeochemistry, Thau lagoon, Extreme events

Résumé

Les milieux côtiers, dont les lagunes côtières, sont à l'interface entre le continent et la zone hauturière. Ils font partie des zones les plus riches en terme de productivité biologique. Cette position d'interface engendre une variabilité importante des variables physico-chimiques (p. ex. la température, la concentration en nutriments) et biologiques, influençant le fonctionnement de ces écosystèmes. De plus, dans un contexte de changement climatique global, cette variabilité pourrait être accentuée, en particulier par des événements extrêmes tels que les événements de tempêtes et de crues. Il est donc indispensable de développer des études scientifiques pluridisciplinaires sur ces milieux marins côtiers afin de mieux appréhender les variabilités naturelles de ce système d'une part, et d'autre part quantifier la tendance et l'amplitude des modifications liées aux changements environnementaux à moyen et long terme.

Dans cette thèse, l'impact des événements de tempêtes et de crues sur les écosystèmes marins côtiers en Méditerranée a été étudié sur une zone littorale particulière : la lagune de Thau (Sète, France) et son avant-côte. L'impact d'une potentielle modification de ces événements hydro-météorologiques intenses sur ces mêmes écosystèmes a aussi été étudié, en lien avec le changement climatique. Pour répondre à cette problématique principale, nous avons proposé une approche par modélisation 3D couplée hydrodynamique-biogéochimie (SYMPHONIE - ECO3M-S) décrivant l'évolution des variables physico-chimiques sur le littoral (courants, pression, niveau d'eau, température, salinité, etc.) et biogéochimiques (biomasse des micro-organismes marins, matière particulaire et dissoute, sédiment).

Le modèle ECO3M-S a d'abord été adapté à la lagune de Thau, lieu privilégié pour les activités ostréicoles, en intégrant le forçage par les huîtres sur les compartiments trophiques inférieurs (zooplancton, phytoplancton et bactéries), mettant en évidence un impact négatif sur le phytoplancton (filtration) et favorisant les bactéries. Ensuite, une première expérience de modélisation 3D a été effectuée sur l'épisode cévenol de novembre 2008, validant la démarche suivie et donnant une première analyse de l'impact à court terme de ce type d'événements sur l'écosystème étudié. Malgré les apports fluviaux importants dans la lagune de Thau, la biomasse du phytoplancton n'augmente pas durant cet événement, en raison d'une possible limitation par la lumière et par la température de l'eau. Ceci met en avant des effets contradictoires de ces événements sur les écosystèmes. Une période plus longue (2015 - 2016) a été envisagée ensuite,

comprenant plusieurs événements intenses, afin d'évaluer un impact à moyen et long terme. Cette modélisation a été validée à l'aide d'observations *in situ* et des tests statistiques ont été réalisés. Enfin, l'impact de différents scénarii de modification des événements extrêmes sur le bilan biogéochimique de la lagune de Thau et de son avant-côte a été quantifié. A court terme, Les bilans biogéochimiques et la biomasse des micro-organismes est nettement modifiée par les événements. A long terme, le système montre une certaine résilience aux modifications des forçages environnementaux, même si des écarts persistent une année après les événements extrêmes. Ceci est relié à une inertie différente des processus biogéochimiques s'établissant au sein de la colonne d'eau et du compartiment sédimentaire.

Ce travail de thèse apporte une meilleure compréhension de l'impact à court, moyen et long terme des événements de tempêtes et de crues sur les écosystèmes marins côtiers, donnant de premières pistes concernant l'impact d'une potentielle modification future de ces événements sur l'évolution biogéochimique du littoral méditerranéen.

Mots clés **–** Océanographie côtière, Modélisation numérique, Hydrodynamique, Biogéochimie, Lagune de Thau, Evénements extrêmes

Table des matières

1 Introduction **3**
1.1 Les événements extrêmes et leurs impacts . . . 3
1.1.1 Evolution du changement climatique et son impact . . . 3
1.1.2 Définition et identification des extrêmes . . . 7
1.2 Les écosystèmes côtiers méditerranéens . . . 18
1.2.1 Les lagunes méditerranéennes . . . 20
1.2.2 La lagune de Thau . . . 23
1.3 La modélisation couplée hydrodynamique-biogéochimique . . . 29
1.3.1 L'approche par modélisation numérique . . . 29
1.3.2 Les modèles biogéochimiques . . . 32
1.3.3 Les modèles couplés . . . 34
1.4 Structure de la thèse . . . 36
1.4.1 Contexte . . . 36
1.4.2 Objectif général de la thèse . . . 37
1.4.3 Organisation du manuscrit de thèse . . . 38

2 Matériel et méthodes **43**
2.1 Le modèle hydrodynamique . . . 43
2.1.1 Equations du modèle . . . 44
2.1.2 Discrétisation spatiale et temporelle . . . 46
2.1.3 Conditions aux limites et forçages . . . 47
2.1.4 Grille du modèle . . . 49
2.1.5 Couplage entre les deux modèles . . . 51
2.2 Le modèle biogéochimique . . . 51
2.2.1 Description du modèle . . . 52
2.2.2 Ratios intracellulaires . . . 61
2.2.3 Forçages et conditions aux limites . . . 62
2.3 Inventaire des données . . . 63
2.3.1 Données météorologiques et hydrodynamiques . . . 64
2.3.2 Données biogéochimiques . . . 70
2.4 Calcul des bilans biogéochimiques . . . 75

3 Modélisation de l'impact des huîtres sur la chaîne trophique microbienne **79**
3.1 Contexte . . . 79
3.2 Matériel et méthodes . . . 82
3.2.1 Données expérimentales . . . 82
3.2.2 Description du modèle et simulation initiale . . . 83

3.2.3 Méthode d'optimisation . . . 87
3.2.4 Système d'équations pour les huîtres . . . 89
3.3 Résultats . . . 91
3.3.1 Optimisation « Contrôle » . . . 91
3.3.2 Optimisation Huîtres . . . 97
3.4 Discussion . . . 103
3.4.1 Le potentiel du processus d'optimisation des paramètres . . . 103
3.4.2 Les huîtres induisent des changements structurels dans le réseau trophique . . . 105
3.4.3 Impact indirect des huîtres sur la biomasse bactérienne . . . 108
3.4.4 Impact des huîtres sur la communauté zooplanctonique . . . 111
3.5 Conclusion . . . 112

4 Modélisation de l'épisode cévenol de novembre 2008 117
4.1 Contexte de l'étude . . . 117
4.2 Matériel et méthodes . . . 119
4.2.1 L'épisode cévenol de novembre 2008 . . . 119
4.2.2 Mise en œuvre du modèle . . . 123
4.2.3 Inventaire des données de validation . . . 124
4.2.4 Définition de tests de sensibilité . . . 126
4.3 Résultats . . . 127
4.3.1 Validation qualitative du modèle couplé . . . 127
4.3.2 Description de l'hydrodynamisme pendant un épisode cévenol . . . 129
4.3.3 Evolution des producteurs primaires . . . 133
4.3.4 Evolution des nutriments . . . 134
4.3.5 Evolution des bilans biogéochimiques . . . 136
4.4 Discussion . . . 137
4.4.1 Découplage de la tempête et de la crue . . . 139
4.4.2 Limitation par la lumière . . . 139
4.4.3 Limitation par la température . . . 140
4.4.4 Limitation par les nutriments . . . 142
4.5 Conclusion . . . 144

5 Modélisation de la période 2015-2016 147
5.1 Contexte de l'étude . . . 147
5.1.1 Contexte . . . 147
5.1.2 Objectifs . . . 148
5.2 Description de la période et événements . . . 148
5.2.1 Climatologie globale . . . 148
5.2.2 Evénements intenses sur la période . . . 151
5.2.3 L'épisode cévenol d'octobre 2016 . . . 154
5.3 Validation qualitative et évaluation statistique . . . 158
5.3.1 Validation du modèle hydrodynamique . . . 160
5.3.2 Validation du modèle biogéochimique . . . 167
5.3.3 Evaluation statistique . . . 173
5.4 Résultats et discussion . . . 177
5.4.1 Evolution des producteurs primaires . . . 177
5.4.2 Evolution des bilans biogéochimiques sur les deux années . . . 181

5.4.3 Contribution des événements intenses aux bilans biogéochimiques . . 185
5.5 Conclusion 192

6 Modulation des événements extrêmes 195
6.1 Contexte de l'étude 195
6.1.1 Contexte 195
6.1.2 Objectifs 196
6.2 Modulation des événements 196
6.2.1 Composantes modifiées 197
6.2.2 Scénario S1 198
6.2.3 Scénario S2 200
6.2.4 Scénario S3 200
6.3 Résultats 201
6.3.1 Résultats pour le scénario S1 201
6.3.2 Résultats pour les trois scénarii 214
6.4 Conclusion 223

7 Conclusion et perspectives 229
7.1 Synthèse des résultats et discussions 229
7.1.1 Développement des outils de modélisation numérique 230
7.1.2 Modélisation d'un épisode cévenol unique 231
7.1.3 Validation du modèle sur les années 2015-2016 avec plusieurs événements intenses 232
7.1.4 Modulation des événements extrêmes 233
7.1.5 Influence non réciproque de l'avant-côte sur la lagune de Thau 234
7.1.6 Un impact dépendant du type d'événement intense 235
7.1.7 Effets contradictoires des événements intenses sur les bilans biogéochimiques 236
7.2 Perspectives 238
7.2.1 Notion de degré de liberté du modèle 238
7.2.2 Echanges avec le sédiment 239
7.2.3 Impact du changement climatique global 240
7.2.4 Modélisation et observation du milieu 241
7.2.5 Modélisation en boîte de la lagune de Thau 242

References 245

Annexes 281
A1 Article publié dans MEPS en mai 2020 281
A2 Equations et paramètres du modèle ECO3M-S 305

Chapitre 1

Introduction

L'objectif de cette partie introductive est de définir le contexte scientifique dans lequel s'inscrit cette thèse ainsi que ses contours. Cette thèse s'inscrit d'abord dans un contexte de changement climatique global qui peut avoir des conséquences sur les climats locaux et ainsi influencer des événements tels que les tempêtes et les crues. Ces événements intenses à extrêmes, que l'on essaiera de caractériser, peuvent affecter les écosystèmes marins côtiers. C'est particulièrement le cas pour la Méditerranée, considérée comme un « hot-spot »du changement climatique et de la biodiversité. Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés à la biogéochimie marine et à la production primaire pélagique d'une zone d'étude particulière, typique d'un système côtier méditerranéen, la lagune de Thau et son avant-côte. Nous avons utilisé pour cela une approche par modélisation numérique incluant un modèle hydrodynamique couplé à un modèle biogéochimique.

1.1 Les événements extrêmes et leurs impacts

1.1.1 Evolution du changement climatique et son impact

Un changement global

La communauté scientifique s'accorde aujourd'hui très majoritairement sur le fait que le changement climatique est en partie le résultat des progrès techniques faits par l'homme à partir de l'ère industrielle. A l'échelle globale, nous pouvons observer une augmentation

importante de la pression anthropique sur l'environnement. Celle-ci est responsable de plusieurs changements environnementaux à grande échelle comme par exemple la modification du climat, la dégradation de la biodiversité terrestre et marine, l'acidification des océans ou encore certaines pollutions chimiques.

La compréhension et l'évaluation du changement climatique et de ses impacts est un enjeu majeur pour notre société actuelle et future. Le développement de la modélisation climatique depuis les années 1970 a permis l'étude de la variabilité climatique et de son changement à toutes les échelles spatiales et temporelles. L'impact du changement climatique est visible à plusieurs endroits de la planète. Par exemple, nous pouvons constater une intensification des épisodes de mousson dans les zones tropicales (Wang et al., 2012) mais aussi un allongement des sècheresses des régions arides (Giorgi et Lionello, 2008). Les changements dans les circulations atmosphérique et océanique modifient la création de certaines tempêtes et ouragans qui peuvent affecter les régions côtières (Henderson-Sellers et al., 1998). A l'échelle locale, nous pourrions observer à l'avenir une intensification des feux de forêts (Moriondo et al., 2006), des crues (Wasko et Sharma, 2017), et des submersions marines (Hallegatte et al., 2013) dans les régions déjà propices à leur apparition. Le champ des études discutant du potentiel lien entre les changements climatiques globaux et/ou locaux sur l'environnement au sens large est étendu et fait toujours l'objet de débats importants. Concernant l'impact du changement climatique global sur les espèces marines, le GIEC (Groupe Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) prévoit un effet plutôt néfaste du changement climatique sur la biomasse marine globale. En effet, une diminution de la biomasse d'animaux marins de 4,3 ± 2,0% (intervalle de confiance à 95%) et 15,0 ± 5,9% respectivement pour les scénarios climatiques RCP2.6 et RCP8.5, est attendue pour l'horizon 2080-2099, en comparaison à la période 1986-2005. Pour le bassin méditerranéen, cette diminution est estimée à 0% et 25% respectivement pour les scénarios RCP2.6 et RCP8.5, pour cette même comparaison (figure 1.1).

A l'heure actuelle, alors que la réalité du changement climatique est majoritairement acceptée par la communauté scientifique, les études concernant les conséquences de ces changements globaux sur l'environnement local se multiplient. Le GIEC représente aussi la volonté de concentrer les efforts scientifiques et de communiquer à grande échelle, afin d'influencer les décisions faites en terme de gouvernance. Les derniers rapports établissent les liens entre changements climatiques globaux et régionaux, et entre changements climatiques régionaux et

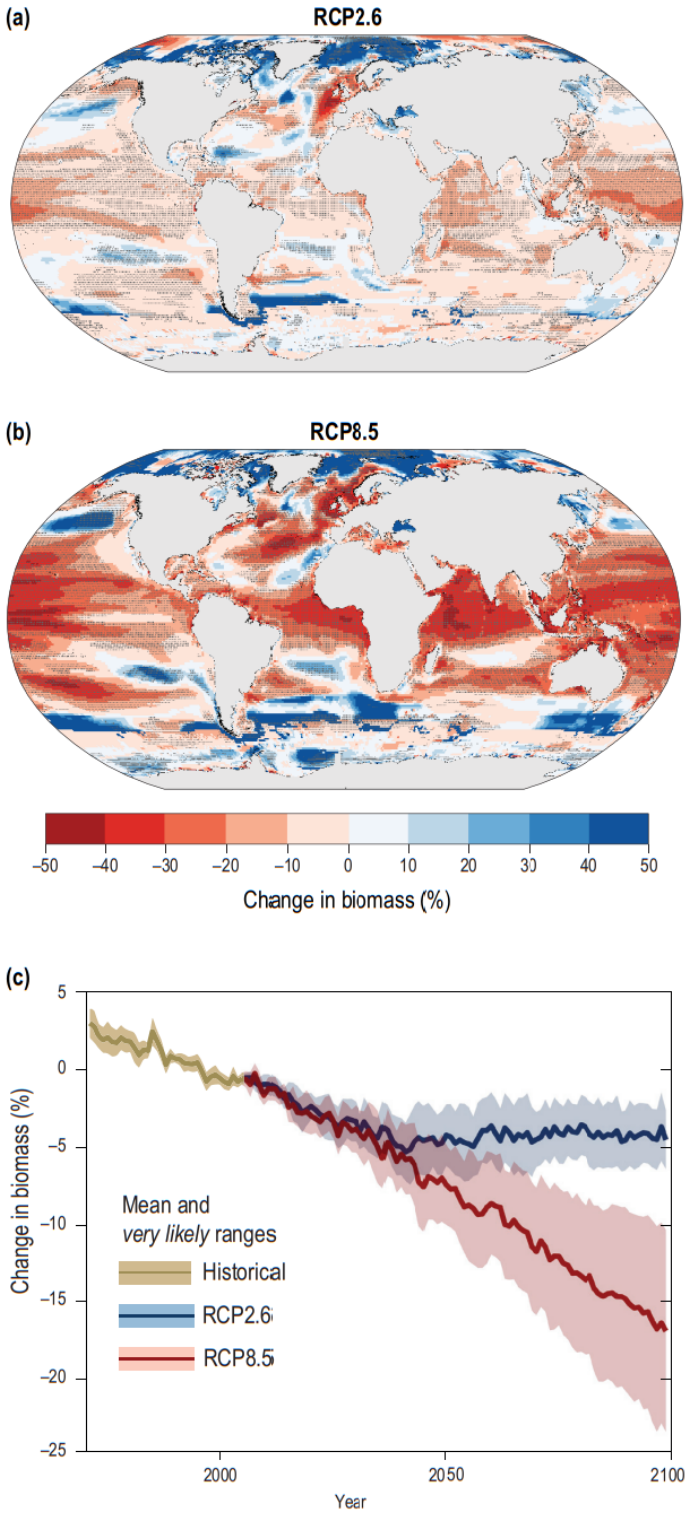


Figure 1.1 – Prédiction des changements en terme de biomasse d'animaux marins (incluant les poissons et les invertébrés) basée sur les sorties des 10 projections effectuées pour chacun des scénarios RCP par le groupe-projet FISHMIP (Lotze et al., 2018).(a, b) Moyenne des changements (%) pour cette biomasse entre les périodes 2085-2099 et 1986-2005 suivant les scénarios RCP2.6 et RCP8.5. (c) Prédiction des changements globaux pour la biomasse marine totale entre 1970 et 2099, suivant les scénarios RCP2.6 (bleu) et RCP8.5 (rouge). Figure extraite de IPCC (2019).

événements extrêmes (GIEC, *version finale à paraître en 2022*). Ces derniers prévoient aussi une modification du milieu marin : augmentation du niveau de la mer, de la température des eaux de surface et profondes, de l'acidification des océans et une modification des écosystèmes.

Des conséquences régionales

Le climat du bassin méditerranéen constitue un climat intermédiaire entre le climat aride nord-africain et le climat tempéré et humide des moyennes latitudes. Dans ce contexte de changement climatique, l'augmentation de la température engendre un déplacement vers le nord de la frontière climatique incarnée par la mer Méditerranée, ce qui a pour conséquence des modifications importantes des conditions atmosphériques, hydrologiques et océaniques. La zone méditerranéenne a d'ailleurs le statut de « hotspot » du changement climatique, c'est-à-dire une des zones les plus vulnérables sur notre planète (Giorgi, 2006). Cela se traduit climatiquement par une forte hausse des températures en été ainsi qu'une réduction des précipitations moyennes. De plus, cela engendre aussi un effet néfaste sur la biodiversité, notamment sur certaines espèces en danger (Cuttelod et al., 2009).

Les simulations climatiques à l'échelle régionale sont fréquemment utilisées afin de prédire les changements de température ainsi que les variations des phénomènes extrêmes (précipitations et cyclones). Gibelin et Déqué (2003) prédisent, à l'aide du modèle ARPEGE, un réchauffement global et une augmentation des sécheresses durant toutes les saisons, sauf en hiver en Méditerranée nord-occidentale. De plus, Lionello et Giorgi (2007) mettent en évidence une réduction de l'activité cyclonique dans les futurs scénarios induisant un bilan négatif de précipitations dans le sud et l'est de la Méditerranée, et une augmentation dans la partie nord en lien avec le renforcement des vents d'ouest (Sabatier, 2009).

Concernant les phénomènes intenses de crues en Méditerranée, le GIEC prévoit une intensification des phénomènes extrêmes de sècheresse et d'inondation sur le pourtour méditerranéen à la fin du 21^{e}siècle. Dans le climat actuel, la côte française méditerranéenne est déjà fréquemment soumise à des crues rapides et violentes, engendrant des inondations aux conséquences catastrophiques en termes de pertes humaines et de dégâts matériels (par exemple Delrieu et al., 2005). Comme exemple d'une potentielle évolution des événements extrêmes sur la zone méditerranéenne, Météo-France (2018) a analysé les évènements pluvieux extrêmes méditerranéens et dégage des tendances pour les régions françaises : une intensification des

fortes précipitations entre 1961 et 2015 avec +22% sur les maxima annuels de cumuls quotidiens, avec une variabilité interannuelle très forte ; une augmentation de la fréquence des épisodes les plus forts et en particulier ceux dépassant les 200mm en 24h.

En guise d'exemple, Quintana-Seguí et al. (2011) ont pu établir par des méthodes statistiques des projections futures, à l'horizon 2035-2064, pour les extrêmes de précipitations et de débits de fleuves dans la partie sud française (figure 1.2). Leurs résultats indiquent une diminution de la période de retour des crues considérées comme décennales en 1970-1999 dans la zone des Cévennes en particulier. Ainsi, la fréquence des événements extrêmes aurait tendance à augmenter. Ensuite, leurs résultats prévoient une augmentation du débit des crues décennales dans la même région, ce qui va dans le sens d'une intensification des crues extrêmes.

Pour la région du Golfe du Lion et des côtes languedociennes, dans le rapport du BRGM (2011), l'analyse des événements de tempêtes extrêmes entre 1979 et 2010 donne une augmentation du nombre d'événements énergétiques depuis 1994. Toutefois, il est important de noter que la forte variabilité interannuelle et la durée limitée de la série temporelle analysée (30 ans) ne permettent pas de dégager de tendance statistiquement fiable sur l'évolution du nombre de tempêtes fortes depuis 1979. Ces travaux ont été effectués pour un objectif final d'évaluation de l'évolution des surcotes marines sur le littoral et d'éventuels dégâts sur celui-ci. Ullmann (2009) constate, quant à lui, une augmentation des événements de vents provenant du sud-est, correspondant généralement aux événements de tempêtes marines, sur la fin du 20ème siècle dans le golfe du Lion.

1.1.2 Définition et identification des extrêmes

Afin de mieux définir le terme « extrême »ũtilisé pour désigner certains événements remarquables, plusieurs métriques sont utilisées dans la littérature scientifique. La définition et la caractérisation de ces événements restent néanmoins à géométrie variable, plus ou moins poussées selon les études et les méthodes statistiques utilisées. En effet, nous pouvons trouver des études caractérisant des événements climatiques de façon statistique (par exemple fréquence d'occurrence, période de retour ou théorie des valeurs extrêmes), ou bien via l'intensité du phénomène, ou encore via la notion de risque ou d'impact en s'appuyant sur les dégâts socio-économiques engendrés (Katerina, 2007). Toutes les études ne font donc pas appel aux mêmes métriques même s'il existe une volonté d'uniformisation de la part de la communauté

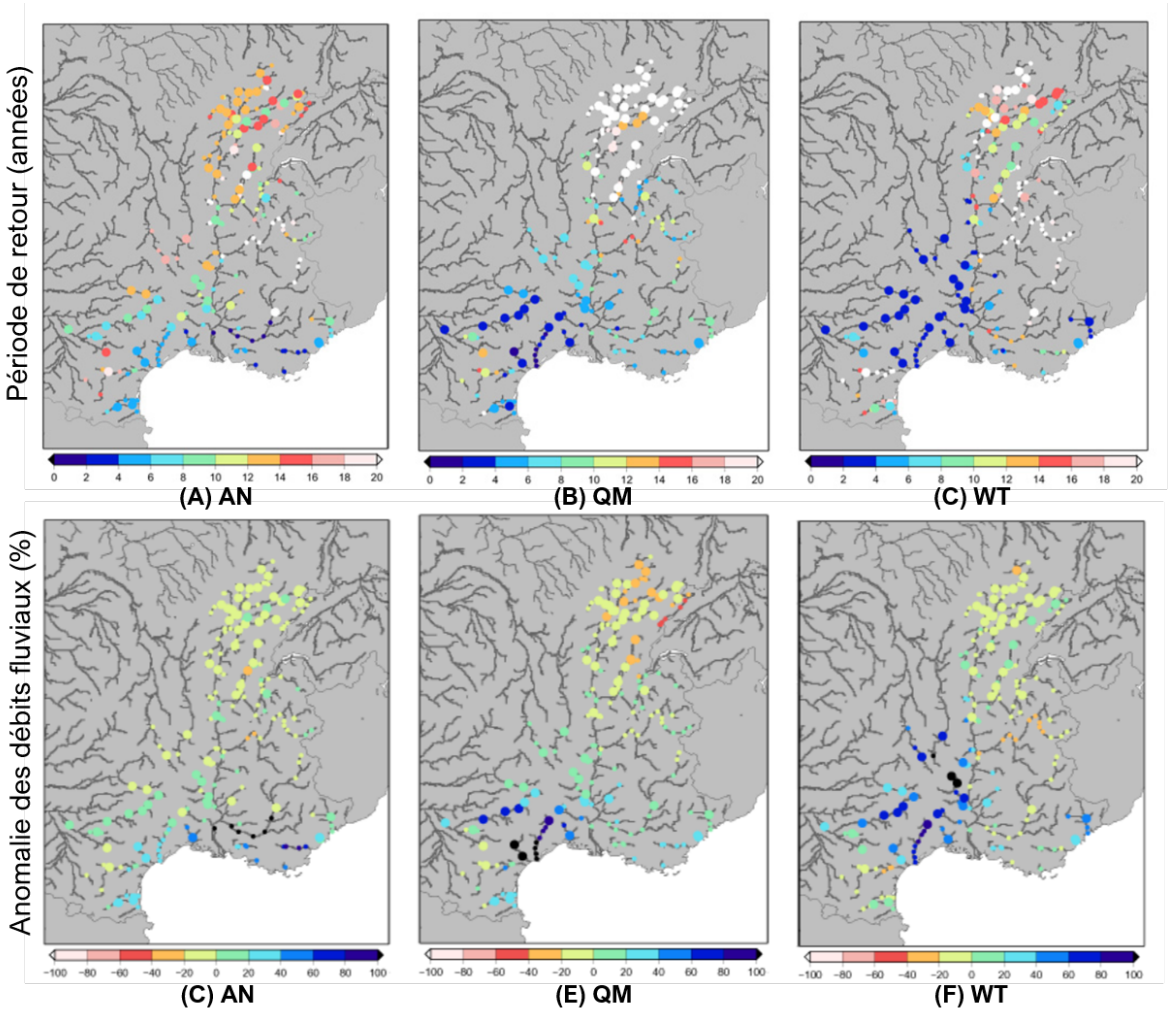


Figure 1.2 – Période de retour (A, B et C), calculée pour (2035-2064), des crues dont la période de retour était de 10 ans en (1970-1999). Anomalies des débits fluviaux (D, E et F) entre (2035-2064) et (1970-1999) pour des crues dont la période de retour est de 10 ans. Les méthodes statistiques utilisées sont : Anomalie (AN), Quantile Mapping (QM) et Weather Typing (WT). Selon Quintana-Seguí et al. (2011).

scientifique. Dans cette introduction, nous aborderons d'abord les outils pouvant caractériser les phénomènes de tempêtes marines d'une part et les épisodes de crue d'autre part.

Caractérisation des événements

Un événement côtier de type tempête marine est défini de plusieurs façons dans la littérature, selon l'objectif et le contexte de l'étude en question. Si l'on suit la définition donnée par Harley (2017) et Ciavola et al. (2014), une tempête marine correspondrait à « tout état de mer perturbé d'origine météorologique qui cause des changements et des dommages aux zones côtières, affectant la morphologie côtière et l'infrastructure ». Pour traduire un événement de tempête marine en terme de métriques adaptées, il est désormais accepté de s'intéresser à l'état de mer et donc aux vagues affectant le domaine côtier.

Une possibilité pour caractériser ce type d'événement est l'utilisation de la théorie des valeurs extrême (EVT, « Extreme Value Theory »). Elle reste une base statistique intéressante utilisée dans la littérature scientifique (Chailan, 2015, et références incluses). Elle consiste à définir et utiliser des paramètres importants du phénomène étudié, et définir des seuils associés. Par exemple, nous pouvons décider que si la hauteur significative des vagues Hs excède un certain seuil pendant un certain temps, nous avons affaire à un événement de tempête marine (Li et al., 2014 ; De Michele et al., 2007). Ces seuils extrêmes pour une variable comme la hauteur significative peuvent être calculés mathématiquement (par exemple Birkemeier et al. 1999 ; Walker et Basco 2011 ; Amarouche et Akpinar 2021). Les seuils définis pour caractériser les épisodes de tempête sont spécifiques au site d'étude et dépendent des caractéristiques locales, de la bathymétrie et de l'exposition au vent et aux vagues (Harley, 2017).

Suivant cette théorie, nous pouvons aussi caractériser la durée de l'événement et la durée inter-événement. Boccotti (2000) explique que la période de tempête correspond alors à la durée pendant laquelle la hauteur Hs excède le seuil préalablement défini. De plus, la durée minimale d'un événement est aussi définie, ce qui écarte donc tous les événements d'une durée plus courte que celle-ci. Selon Corbella et Stretch (2013) et De Michele et al. (2007), la période de calme (ou période inter-événement) correspond à la période entre le début du nouvel événement et la fin du précédent. Celle-ci peut être considérée trop courte, prolongeant ainsi la période de l'événement afin d'englober les deux événements successifs. La figure 1.3, tirée des travaux de Martzikos et al. (2021), représente trois événements consécutifs (D1, D3

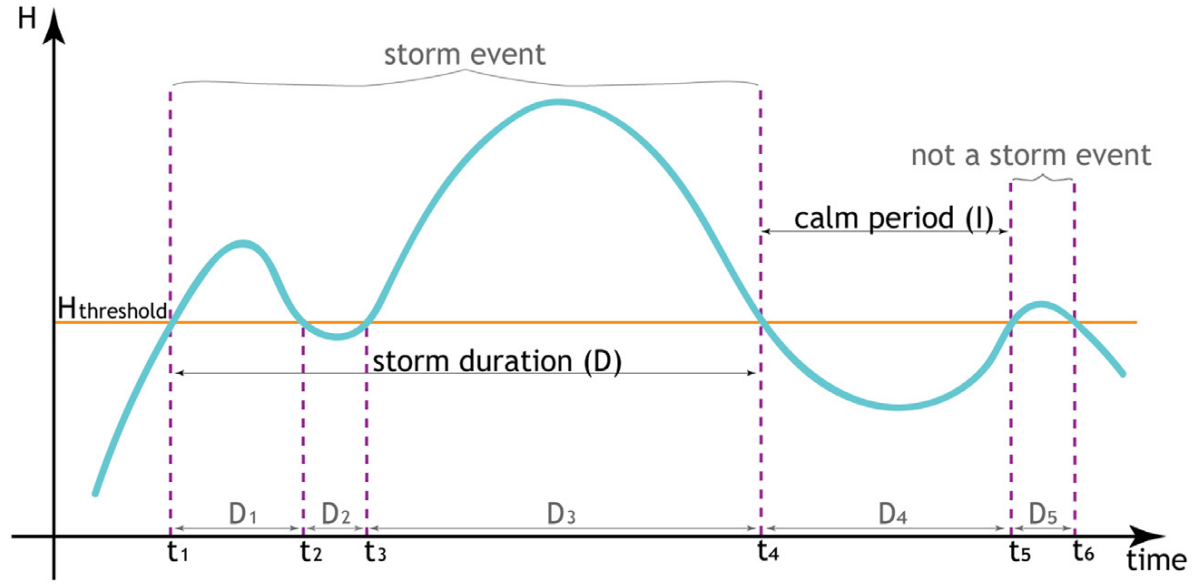


Figure 1.3 – Définition possible d'un événement de tempête marine et description des paramètres importants. D'après Martzikos et al. (2021).

et D5) dont les deux premiers peuvent être regroupés en un seul événement en raison d'une période calme très courte (D2). Le troisième pourrait être considéré comme un événement de tempête indépendant. Néanmoins, en raison de sa durée très courte (D5), il ne l'est pas. Par ailleurs, si l'on considère qu'une séquence d'événements de tempête peut causer des dommages importants au niveau des zones côtières et pouvant être plus destructive qu'un événement isolé (Dissanayake et al., 2015 ; Ferreira, 2005 ; Sénéchal et al., 2017), la définition de la période inter-événement minimale est très importante.

La valeur maximale atteinte par les paramètres du phénomène hydro-météorologique extrême défini précédemment peut aussi être utilisée dans l'analyse des tempêtes marines (Dissanayake et al., 2015 ; Lin-Ye et al., 2016).

Enfin, de façon statistique, sur des observations comprenant plusieurs années de collecte de données, certaines études estiment la période de retour (ou fréquence d'occurrence) d'un événement particulier étudié ou associe cette probabilité à des seuils de valeurs (par ex. Ullmann, 2008 ; Guizien, 2009 ; rapport technique CANDHIS, 2018). Ainsi, suivant ces dernières, nous pouvons estimer la période de retour d'un événement impactant la même zone d'étude. En revanche, s'il s'avère que la fréquence des événements extrêmes évolue dans un contexte de changement climatique, une période de retour calculée sur une série temporelle ancienne donnerait un résultat erroné pour la caractérisation des événements récents.

En ce qui concerne les crues, les mêmes méthodes peuvent être adoptées pour caractériser des phénomènes remarquables. Le paramètre important sera alors le débit du fleuve concerné. Si on s'intéresse à l'évolution du climat pour une zone donnée, on trouvera plus souvent dans la littérature scientifique une indication sur l'évolution des précipitations et de leurs extrêmes (sécheresses ou précipitations fortes) que sur l'évolution des débits des fleuves et le lien entre l'évolution des précipitations et l'évolution des crues n'est pas évident (par exemple Tramblay et al., 2021). La connaissance des précipitations sur une zone d'étude donnée peut ensuite permettre le calcul du débit. Selon les scénarii envisagés, ces derniers peuvent être estimés via des modèles numériques utilisés par les hydrologues, prenant en compte les précipitations et les caractéristiques du bassin versant (par exemple Colmet-Daage, 2018). Afin d'estimer l'évolution des précipitations et des débits, et en particulier des extrêmes, Quintana-Seguí et al. (2011) utilisent des méthodes statistiques de descente d'échelle. En première approche, on peut trouver des formules plus opérationnelles pour décrire l'évolution du débit d'un fleuve lors d'une crue à partir de deux paramètres clés : le débit de pointe et le temps de montée (IRSTEA de Lyon, anciennement CEMAGREF 1991, figure 1.4). Dans cette thèse, nous avons d'ailleurs utilisé ces paramètres pour définir un scénario d'évolution de la crue du fleuve côtier « La Vène ».

D'autres indices peuvent être aussi évoqués ici comme le « total storm wave energy »(TSWE) représentatif de l'intensité d'un événement de tempête marine (Molina et al., 2019), ou encore le « storm power index »(SPI) (Dolan et Davis, 1992). Dolan et Davis (1992) proposent d'ailleurs leur propre échelle d'intensité, basée sur le SPI, pour les événements extrêmes touchant la côte Atlantique française.

Notion de risque associé

Nous pouvons trouver dans la littérature scientifique de nombreuses études d'impact ou de risque ayant pour objectif d'évaluer et de quantifier l'impact des phénomènes extrêmes sur plusieurs composantes (physique, chimique, écologique, humaine, économique, etc.). Ce terme de risque peut être utilisé de différentes façons. Néanmoins, dans le cadre scientifique, le risque prend en compte à la fois la notion d'aléa, c'est-à-dire la partie quantifiable de l'événement naturel étudié (nature, intensité, probabilité d'occurrence, etc.), la notion d'enjeux présents sur la zone d'étude (infrastructures par exemple), et la notion de vulnérabilité, c'est-à-dire

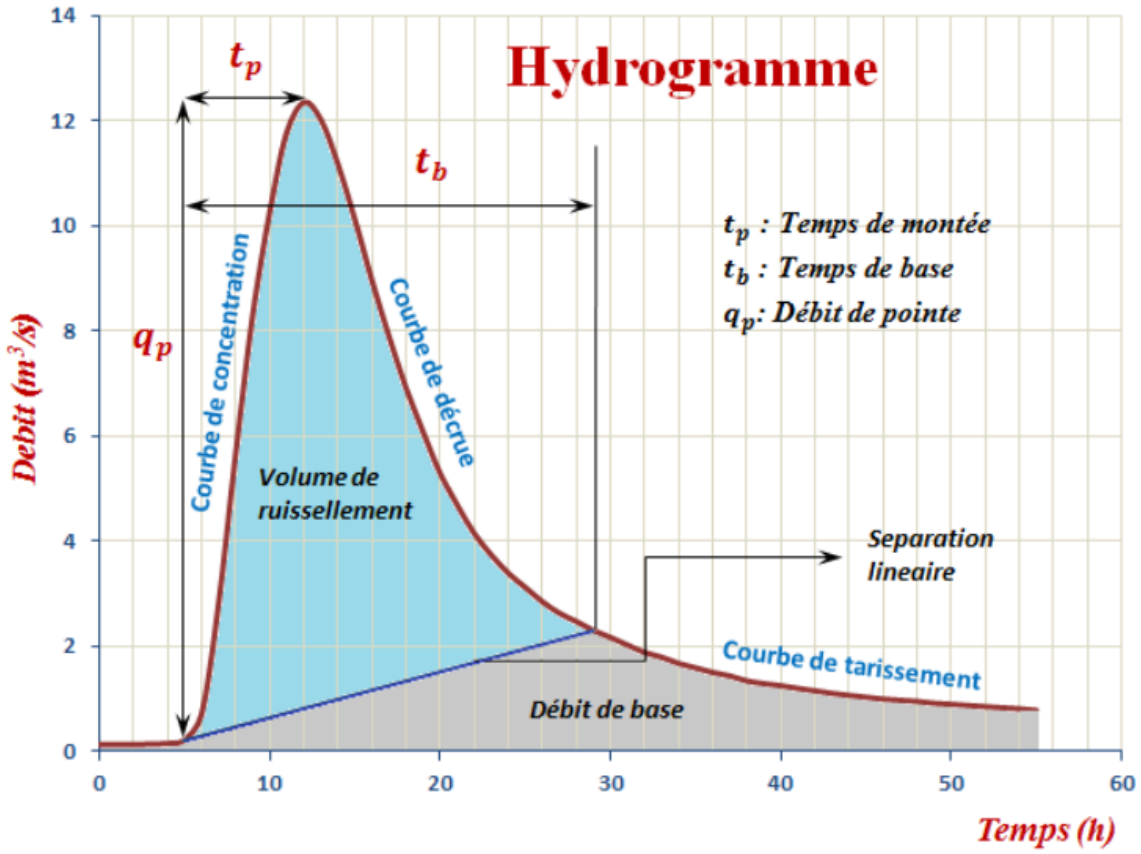


Figure 1.4 – Paramètres permettant de définir l'hydrogramme unitaire, c'est-à-dire une représentation simplifiée du débit instantané d'un cours d'eau en fonction du temps à l'exutoire d'un bassin versant. Figure tirée de Raul Rocha (2014).

la sensibilité aux forces destructrices (Kron, 2005). Le risque se calcule donc simplement en multipliant ces différents facteurs (Kron, 2013).

Plusieurs projets de recherche se sont récemment développés autour de la question de l'aléa et de la gestion du risque lié aux événements extrêmes pour les zones côtières. Ces récents projets sont aussi en lien avec les derniers rapports de GIEC (2018, 2019) et avec les réunions nationales et internationales menant par exemple aux accords de Paris (UNFCCC, 2016) ou au quatrième accord national sur le climat du « U.S. Global Change Research Program »(2018), qui vise à mettre des efforts importants dans la compréhension de l'évolution du climat global et de son impact. A l'échelle de l'Europe, nous pouvons citer en exemple les projets PEARL (Karavokiros et al., 2016), RISC-KIT (Van Dongeren et al., 2014), MICORE (Ciavola et al., 2011) ou THESEUS (Zanuttigh, 2011).

L'aléa correspond à la partie quantifiable des paramètres de l'événement extrême. C'est la menace représentée par l'événement naturel qui ne peut être influencée. Par exemple, ce peut être l'intensité d'un tremblement de terre, la vitesse maximale du vent pendant une tempête, la hauteur des vagues (Kron, 2012), ou encore le débit maximum d'une crue (Salman et al. 2018).

Les enjeux peuvent être de plusieurs ordres et sont plus ou moins quantifiables. Nous pouvons distinguer trois grandes catégories :

- les enjeux économiques purs, souvent liés aux infrastructures (ports, routes, voies ferrées, bâtiments, etc.), étant souvent quantifiables,
- les enjeux patrimoniaux, naturels (difficilement quantifiables), culturels ou humains (quantifiables),
- les enjeux mixtes, c'est-à-dire des enjeux économiques liés à l'image patrimoniale (comme le tourisme par exemple), qui peuvent eux-aussi être quantifiés (Leredde, 2011).

Au sein des enjeux naturels, nous pouvons retrouver, par exemple, la bonne santé de la biodiversité marine et le bon fonctionnement des écosystèmes, les services écosystémiques. En guise d'exemple, on pourra s'intéresser au fonctionnement de l'écosystème pélagique de la lagune de Thau, en lien avec la ressource exploitée et les activités conchylicoles, enjeu majeur pour cette lagune.

Enfin, la vulnérabilité est aussi un critère permettant d'évaluer le risque. Elle peut, quant à elle, être diminuée en fonction des politiques mises en place ou des infrastructures luttant contre les événements. C'est le cas par exemple des Pays-Bas dont le risque de submersion marine

était très élevé jusqu'à la mise en place de grandes infrastructures diminuant considérablement leur vulnérabilité (Ministerie van Verkeer en Waterstaat, 2005).

Caractérisation des tempêtes marines dans le golfe du Lion

Selon l'échelle de Beaufort, une tempête résulte généralement d'une violente perturbation atmosphérique traduite par des vents moyens intenses et souvent accompagnés de fortes précipitations. Ce régime commence pour des forces 7 à 8. Une tempête est aussi définie par la hauteur des vagues (échelle de Douglas) générées qui, si elles dépassent un seuil déterminé en fonction des caractéristiques locales sur un temps long (Mendoza, 2008), peuvent avoir un impact important. Lors d'événements extrêmes, les valeurs atteintes annuellement peuvent être largement dépassés et ceci peut entraîner des dégâts considérables sur le littoral. Historiquement, le franchissement du cordon littoral séparant la mer de la lagune de Thau a déjà eu lieu durant les tempêtes de novembre 1982 et décembre 1997, pendant lesquels la hauteur des vagues a atteint plus de 7m au large de Sète (occurrence cinquantennale, rapport du BRGM, 2011).

Ces tempêtes résultent généralement de la confrontation de deux perturbations atmosphériques, par exemple une dépression et un anticyclone, aux caractéristiques bien distinctes engendrant des vents violents et des précipitations intenses. Le Golfe du Lion est soumis à un climat méditerranéen, situé dans une région de cyclogénèse active expliquant ces phénomènes violents observés sur la côte Languedocienne (Tabeaud, 1995). Dans la zone, on observe généralement une période de mai à septembre assez calme, tandis que l'on peut observer des phénomènes plus violents dans l'autre moitié de l'année.

On peut distinguer trois types principaux de tempêtes dans la zone :

- tempête de Sud-Sud-Est : vents de Sud-Est, houle de Sud-Est, caractérisée par des dépressions centrées sur le Golfe de Gascogne couplées à un anticyclone en Europe Centrale,
- tempête d'Est : vents d'Est à Sud-Est, houle d'Est, dépression sur les baléares couplée à un anticyclone sur l'Irlande,
- tempête cévenoles : vents de Sud à Sud-Est, houle Sud à Sud-Est, dépression centrée sur l'Atlantique avec flux de Sud accompagnée de fortes pluies.

1.1.2.3.1 Tempête de Sud-Sud-Est

Ce type de tempête associe le plus généralement de hautes pressions sur la Scandinavie et les Balkans dirigeant vers l'Italie un air froid continental et la venue en Méditerranée occidentale d'une perturbation ayant traversé la péninsule ibérique (Tabeaud, 1995). Cela a été le cas de tempêtes très violentes créées par une forte dépression centrée entre le Golfe de Gascogne et les îles britanniques associée à un anticyclone en Europe centrale. Cette situation météorologique génère une circulation atmosphérique rapide de secteur Sud dans le Golfe du Lion entrainant des vents et une houle de secteur Sud-Est (Ullmann, 2008).

1.1.2.3.2 Tempête d'Est

Les tempêtes d'Est associent le plus généralement un système dépressionnaire centré sur les Baléares à un anticyclone centré sur le Nord de l'Europe. Ce type de conditions météorologiques génère des conditions de vents et de houle d'Est qui affectent particulièrement la partie sud du Golfe du Lion dont le littoral est globalement orienté Nord-Sud (littoral de l'Aude et des Pyrénées orientales).

1.1.2.3.3 Episodes cévenols

Les épisodes cévenols sont des phénomènes météorologiques naturels, à cinétique rapide, caractéristiques du secteur méditerranéen qui s'identifient par des pluies intenses et durables. Ces pluies surviennent généralement au début de l'automne lorsque l'eau de la mer méditerranée est encore chaude et se produisent par vents de Sud à Sud-Est sur les reliefs des Cévennes (d'où le terme « cévenol »). Par extension sur les autres zones méditerranéennes où le relief permet la création de ce type d'événements, le terme d'épisode « méditerranéen »est souvent employé.

Ces phénomènes sont liés à la présence d'une dépression sur l'Atlantique ou le proche Atlantique qui va générer des flux de Sud permettant à l'air chaud et humide qui s'évapore de la mer méditerranée de remonter vers le nord. Cette masse d'air, bloquée à basse altitude par une autre masse d'air sèche la surplombant, va remonter vers le Nord jusqu'à être bloquée par les premiers reliefs montagneux que sont les Cévennes. Ces derniers redirigent alors la masse d'air en hauteur, formant ainsi des nuages fortement chargés en eaux et en énergie qui vont entraîner des pluies orogéniques sur un espace très réduit (figure 1.5). C'est le cas par exemple

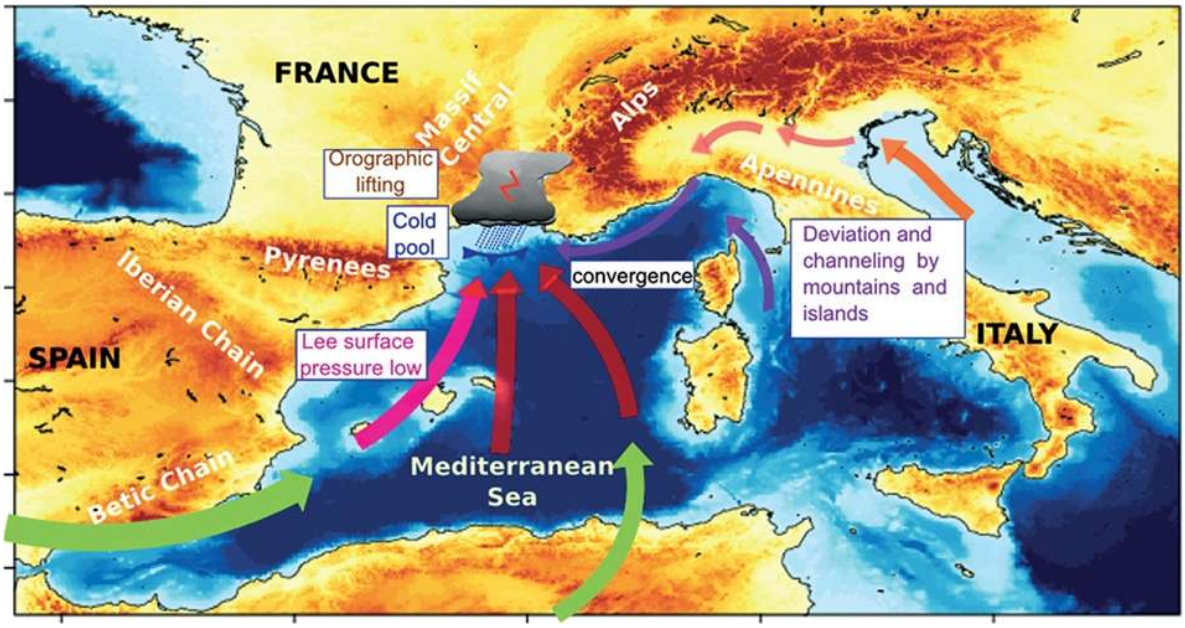


Figure 1.5 – Schéma général expliquant les épisodes de pluies intenses sur le sud-est de la France. Il y a alors convergence de masses d'air humides venues du sud (en rouge). Il existe trois autres flux possibles. Des basses pressions en surface sous le vent de la péninsule ibérique (« Lee surface pressure low ») peuvent engendrer des flux vers l'est en altitude (en rose). À l'est, des masses d'air peuvent se trouver déviées et canalisées entre les reliefs de la Corse et de l'Italie (en violet). Le même phénomène se produit également avec de l'air venu de l'Adriatique (en orange) et s'insinuant entre les Apennins et les Alpes (« Deviation and channeling by mountains and islands »). Ces convergences peuvent être soulevées par une masse d'air froid sur les côtes françaises (« Cool pool ») puis, plus loin, par le relief (« Orogenic lifting »), ce qui justifie alors le terme d'épisode cévenol. D'après Ducrocq et al. (2016).

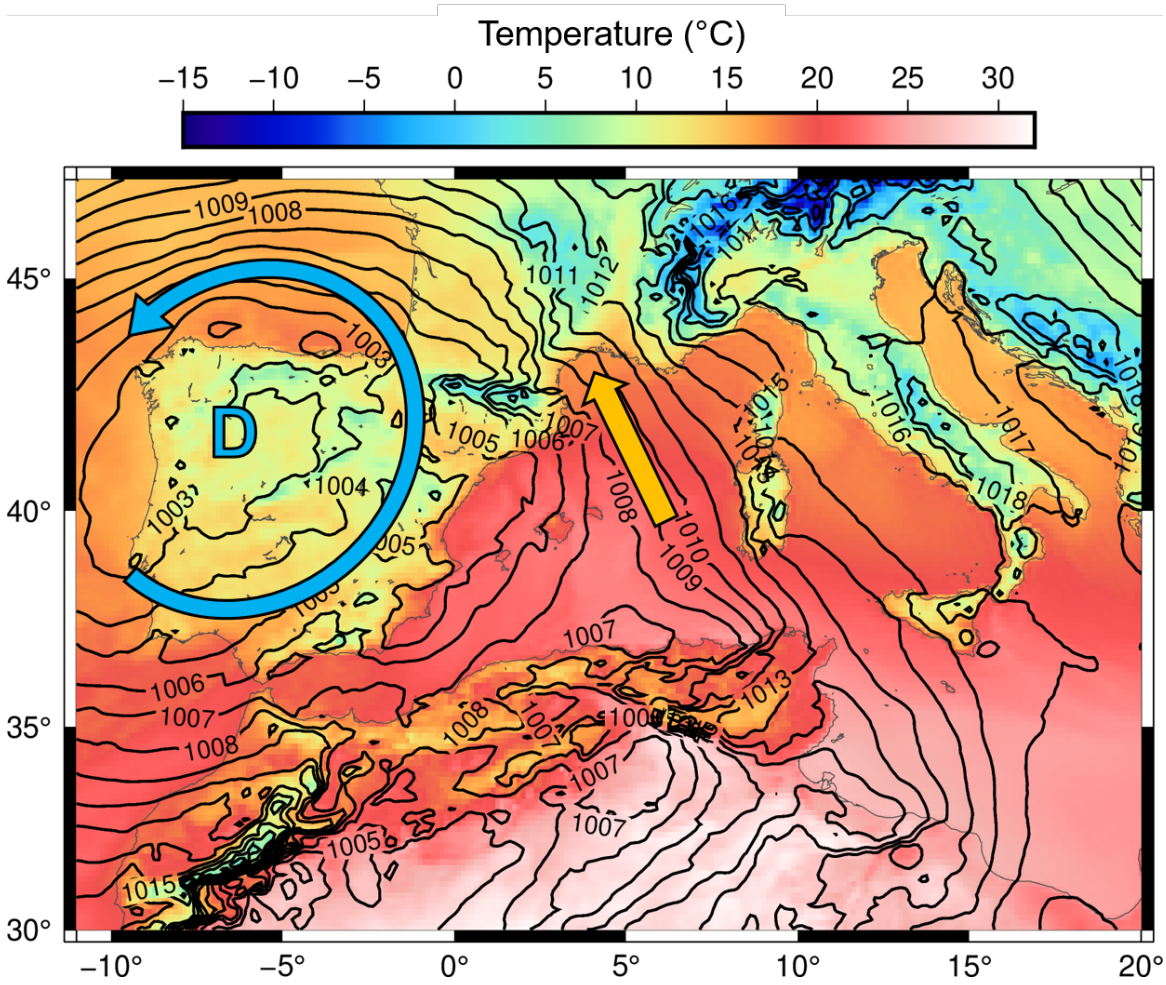


Figure 1.6 – Carte de la température au-dessus du sol (couleurs) et isobares de la pression atmosphérique au niveau du sol le 12 octobre 2016 à 20h (données du modèle ECMWF, Météo-France). La dépression (bleue) formée sur l'Atlantique au nord-ouest de l'Espagne, engendre des vents de sud ou sud-est au niveau du golfe du Lion. Cela provoque un flux d'air chaud provenant des zones chaudes au nord du Maghreb.

pour un événement ayant eu lieu en octobre 2016 (figure 1.6) avec un déplacement du centre dépressionnaire vers l'Espagne, caractéristique de ces événements.

Les tempêtes marines liées à ce type d'évènement sont le plus souvent de faible intensité mais les impacts générés sur le littoral peuvent être amplifiés par les fortes précipitations qui vont entraîner des phénomènes de bouchons marins. Le couplage entre des niveaux de surcote importants générés par les vents de SSE et de forts débits aux embouchures de fleuves peuvent entraîner des bouchons marins et augmenter le risque d'inondations et la montée du niveau d'eau dans les plaines littorales.

Cette thèse ne s'inscrit pas dans la prédiction de l'évolution future des phénomènes extrêmes mais elle s'intéresse néanmoins aux conséquences sur les écosystèmes côtiers méditerranéen

d'une potentielle évolution de ceux-ci. Nous nous sommes donc intéressés à l'impact des événements de tempêtes et de crues typiques de la région du nord-ouest de la Méditerranée décrits dans cette section.

1.2 Les écosystèmes côtiers méditerranéens

Les écosystèmes marins côtiers sont des « hotspots »d̃e biodiversité et de production biologique favorisant de nombreuses activités économiques telles que la pêche et l'aquaculture. Comprendre et suivre leurs évolutions constitue un enjeu scientifique majeur. Ces écosystèmes, à l'interface entre le continent et la zone hauturière océanique, sont soumis à l'influence de forçages multiples provenant des systèmes à leur interface notamment le bassin versant et la mer ouverte. En particulier, ils sont soumis aux aléas des événements hydro-météorologiques extrêmes tels que les crues et les tempêtes qui peuvent fortement modifier ces écosystèmes relativement peu profonds et parfois confinés. Cette position d'interface entre continent et mer ouverte engendre des variabilités importantes des variables physico-chimiques (température, nutriments, matière en suspension, etc.) et biologiques (arrivage d'espèces d'eau douce ou de la zone hauturière, forte plasticité, etc.) influençant le fonctionnement de ces écosystèmes marins. Par le terme « écosystème marin », nous entendons l'ensemble des composantes biologiques, chimiques et physiques des milieux pélagiques et benthiques.

subsectionDes zones côtières vulnérables Les écosystèmes côtiers sont d'une extrême réactivité face aux changements hydro-météorologiques abrupts. Les évènements extrêmes de crues et tempêtes peuvent ainsi complètement modifier ces milieux, cependant leurs effets restent toutefois bien mal connus. Pour la Méditerranée, le Mermex group (2011) fait une revue de ces effets et constate qu'ils peuvent être contradictoires. Par l'apport de nutriments à la zone côtière, les crues des petits fleuves côtiers peuvent augmenter la production primaire (Guizien et al., 2007) allant jusqu'à représenter 20% de la production annuelle de phytoplancton proche de Banyuls, à l'ouest du Golfe du Lion. Les panaches de fleuves dans certaines conditions de courants et de stratification peuvent en effet provoquer des productions phytoplanctoniques très intenses à l'exemple des eaux du Rhône dans la rade de Marseille en juillet 2013 (Garcia et al., 2016). Toutefois, sur un épisode de crue d'un autre fleuve côtier méditerranéen, se jetant dans la lagune de Thau, Fouilland et al. (2012) montrent que malgré l'apport important d'azote, la production phytoplanctonique n'est pas très forte du fait du choc osmotique subi par le

phytoplancton et de la forte turbidité engendrée par la crue suggérant une limitation par la lumière. L'apport de matériel particulaire par les crues peut aussi avoir des effets contradictoires dans la colonne d'eau en augmentant la turbidité, mais aussi par dépôts sur les sédiments. Par exemple, Cathalot et al. (2010) montrent que de nouveaux dépôts sédimentaires apportés par les crues peuvent réduire fortement la minéralisation de la matière organique dans les anciens sédiments ainsi enfouis. Tout dépend alors de la nature labile ou réfractaire de la nouvelle matière organique particulaire ainsi apportée. Tesi et al. (2008) montrent à l'inverse qu'en cas de fortes crues du Pô, cette matière proviendrait du lessivage de sols et serait plus facilement minéralisée. Les écosystèmes benthiques sont également sensibles aux dépôts particulaires. Par exemple, en Méditerranée, alors que les herbiers de Posidonies jouent un rôle de piège à sédiment et que des dépôts de quelques centimètres par an sont bénéfiques au développement des rhizomes, un enfouissement trop important provoque la mortalité de ces herbiers (Boudouresque et Jeudy de Grissac, 1983 ; Leredde et al., 2013).

Le matériel particulaire est également remobilisé pendant les tempêtes par l'effet des vagues et des courants. Les sédiments du plateau interne du Golfe du Lion (bathymétrie inférieure à 50 m) sont ainsi remobilisés, voire transportés, à chaque tempête (Ulses et al., 2008). Là encore, des effets contradictoires peuvent se produire (voir figure 1.7). La production planctonique peut être stimulée par des nutriments contenus dans les sédiments. La matière organique mise en suspension peut aussi être reminéralisée dans la colonne d'eau et faciliter la production primaire. A l'inverse, la forte turbidité induite par la matière en suspension est susceptible de limiter la photosynthèse comme évoqué précédemment.

La réponse du milieu marin peut donc être contrastée d'un épisode à l'autre mais également d'une zone géographique à l'autre. Ainsi, le même épisode hydro-météorologique peut se traduire de différentes manières suivant la localisation dans une même zone côtière, suivant l'exposition aux vents, aux vagues, aux pluies, aux apports de crues, aux courants, etc. Une même tempête peut par exemple être sèche (sans crue) ou bien humide (avec crue) sur deux portions de littoral d'une même zone côtière, et potentiellement entraîner des réponses différentes des écosystèmes correspondants.

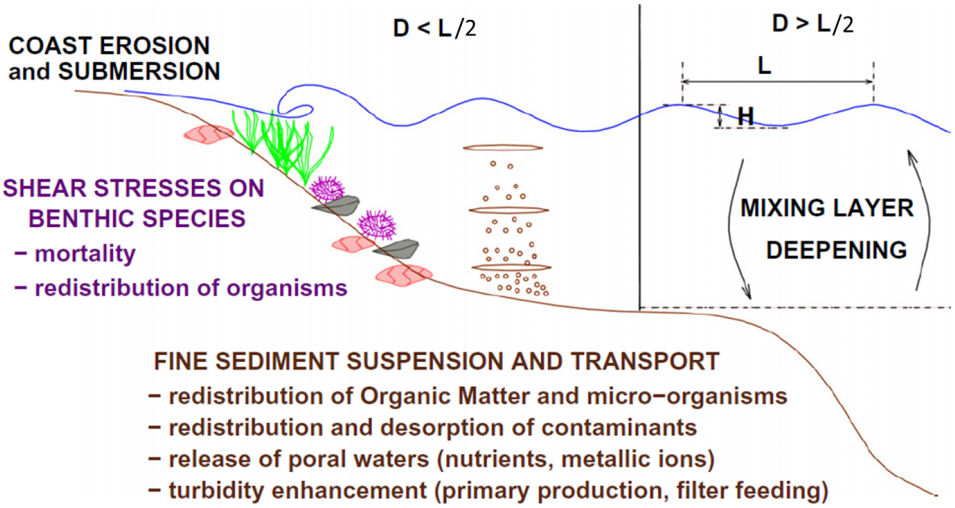


Figure 1.7 – Bilan des processus induits par les vagues en zone côtière et en particulier sur le compartiment benthique et sédimentaire. D correspond à la profondeur bathymétrique et L à la longueur d'onde des vagues. Depuis Mermex group (2011).

1.2.1 Les lagunes méditerranéennes

Parmi les zones côtières les plus exploitées et les plus biologiquement riches en Méditerranée, nous nous sommes intéressés à l'étude des systèmes lagunaires. Les lagunes sont des zones de transitions entre la terre et la mer, dont la caractérisation peut parfois être apparentée aux embouchures de fleuves côtiers (estuaires ou deltas) (de Wit et al., 2011). Elles sont des plans d'eau littoraux, séparées de la mer par un cordon littoral. Les lagunes côtières représentent une grande part de la biodiversité marine. Ne représentant qu'environ 1% de la surface couverte par l'océan, elles sont néanmoins caractérisées par une forte production primaire, entre 200 et 400 gC m^{-2} an^{-1} selon Nixon (1982). De plus, ces lagunes sont aussi des zones densément peuplées et donc sujettes à une pression anthropogénique particulièrement forte. Ces zones de transition entre la côte et le milieu marin sont généralement vulnérables à une eutrophisation importante (deJonge et Elliott, 2001 ; Newton et al., 2014). Ce phénomène a été constaté mondialement et est décrit depuis plusieurs années (Nixon, 1995 ; Cloern, 2001).

Les lagunes sont classées selon une certaine typologie, basée généralement sur leur morphologie (taille, bathymétrie, ouvertures sur la mer, position par rapport à la côte), leur origine géologique et leur équilibre hydrologique entre mer et bassin versant (représenté en particulier par leur salinité) (Kjerfve, 1986). Outre ces typologies classiques, la communauté scientifique s'intéresse aussi à la taille du bassin versant des lagunes étudiées, au taux de renouvellement des eaux, à l'influence de la marée dans son fonctionnement, aux paramètres physico-chimiques

Table 1.1 – Quantités recensées par pays et surface des lagunes côtières méditerranéennes. D'après Cataudella et al. (2015).

Table I: Number and surface of coastal lagoons in the Mediterranean
(*Country reports,**Hecker and Tomàs Vives, 1995; Kerambrum, 1986; www.ramsar.org; http://medwet.org)

Country	Number of lagoons	Surface (ha)	
		total	Min–max
Albania*	12	25 398	250–9 352
Algeria*	1	825	
Bosnia and Herzegovina **	0	0	
Croatia **	0	0	
Cyprus **	1	1 107	
Egypt*	5	199 000	6 000–78 000
France (Med. coast)*	20	52 164	86–15 000
Greece*	76	34 511	2–68 000
Israel **	0	0	
Italy*	198	167 575	2–57 000
Lebanon **	0	0	
Lybia**	4	3 390	50–3 100
Malta **	1	11	
Monaco **	0	0	
Montenegro*	2	1 642	150–1 492
Morocco (Med. coast)*	1	11 500	
Slovenia **	1	650	
Spain (Med. coast)*	14	58 695	3.7–21 000
Syrian Arab Republic **	0	0	
Tunisia*	6	50 000	150–23 000
Turkey*	58	34 250	4–6 400
Total	400	640 718	

du milieu, ainsi qu'aux différentes espèces écologiques présentes. Ces dernières dépendent d'ailleurs fortement des paramètres cités précédemment. Néanmoins, du fait d'une très grande hétérogénéité de ces milieux côtiers particuliers, la typologie actuelle reste assez large. De nombreuses études visant à établir des typologies de lagunes côtières, en fonction par exemple de la faune et flore présentes, ont été motivées par la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) lancée en 2000. Selon cette directive et selon ses interprétations (de Wit et al., 2011), les lagunes méditerranéennes (tableau 1.1) font partie de cette catégorie des lagunes côtières, contrairement aux lagunes de la côte Atlantique qui sont considérées comme des étendues d'eau côtières (« coastal waters ») en raison de l'influence de la marée.

La morphologie des lagunes méditerranéenne est généralement liée aux conséquences de la dernière transgression marine, ayant eu lieu à la fin de la dernière ère glaciaire (il y a environ 10 000 ans), qui a vu la remontée du niveau de la mer d'une centaine de mètres.

On distinguera alors les littoraux primaires, désignant des zones peu transformées depuis le début de notre ère inter-glacière, des littoraux secondaires, souvent formés par des processus

morpho-dynamiques comme l'érosion et l'accrétion de matériel sédimentaire et présentant des cordons littoraux (nommés « lidos »en Méditerranée).

Sur les côtes françaises méditerranéennes, nous trouvons majoritairement des lagunes du deuxième type. Guelorget et Perthuisot (1983) divise cette catégorie en deux entités : les lagunes au sens strict (peu profondes) (l'étang de Leucate ou les étangs palavasiens par exemple) et les « bahiras »(ou petite mer en langue arabe) dont la profondeur peut être relativement importante (cas de l'étang de Berre et dans une moindre mesure de la lagune de Thau par exemple). Les lagunes sont généralement nées de l'accumulation de matériels sableux et rocheux, amenés par les rivières, remaniés par les vagues et les courants marins et propagés le long de la côte jusqu'à la formation de lidos entre deux points fixes rocheux (Sète et Agde pour la lagune de Thau par exemple). Leur forme varie en fonction de leurs antécédents morphologiques et l'avancée de l'érosion et de la sédimentation (Bird, 1994). D'ailleurs, les connexions de ces lagunes avec la mer, ou « graus »en région Occitanie, peuvent généralement s'ouvrir et se fermer en fonction des tempêtes marines et des crues des fleuves. Ceci peut affecter le fonctionnement des lagunes. Néanmoins, certains aménagements effectués par l'homme limitent ce phénomène et stabilisent ces chenaux.

On peut alors définir trois grands types de lagunes (Kjerfve, 1986) :

- celles en entonnoir, de formation estuarienne, allongées plus ou moins perpendiculairement à la côte,
- celles à échange restreint avec la mer,
- celles largement ouvertes sur la mer.

Selon l'équilibre entre les apports d'eaux douces par le bassin versant et les connexions de la lagune avec la mer, la salinité moyenne des eaux de la lagune considérée sera modifiée. Ainsi, l'indication de cette salinité moyenne est aussi largement utilisée dans la littérature afin de catégoriser les lagunes. Ce paramètre influence aussi grandement les écosystèmes présents.

Pour les côtes méditerranéennes, la faible influence de la marée n'implique pas nécessairement une classification suivant ce critère (de Wit et al., 2011). En revanche, en Italie par exemple, c'est néanmoins un critère non-négligeable car le fonctionnement et la diversité des lagunes en dépendent grandement (Basset et al., 2006). Pour certaines lagunes, la marée pilote en grande partie les échanges avec la mer (par exemple Sylaios et al., 2006). Nous verrons dans ce manuscrit que c'est aussi le cas de la lagune de Thau.

Le tableau 1.2 présente les caractéristiques morphologiques des principales lagunes méditerranéennes françaises. Nous pouvons en trouver en Corse et tout au long de la côte française.

Nous pouvons remarquer qu'une grande partie d'entre elles se trouve autour du golfe du Lion et dans la région Occitanie. En Corse, les lagunes couvrent une grande partie de la côte est de l'île. Mise à part l'étang de Berre et la lagune de Thau, les profondeurs affichées sont faibles (inférieure à 6m). La principale caractéristique physique dépendant de ces différences morphologiques est le caractère salin de la lagune considéré. En effet, les salinités mesurées à l'intérieur des lagunes varient principalement en fonction des ouvertures avec la mer et de l'influence de la marée. Même en zone microtidale, la marée, semi-diurne dans cette zone, reste le processus principal pilotant les échanges entre la lagune et la mer ouverte. Ces derniers peuvent par ailleurs être intensifiés lors d'épisodes de tempête avec l'élévation du niveau de la mer et son inclinaison entre la côte et le large.

1.2.2 La lagune de Thau

La lagune de Thau est une lagune côtière méditerranéenne située au nord du golfe du Lion (figure 1.8). Sa superficie de 75 km^2 en fait la deuxième lagune française après l'étang de Berre. Elle présente des caractéristiques communes à de nombreuses lagunes présentes sur le pourtour méditerranéen. C'est une zone très étudiée et cela depuis plusieurs décennies. Ceci est en partie expliqué par le regroupement de forts enjeux économiques, sociaux et écologiques mais aussi par ses caractéristiques correspondant à un milieu lagunaire typique.

La lagune de Thau s'étend sur environ 20 km de long et 8 km de large. La profondeur moyenne est d'environ 4 m mais peut atteindre 11 m à certains endroits. Au niveau de la source de la Vise, située en profondeur proche de Balaruc-les-Bains, la profondeur peut même atteindre 30 m. Cette source provient des réseaux karstiques qui représentent un apport d'eaux douces important pour Thau. Cette lagune, interface entre terre et mer, récupère les eaux douces apportées par plusieurs fleuves côtiers de son bassin versant. Ce dernier a une superficie évaluée à 420 km^2. Les embouchures de ces différents cours d'eau sont situées sur la côte nord de la lagune et la rivière « La Vène », dont l'embouchure est située dans la crique de l'angle (extrême nord-est de la lagune), est considérée comme le contributeur majeur en eau douce, même si son fonctionnement est intermittent (C. Salles, *communication personnelle*). Elle est

Table 1.2 – Caractéristiques des principales lagunes méditerranéennes françaises en communication avec la mer de façon temporaire ou permanente. Tableau extrait de Deslous-Paoli (1996).

Lagunes	surface (ha)	prof. (m)	communication avec la mer	apports d'eau douce
Palo	110	moy : 0,7	1 grau temporaire souvent colmaté	3 petits ruisseaux et un marécage
Urbino	790	moy : 5	1 grau temporaire	3 ruisseaux et des marais
Diana	550	max : 6	1 grau régulièrement entretenu	le fil d'Arena (en face du grau) et deux ruisseaux
Biguglia	1450	moy : 1,5	1 grau temporaire au nord	3 ruisseaux dont un permanent. Communication par un canal au sud avec l'embouchure du Golo
Villepey	200	moy : 1	1 grau temporaire au sud	deux tributaires
Salins d'Hyères et étang des Pesquiers	868	max : 0.6	1 grau temporaire	1 canal de ceinture
Bolmon	620	moy : 1.5	3 passes vers l'étang de Berre	1 tributaire
Berre	15500	moy : 6	un grand chenal de navigation	apport massif d'une partie des eaux de la Durance 3 cours d'eau (Arc, Touloubre, Cadière)
Grande Palun	500	moy : 0.6 m	1 canal (embouchure Grand Rhône)	
Etangs centraux de Camargue	6680	max : 2	indirecte par les étangs inférieurs et temporaire (martelières)	un canal gravitaire de Fumemorte,
Etangs inférieurs de Camargue	4520	max : 0.5 m	1 grau contrôlé par martelières 1 grau temporaire (submersion)	pas d'apport sauf pluie directe
Secteur des Saintes Maries	quelques milliers	max : 0.5 m	par submersion des cordons littoraux	introductions par pomages
Secteur d'Aigues-Mortes	3025	moy : 0,2 à 2	variables par les canaux d'Aigues-Mortes	pas d'apport sauf précipitations sur la surface des lagunes
Ponant	200	moy : 2,7	1 grau permanent (passe des Abîmes)	liaison avec le Vidourle par la passe de Montago
Maugio	3170	moy : 1	par le grau de Carnon et 3 passes sur canal Rhône à Sète	BV de 120 km^2, 5 cours d'eau principaux, liaison avec le Vidourle et le canal du Rhône à Sète
Méjean-Pérols	747	moy : 0,7	par le grau de Carnon	plusieurs ruisseaux, liaison avec le canal de rhône à Sète
Grec	270	moy : 0,25	par canalette et embouchure du Lez	pas d'apport sauf pluies directes
Arnel	580	moy : 0,35	par canal et embouchure du Lez	déversoir de crues (Mosson)
Prévost	294	moy : 0,75	1 grau permanent creusé en 1964	pas d'apport sauf pluies directes
Pierre-Blanche	371	moy : 0,4	indirecte : canal du Rhône à Sète et temporaire : submersion du lido	pas d'apport sauf précipitations sur la surface de la lagunes
Vic	1255	moy : 1,1	indirecte : canal du Rhône à Sète	bassin versant très réduit ; pluies directes
Ingril	685	moy : 0,6	au travers du port de Frontignan	ruissellement en provenance de la Gardiole
Thau	7500	moy : 3,5 max : 11	au travers du port de Sète le grau de Pisse Saumes le canal des Quilles	BV de 350 km2, de nombreux ruisseaux temporaires, La Veyne
Bagnas	651	moy : 1,2	pas de communication directe	1 cours d'eau
Vendres	1900	moy :	communication par martelières sur l'embouchure de l'Aude	eaux de ruissellementet crues de l'Aude
Pissevache	880	moy : 0,5	temporaire : par submersion	par les ruisseaux à régime torrentiel du massif de la Clape
Grazel	230	moy : 3	par un large grau aménagé	pas d'apport sauf pluies directes
Gruissan	136	moy : 0,4	par le canal de Grazel	par un canal de drainage
Campignol	115	moy : 0,5	communication indirecte par la lagune de l'Ayrolle	canaux de drainage (canal de la réunion)
Ayrolles	1500	moy : 0,5	1 grau naturel et permanent	apports en provenance de Campignol
Bages-Sigean	3800	moy : 2,1	par le canal de Port la Nouvelle	BV de 455 km2 et 1 canal (canal de la Robine)
St Paul	100	max : 0,8	pas de communication directe	ruisseaux temporaires
Lapalme	1000	moy : 1	par le grau temporaire de la Franqui	ruisseaux temporaires
Salses-Leucate	5400	moy : 1,75	grau des conchyliculteurs (aménagé) grau de Port Leucate (creusé en 1969) grau St Ange (recreusé en 1965)	2 ruisseaux de surface et de nombreuses résurgences dont 3 principales
Canet-Saint-Nazaire	1360	moy : 0,2	grau contrôlé par vannes	BV de 250 km2, 3 cours d'eau principaux (le Cagarell, la Fosseille; le Réart)

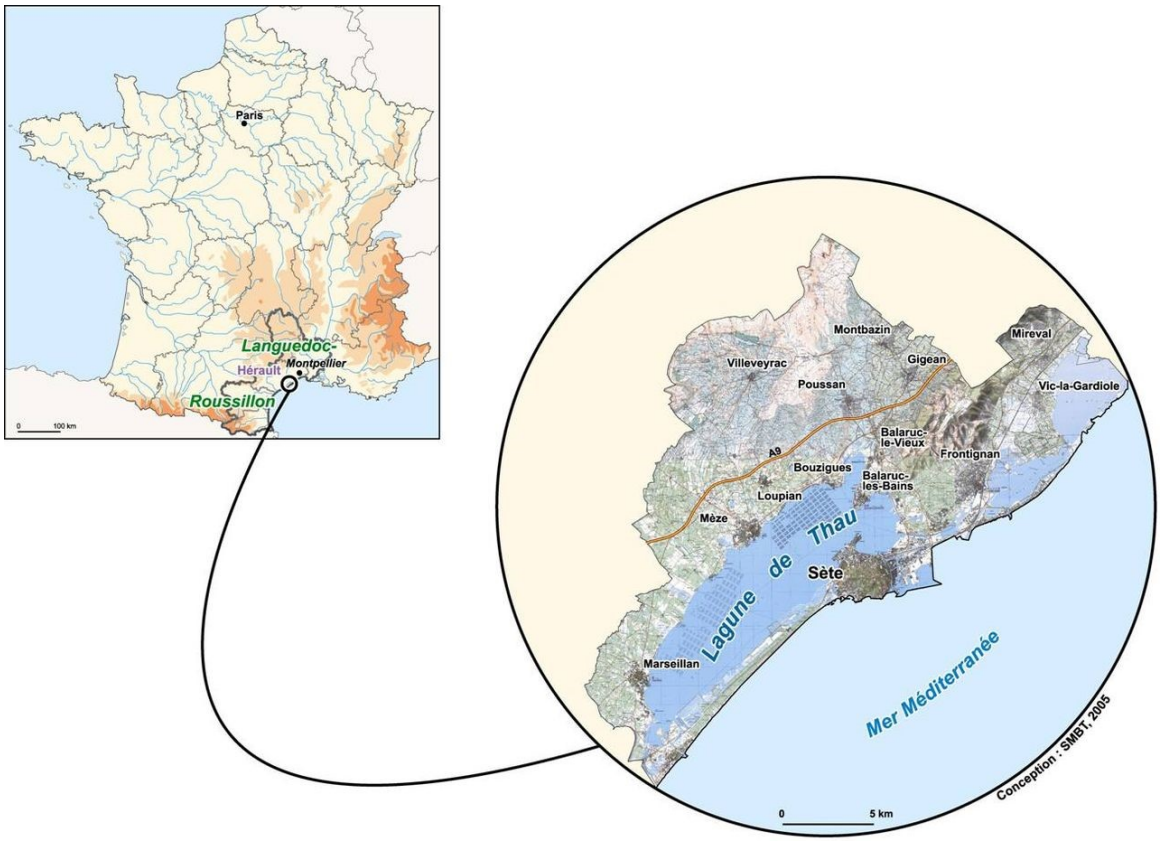


Figure 1.8 – Situation de la lagune de Thau, d'après une carte du Syndicat Mixte du Bassin de Thau (SMBT, 2005). La lagune de Thau est la plus grande lagune de la région Occitanie. Une grande partie de la lagune est exploitée pour la production d'huîtres. On peut d'ailleurs distinguer sur cette carte la disposition des parcs dans l'étang depuis Bouzigues jusqu'à Marseillan.

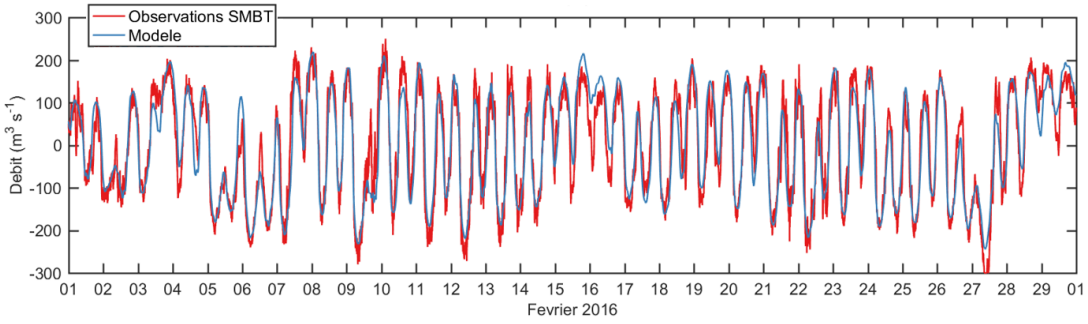


Figure 1.9 – Représentation des débits au niveau du canal de Sète sur le mois de février 2016 pour les observations fournies par le SMBT (rouge), et pour les résultats du modèle SYMPHONIE-ECO3M-S utilisé dans cette thèse (bleu).

séparée de la mer par un cordon littoral sableux d'environ 12 km édifié entre Sète et Marseillan. Les échanges avec la mer se font via deux ouvertures principales :

- une petite ouverture à l'ouest, située dans la commune de Marseillan et nommée localement « grau de Pisse-Saume »,
- et une ouverture plus importante à l'est, maintenue artificiellement par les canaux de la ville et du port de Sète.

La lagune de Thau est une lagune aux caractéristiques marines avec des salinités égales, voire systématiquement supérieures en été, à celles de la mer ouverte. Cette salinité varie au cours de l'année, dépendant de l'influence des apports d'eau douce du bassin-versant et des eaux du plateau continental du golfe du Lion, subissant parfois de fortes dessalures en surface par la dilution du panache du Rhône. Les variations de températures de l'eau durant l'année sont très importantes, pouvant osciller entre 4 et 30°C (Pernet et al., 2012). Issues de différentes plateformes d'observations (Ifremer, OSU OREME, Sète agglopôle, …), les différentes données concernant la lagune de Thau sont rassemblées, synthétisées et réévaluées régulièrement par le Syndicat Mixte du Bassin de Thau (SMBT).

Les échanges avec la mer ouverte sont en grande partie liés à la marée astronomique semi-diurne. Le marnage y est généralement faible (entre 5 et 20 cm) mais suffisant pour provoquer d'importants échanges (figure 1.9 par exemple pour février 2016). Fiandrino et al. (2012) se sont intéressés aux volumes d'eau échangés avec la mer pour les lagunes de Thau, Bages-Sigean et le complexe des étangs Palavasiens et ont présenté une méthode d'estimation de ces volumes, ainsi qu'une estimation des temps de renouvellement des eaux. Pour la lagune de Thau, le taux de renouvellement de l'eau est estimé à 2% (50 jours), principalement par le canal de Sète (Fiandrino et al., 2012).

Comme de nombreuses zones côtières, les lagunes sont généralement touchées par une eutrophisation anthropique bien décrite, par exemple, par la littérature de Jonge et Elliott (2001), Kemp et al.(2005) ou Cloern et al.(2014). Ceci vient d'une part de leurs caractéristiques de zone tampon sur le continuum entre terre et mer (Newton et al., 2014) mais aussi d'une urbanisation intense autour de ces zones fournissant plusieurs services écosystémiques (Zaldívar et al., 2008 ; Souchu et al., 2010). Pour la lagune de Thau, l'eutrophisation a été importante à partir des années 1960, liée aux apports anthropiques et à une urbanisation accrue (Souchu et al. 1998 ; Loubersac et al. 2007 ; Mongruel et al. 2013 ; Derolez et al., 2020). Cette situation a amené dans les années 1970 à 1980 une prépondérance des blooms de phytoplanctons à croissance rapide comme les diatomés (Collos et al., 2003), identifiées alors comme le groupe phytoplanctonique dominant. Des mesures de gestion des eaux et des directives européennes comme la DCE ont néanmoins permis de renverser cette tendance à l'eutrophisation et créer plutôt une tendance à l'oligotrophisation du milieu (Collos et al., 2003 ; Collos et al., 2009 ; Derolez et al., 2019 ; Le Fur et al., 2019 ; Derolez et al., 2020). Ce phénomène est peu décrit par la littérature mais peut avoir néanmoins un impact sur l'écosystème et en particulier sur le phytoplancton, réagissant rapidement à une réduction des apports en nutriments. Ceci peut provoquer des changements dans la taille des espèces, dans leur structure, leur diversité et leur développement (Ruggiu et al. 1998 ; Anneville et Pelletier 2000). Les travaux de Derolez et al. (2020) présentent cette évolution en détail en s'intéressant en particulier aux espèces de phytoplanctons. Ils proposent enfin une évolution possible des communautés phytoplanctoniques en lien avec la réduction des apports en nutriments, et l'évolution des conditions climatiques. Casselas et al. (1990) montrent une structuration des communautés phytoplanctoniques qui serait plus dépendantes des concentrations en nitrates que celles des phosphates. Basées sur un nombre d'observations relativement faible, l'influence relative des nutriments voire, à certaines périodes, leur limitation de la production primaire reste à démontrer. De plus, Souchu et al. (2010) ont mis en évidence une potentielle limitation du système lagunaire par le phosphate et le nitrate. Ce facteurs limitants dépendent donc fortement de l'état vis-à-vis de l'eutrophisation.

La lagune de Thau a une vocation conchylicole très importante (photographies figure 1.10). La conchyliculture (au sens large) dans la lagune représente un poids économique (2^{e}pôle économique agricole de l'Hérault) et social (environ 2000 emplois directs et indirects) majeur. Pour cette raison, plusieurs études menées dans la lagune de Thau se sont intéressées aux fonctionnements des organismes filtreurs et à leur impact sur l'écosystème et les espèces



(a) **(b)**

Figure 1.10 – Photographies de la lagune de Thau en vue aérienne (a) et depuis le mont Saint-Clair (b) (sources : photographies publiques par « Sandervalya »et Christian Ferrer). On y distingue l'emprise des parcs à huîtres. L'activité conchylicole est majeure dans le fonctionnement économique de la lagune.

pélagiques ou benthiques (Chapelle et al., 2000 ; Dupuy et al., 2000 ; Souchu et al., 2001 ; Mazouni, 2004 ; Mostajir et al., 2015 ; Richard et al., 2019). La lagune représente une grande part de la production d'huîtres en France (environ 10%, ce qui représente environ 12 000 tonnes par année, Hamon et al., 2003) et l'impact de cette activité d'aquaculture intense n'est pas anodine sur l'écosystème de la lagune. La production d'huîtres non-native *Crassostrea Gigas* a débuté en 1972 (Hamon et al., 2003). L'impact des huîtres sur cet écosystème peut être lié aux processus de filtration, d'excrétion ou de biodépôt. L'évolution de cette activité dans un système sous l'influence de nombreux facteurs environnementaux est encore mal connue. Parmi les impacts écologiques et socio-économiques notables d'un changement de la concentration en nutriments dans la lagune de Thau, l'eutrophisation ayant eu lieu pendant plusieurs années a pu entraîner des crises anoxiques, appelées localement les « malaïgues »(autrement dit « mauvaises eaux ») entraînant à leur tour des événements de mortalité massive pour les huîtres (Souchu et al., 1998 ; Chapelle et al., 2000). Ce phénomène n'est pas propre à la lagune de Thau puisqu'il affecte fréquemment les lagunes palavasiennes (Amanieu et al., 1975 ; Caumette et Baleux, 1980) ou d'autres lagunes méditerranéennes comme celles de Venise, Sacca di Goro ou Orbetello en Italie (Cioffi et al., 1995 ; Pugnetti et al., 1992). Les crises anoxiques résultent en une chute importante de la teneur en oxygène dans l'eau durant les périodes calmes et chaudes et en une production d'hydrogène sulfuré résultant des processus bactériens anaérobies (Chapelle et al., 2001 ; Derolez et al. 2020).

La lagune de Thau, comme d'autre lagune Méditerranéenne exploitée, est régulièrement sujette à des blooms de micro-algues toxiques, telle que *Alexandrium catanella* qui peuvent

induire des contaminations toxiques au printemps et à l'été et impacter fortement les activités d'aquaculture dans la région (Masselin et al., 1998 ; Chambouvet et al., 2011 ; Laabir et al., 2013).

Tout ceci fait de la lagune de Thau un centre d'intérêt scientifique important pour des organismes comme l'Ifremer ou l'Université de Montpellier, notamment depuis la création de sa station marine à Sète en 1879 (https ://oreme.org/station-marine/). Relancée en 2009 par la création de l'OSU OREME, cette station est aujourd'hui la base de nombreuses études scientifiques notamment en expérimentation (mésocosmes MEDIMEER, par exemple ; Trombetta et al., 2019, Courboulès et al., 2021) et en observations regroupées au sein du SO RECThau (Service d'Observation et de Recherche sur l'Environnement Côtier de Thau). C'est dans cette dynamique que s'inscrit cette thèse.

1.3 La modélisation couplée hydrodynamique-biogéochimique

Dans cette thèse, nous avons choisi d'étudier la dynamique de cet écosystème côtier particulier par une approche de modélisation couplée hydrodynamique-biogéochimique. Celle-ci est bien évidemment complémentaire d'approches expérimentales ou d'activités d'observations sur le domaine côtier.

1.3.1 L'approche par modélisation numérique

L'attrait pour la construction et le développement d'une modélisation numérique des écosystèmes peut se résumer en trois grands objectifs (Reichert et al., 2018) :

- améliorer notre compréhension des écosystèmes et de leur fonctionnement,
- synthétiser et communiquer le savoir concernant ces écosystèmes,
- fournir des outils pour une gestion intégrée de ces écosystèmes.

Concernant le premier objectif, la comparaison des résultats de simulation avec les données mesurées fournit un test pour les hypothèses formulées dans le modèle. Ces modèles sont donc des outils tout à fait appropriés pour avoir un retour quantitatif sur les fonctions écosystémiques insérées dans le modèle. L'utilisation conjointe de ces modèles avec des données mesurées fournit une compréhension plus fine que lorsque les données mesurées sont utilisées seules.

Par exemple, un modèle 3D peut nous donner des informations avec une résolution spatiale et temporelle plus importante que des données mesurées.

Concernant le deuxième objectif, les modèles s'intéressant aux fonctionnements des écosystèmes représentent un outil de communication efficace pour échanger des connaissances quantitatives à propos des processus formulés dans ceux-ci.

Enfin, ces modèles, en fonction de leur complexité et de leurs applications, peuvent être réutilisés comme support aux décisions concernant la gestion des écosystèmes, en prédisant par exemple les conséquences d'une action et/ou en suggérant des alternatives. Ainsi, on pourra demander au modèle d'avoir une bonne capacité prédictive afin d'anticiper les conséquences d'une action ou d'une modification des forçages, notamment climatiques. De plus, des études de sensibilités à ces forçages pourront suggérer des alternatives de gestion. Cependant, un effort important doit être effectué sur les incertitudes liées à ces prédictions, en lien aussi avec nos connaissances concernant le fonctionnement de l'écosystème étudié.

L'approche par modélisation numérique peut être représentée comme un cycle comprenant l'élaboration d'hypothèses, un travail de paramétrisation, une validation en lien avec les hypothèses de départ, et enfin l'application de ce modèle. Reichert et al. (2018) synthétise ce cycle par un diagramme (figure 1.11) représentant le processus de formulation (et de reformulation) d'un modèle numérique. Par ailleurs, ce cycle peut aussi représenter le processus d'expérimentation ou de planification de mesures terrain. Le modèle est d'abord formulé à partir des connaissances déjà disponibles. Ensuite, les résultats de simulation peuvent être comparés aux données de mesures disponibles, ce qui représente le processus de validation (ou de test) de ce modèle. En fonction de cette comparaison, les hypothèse préalablement faîtes peuvent être revues. Des études expérimentales peuvent venir tester de façon plus fine les nouvelles théories introduites dans le modèle afin d'améliorer ce dernier. Il est donc à noter qu'il existe un lien très fort entre les tentatives de développement de modèles numériques et la production de nouvelles données expérimentales ou d'observations.

Dans le cas où le modèle numérique ainsi développé peut alors servir comme support à la prise de décision. Reichert et al. (2015) décrivent ainsi le processus conduisant à construire des alternatives, prédire les conséquences de ces alternatives testées grâce au modèle, classer celles-ci en fonction de leur efficacité et faire des choix.

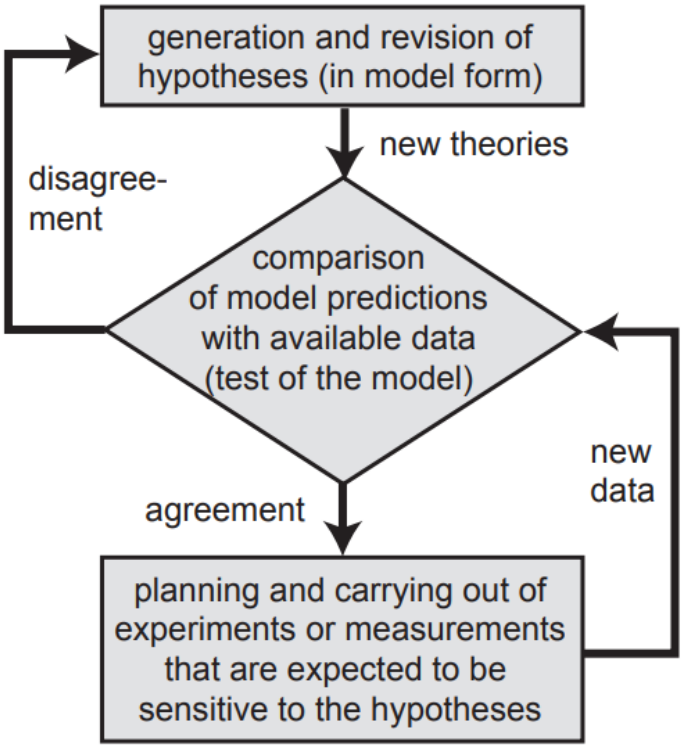


Figure 1.11 – Diagramme synthétique représentant le cycle de génération et validation d'un modèle numérique. Depuis Reichert et al. (2018).

Dans le cadre de cette thèse, nous avons utilisé un outil de modélisation basé sur la représentation mathématique et déterministe des processus physiques, chimiques et biologiques. Il existe aussi des outils basés sur une représentation statistique de ces processus faisant appel à la formulation de probabilité d'occurrence d'un événement donné en fonction des conditions réunies. Récemment, une pratique en plein essor basée sur l'apprentissage automatique (ou « Machine Learning ») permet de prédire, via différentes méthodologies possibles, des états à partir d'un jeu de données observées. Souvent basé sur des méthodes statistiques anciennes, l'apprentissage artificiel est de plus en plus documenté. C'est par exemple le cas pour des études concernant la relation entre des organismes et leur environnement (par exemple De'ath and Fabricius, 2000 ; Defeo and Gómez, 2005 ; Merckx et al., 2009 ; Knudby et al., 2010 ; Volf et al., 2011 ; Crisci et al., 2012), . Par des méthodes prédictives basées sur l'apprentissage, il est possible, par exemple, d'estimer des états environnementaux (paramètres physico-chimiques et biologiques) en réponse à certains forçages naturels ou anthropiques (Grassi, 2020). Ces outils sont néanmoins très différents puisqu'ils ne permettent généralement pas de remonter aux processus (physiques, chimiques ou biologiques) ayant induit les résultats observés. Par

conséquent, le cycle de modélisation présenté plus tôt ne s'applique pas forcément à ce dernier type de modèles.

1.3.2 Les modèles biogéochimiques

Afin de modéliser les processus biogéochimiques dans l'océan, de nombreuses approches peuvent être suivies. En effet, par opposition aux processus physiques pour lesquels les équations régissant les écoulements géophysiques peuvent être considérées comme universelles, il n'existe pas de cadre théorique unique pour représenter ces processus.

L'écosystème aquatique peut être divisé en différentes zones : une partie pélagique correspondant à la colonne d'eau et une partie benthique correspondant à la zone à proximité du fond et aux premières couches de sédiment. Les modèles biogéochimiques associés sont différents mais ont des similitudes dans leur construction. La figure 1.11 représente une vision d'ensemble des processus importants pour la chaîne trophique de la zone pélagique (Reichert et al., 2018).

Concernant les modèles pélagiques, plusieurs approches ont été développées dans le but d'appliquer la théorie à un grand nombre d'organismes. On peut citer, par exemple, une approche généralement utilisée pour modéliser les processus biogéochimiques de l'océan consiste à diviser le réseau trophique en différents niveaux (bactéries, phytoplancton et zooplancton pour les premiers niveaux) et à considérer dans la matière restante une part de matière inorganique, utilisable comme nutriments, et une autre part de matière organique (ou détritique). Les modèles communément nommés NPZD (pour « Nutriments Phytoplancton Zooplancton et Détritus ») reposent sur cette idée (par exemple Fasham 1990). Ils ont été développés d'abord dans l'optique de modéliser uniquement le cycle de l'azote, considéré comme l'élément le plus limitant dans certaines régions, en utilisant le rapport de Redfield (Redfield, 1963) pour convertir les quantités calculées en carbone ou en phosphore. De ces développements ont pu naître les premiers modèles biogéochimiques couplés avec un modèle de circulation (par exemple Sarmiento et al 1993 ; Six et Maier-Reimer 1996 ; Maier-Reimer et al 1996). Les processus présents dans ces modèles étaient souvent explicitement décrits mais basés sur des relations empiriques, par exemple de type Michaelis-Menten (1913). Certains modèles plus récents utilisent des formulations mécanistes intégrant les mécanismes sous-jacents et certaines considérations physiologiques. Dans ces formulations, qu'elles soient empiriques

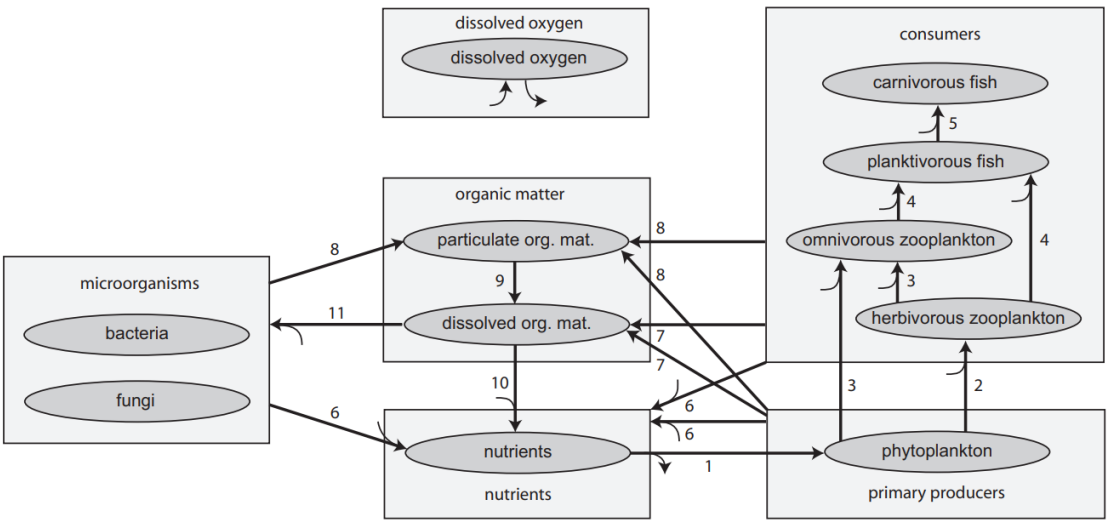


Figure 1.12 – Revue des processus importants rencontrés dans la zone pélagique. Les processus suivants sont représentés : (1) la croissance des algues (production primaire), (2) la croissance du zooplancton herbivore (broutage), (3) la prédation des omni- et carnivore par le zooplancton, (4) la prédation des poissons sur le zooplancton, (5) la prédation des poissons carnivores, (6) la respiration, (7) le relargage de matière organique dissoute durant la mort ou l'alimentation partielle (ou « sloppy-feeding ») de certains organismes, (8) la mort d'organismes, (9) l'hydrolyse (généralement gérée par des organismes), (10) la minéralisation (gérée par des organismes qui peuvent être explicitement inclus ou non dans le modèle), (11) le croissance des bactéries, champignons ou autres micro-organismes hétérotrophes. Les flèches secondaires indiquent une consommation ou une production d'oxygène. Il est important de noter que tous les processus ne sont pas représentés et que certains peuvent être plus pertinents, en particulier les minéralisations anaérobie et anoxique, ainsi que la nitrification. Depuis Reichert et al. (2018).

ou plus mécanistiques, apparaissent des paramètres dont les valeurs sont généralement comprises dans certains intervalles acceptables. Toutefois, ces modèles peuvent être d'une grande complexité et certains de ces paramètres, dits de contrôle, ne sont pas aisément estimés.

Dans cette thèse, nous avons utilisé le modèle biogéochimique Eco3m-S qui découle des théories mécanistes et des modèles NPZD. Il fait partie de la catégorie des modèles dits déterministes. Les phénomènes modélisés sont donc déterminés par une ou plusieurs causes. Un modèle déterministe dépend donc grandement des conditions initiales puisque chaque variable d'état est calculée, par l'intermédiaire des processus modélisés définis par les paramètres de contrôle, en fonction de sa valeur à l'échéance précédente.

D'autres théories peuvent être citées comme par exemple la théorie DEB (pour « Dynamic Energy Budget ») décrivant un modèle universel d'interactions entre individus, terrestres ou marins, construit sur les bilans énergétiques (Kooijman 1986, 2000, 2009). Nous pouvons citer également la catégorie des modèles dits stochastiques dont l'état, à un instant donné, est dépendant d'une loi de probabilité.

1.3.3 Les modèles couplés

L'évolution des variables biogéochimiques dans l'océan est fortement influencée par les variables physiques telles que le transport et le mouvement des masses d'eau, la température et la salinité, la quantité de lumière disponible, etc. Pour cette raison, il semble primordial de chercher à couplée les modèles hydrodynamiques, intégrant les processus physiques, avec les modèles biogéochimiques, intégrant des processus chimiques et biologiques complexes. L'utilisation de cet outil est de plus en plus courante et fournit un moyen unique d'étudier l'évolution des cycles biogéochimiques sur le globe. Avec l'accroissement des moyens de calculs informatiques et de la complexité des modèles hydrodynamiques et biogéochimiques de l'océan, les études concernant les processus au sein de la chaîne trophique ou les bilans en éléments biogéniques deviennent plus réalistes et plus complètes.

Les modèles prenant en compte le couplage entre hydrodynamique et biogéochimie ont été initiés d'abord avec des approches unidimensionnelles représentant la dynamique d'une colonne d'eau. Cela a été mis en place, par exemple, en certaines stations de mesures donnant les propriétés hydrologiques et dynamique du milieu, couplées à des prélèvements biologiques

et biogéochimiques. Toutes ces observations ont permis la mise en place et la validation de modèles 1D (par exemple Lévy et al. 1998 ; Allen et al. 2002).

Les premiers modèles couplés 3D hydrodynamique-biogéochimique développés à l'échelle du bassin méditerranéen ont été proposés par Crise et al. (1998 ; 1999) et Crispi et al. (1999), évaluant l'effet du couplage entre les processus physiques et biogéochimiques et validant l'approche par modélisation couplée.

A l'échelle du Golfe du Lion, la modélisation 3D a pu, par exemple, mettre en évidence l'impact de la circulation induite par le vent sur la production primaire. Sur cette zone, le couplage des modèles SYMPHONIE (hydrodynamique) et ECO3M-S (biogéochimie) a fourni des résultats concernant l'impact du panache du Rhône sur les variables biogéochimiques dans le Golfe du Lion (Auger et al. 2011 ; Fraysse et al. 2013), l'impact de la variabilité interannuelle des composantes océaniques et atmosphériques sur le développement des organismes planctoniques (Herrman et al. 2013 ; Auger et al. 2014) ou encore l'étude des composantes biogéochimiques et du cycle du carbone sur 5 années consécutives (Ulses et al. 2016).

Sur la lagune de Thau, plusieurs développements en terme de modélisation se sont succédés depuis la fin des années 80, en particulier grâce à différents travaux du CNRS et de l'Ifremer. Les premières modélisations de la lagune de Thau ont d'abord impliqué la représentation des processus physiques et hydrodynamiques. Millet (1989), au sein du programme ECOTHAU, expose alors la mise en place d'un modèle hydrodynamique en deux dimensions avec la prise en compte d'une circulation essentiellement forcée par le vent. Lazure (1992) prend en compte l'influence des parcs à huîtres sur la circulation, en appliquant un coefficient de frottement supplémentaire. L'importance des huîtres pour la lagune de Thau a poussé des développements numériques dans ce sens. En 1997, le Programme National d'Océanographie Côtière (PNOC), via le chantier « Lagunes Méditerranéennes », a encouragé les travaux sur la modélisation hydrodynamique et écologique. Le modèle de Chapelle (1995), puis Chapelle et al. (2000) inclue les aspects biogéochimiques avec la représentation du cycle de l'azote, nutriment alors très limitant pour la lagune de Thau. Le modèle de Chapelle et al. (2000) est basé sur les approches NPZD et vise à étudier les flux entre les différents compartiments de l'écosystème lagunaire : production primaire, prédation du zooplancton, filtration par les huîtres, échanges avec le sédiment, et apports du bassin-versant. Chapelle et al. (2000) évoquent aussi les développements

en terme de couplage entre les modèles hydrodynamiques et biogéochimiques sur la lagune de Thau. En ce qui concerne les huîtres, les travaux de Bacher et al. (1997) et Gangnery et al. (2003) se sont intéressés à la représentation de la croissance des huîtres, à l'évolution de la biomasse à l'échelle de la lagune et aux flux entre les huîtres et les autres compartiments biogéochimiques de l'écosystème lagunaire. De plus, la prise en compte du rôle des macrophytes dans les cycles biogéochimiques a fait aussi l'objet de développements importants (Plus, 2001 ; Plus et al. 2003 ; Plus et al. 2006). D'approches 2D, l'outil a été développé pour des applications 3D. L'outil de modélisation mis en place par l'Ifremer a pu faire l'objet d'application visant à une gestion du milieu lagunaire, en terme de dispersion de contaminant ou de gestion des espaces ostréicoles (par exemple Balle-Beganton et al. 2010 ; Dueri et al. 2010 ; Pernet et al. 2012 ; Ubertini et al. 2014). Ces évolutions, menant à des modèles de plus en plus complexes, ont aussi incité la considération pour des approches plus simples comme la mise en place d'un modèle en boîte récemment avec l'outil GAMELag (Pete et al. 2020).

Ces différents développements en terme de modélisation déterministe de la lagune de Thau ont aussi mis en évidence les processus hydrodynamiques et biogéochimiques essentiels à une représentation réaliste de l'évolution biogéochimique de la lagune de Thau. Néanmoins, le lien avec la mer a toujours été basé sur un forçage en terme de débits entrants et/ou niveaux d'eau variables. L'originalité du travail de cette thèse est aussi de développer la représentation numérique de ces échanges entre la lagune et la mer ouverte.

1.4 Structure de la thèse

1.4.1 Contexte

Cette thèse s'inscrit donc dans un contexte de changement climatique global qui pourrait potentiellement modifier le climat local. Cela se traduirait par une intensification ou une récurrence accrue des tempêtes marines et des crues des fleuves côtiers pour la zone du Golfe du Lion. Nous avons choisi de nous intéresser à une zone particulière, un écosystème marin côtier rencontré sur le pourtour méditerranéen : la lagune de Thau et son avant-côte. L'approche qui a été suivie durant cette thèse est une approche par modélisation numérique couplée entre un modèle hydrodynamique SYMPHONIE et un modèle biogéochimique ECO3M-S.

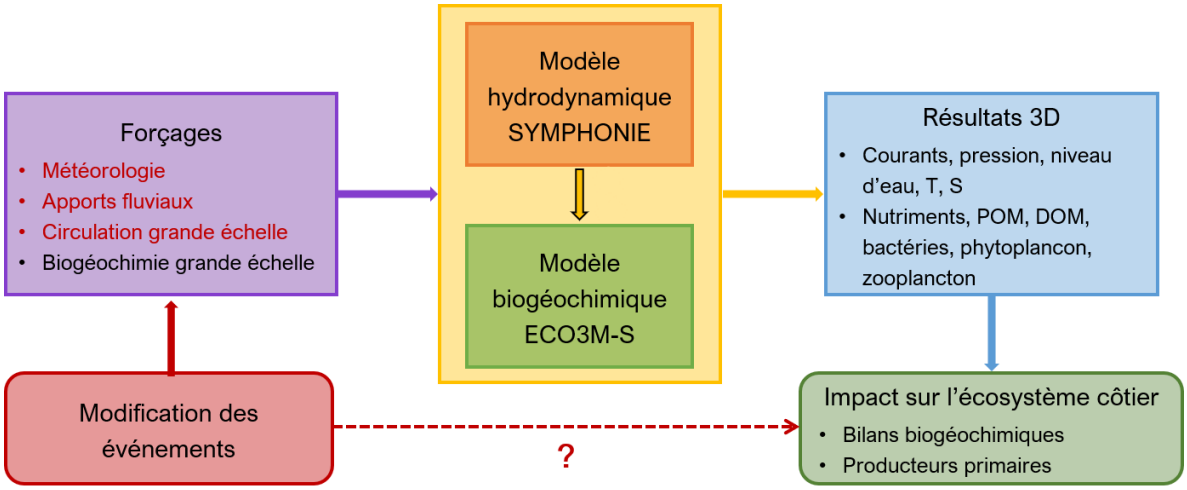


Figure 1.13 – Méthodologie générale de la thèse. Le diagramme présente l'approche par modélisation couplée. La dernière partie répond à l'objectif principal de cette thèse concernant la réponse de l'écosystème marin côtier considéré à une modification des événements hydro-météorologiques intenses sur la zone d'étude, en termes de bilans biogéochimiques et d'évolution des producteurs primaires.

Ce travail de thèse s'inscrit aussi au sein du projet INSU CHIFRE (Coastal High-Fequency Response to Extreme events, storms and floods, 2017-2019) qui avait pour objectif de développer des études complémentaires entre observations de terrain et modélisation numérique. La réponse haute-fréquence des milieux marins côtiers aux épisodes de tempêtes et de crue a été appréhendée aussi bien en un point au niveau des stations de mesures, qu'à l'échelle de l'ensemble du Golfe du Lion pour les mêmes épisodes hydro-météorologiques. Ce travail de thèse fait aussi suite à la mise en place des relevés SOMLIT-Sète (Service d'Observation en Milieu LITtoral) qui ont lieu sur l'avant-côte de la lagune de Thau et qui ont débuté en 2015..

1.4.2 Objectif général de la thèse

L'objectif général de la thèse est l'étude de l'impact des événements de tempêtes et de crues sur l'écosystème marin côtier de la lagune de Thau et de son avant-côte. Pour répondre à cette problématique, nous avons adopté une approche par modélisation couplée hydrodynamique-biogéochimique. En ce qui concerne la biogéochimie, nous avons choisi de nous limiter à l'étude de l'évolution des bilans biogéochimiques (en carbone, azote, phosphore et silice) et des producteurs primaires (phytoplancton). L'approche méthodologique générale est résumée par le diagramme ci-dessous (figure 1.13).

Cet objectif général s'est décomposé en plusieurs étapes. Tout d'abord, nous avons suivi une approche de modélisation assez classique afin de reproduire de façon réaliste les événements de tempêtes et de crues étudiés, sur une période courte (octobre-novembre 2008) d'abord et ensuite sur une période de deux ans (2015-2016). Une fois la validation de ce modèle effectuée, nous avons pu moduler ces événements afin de prédire l'impact du changement climatique, sous l'hypothèse que celui-ci modifie les événements de tempête et de crue en intensité et en récurrence.

L'originalité de cette thèse réside aussi dans son approche technique via (1) l'utilisation de la modélisation couplée sur une telle zone côtière, c'est-à-dire la lagune de Thau et son avant-côte simultanément, ainsi que (2) la prise en compte de la pression exercée par les huîtres sur les premiers maillons de la chaîne trophique.

1.4.3 Organisation du manuscrit de thèse

Le manuscrit s'organise autour des résultats de la modélisation 3D couplée sur notre zone d'étude, mise en place afin de répondre à l'objectif principal de cette thèse.

Une première partie présente le modèle utilisé en détaillant les lois et équations, à la fois pour sa partie hydrodynamique et pour sa partie biogéochimique. De plus, un inventaire des données d'observation utilisées pendant cette thèse, provenant de sources très variées, est inséré. Enfin, elle présente la méthodologie de calcul des bilans biogéochimiques pour laquelle on distinguera deux zones géographiques d'intérêt : la lagune de Thau et son avant-côte.

Une seconde partie présente l'insertion des huîtres comme compartiment dans le modèle biogéochimique ECO3M-S. Celle-ci a été effectuée dans une approche en 0D, c'est-à-dire sans prendre en compte le transport hydrodynamique. Les paramètres nécessaires au modèle biogéochimique ont été calibrés en comparaison à des résultats d'expériences en mésocosmes (Mostajir et al., 2015). Ce travail a fait l'objet d'un article publié (Caillibotte et al., 2020 ; annexe 1).

Une troisième partie présente une première expérience de modélisation couplée durant un épisode cévenol survenu début novembre 2008. Cette expérience a permis de valider l'approche par modélisation couplée par comparaison avec des observations spécifiquement effectuées pour suivre l'impact de cet épisode dans la lagune de Thau (Fouilland et al., 2012). Enfin, les

résultats de cette première expérience viennent alimenter notre connaissance sur l'impact d'un tel événement sur les producteurs primaires et les bilans biogéochimiques.

Une quatrième partie présente l'implémentation d'une modélisation pluriannuelle, de deux années (2015-2016) sur notre zone d'étude. A l'aide de données d'observations *in situ*, cette modélisation longue est validée qualitativement et quantitativement à l'aide de plusieurs tests statistiques. Sur ces deux années, plusieurs événements intenses à extrêmes sont identifiés, et impactent les bilans biogéochimiques et la production primaire.

Dans une cinquième partie, ces différents événements intenses de tempête et de crue sont modulés en intensité et en récurrence. Différents scénarii sont ainsi proposés et permettent d'évaluer l'impact de ces modulations sur les producteurs primaires et les bilans biogéochimiques.

Une dernière partie synthétise les résultats obtenus durant cette thèse. Ces résultats seront discutés et soulèveront de nouvelles questions scientifiques, ouvrant des perspectives de développements à ce travail.

Chapitre 2

Matériel et méthodes

2.1 Le modèle hydrodynamique

Nous avons utilisé et développé le modèle de circulation océanique côtière SYMPHONIE, développé en premier lieu au laboratoire d'Aérologie (LA) de Toulouse, au sein de la communauté SIROCCO (Simulations Réalistes de l'OCéan COtier, https ://sirocco.obs-mip.fr). Plusieurs publications scientifiques décrivent les développements et améliorations notables apportées au modèle (Marsaleix et al 2008 ; Marsaleix et al 2009 ; Marsaleix et al 2011 ; Marsaleix et al 2012). Le modèle Symphonie résout les équations primitives tridimensionnelles en domaine côtier, en partant des équations de Navier-Stokes et suivant les hypothèses d'équilibre hydrostatique et de Boussinesq, par une méthode de différences finies. Il prend en compte différents forçages et conditions aux limites tels que les apports fluviaux, les forçages atmosphériques et la circulation océanique à plus grande échelle. Symphonie calcule l'évolution des champs 3D de température, salinité, masse volumique, des différentes composantes de vitesses (verticales et horizontale), de pression et aussi la hauteur de la surface libre. Ces différentes composantes sont calculées sur une grille de type Arakawa C (Arakawa et Lamb 1977).

Le modèle SYMPHONIE a déjà été utilisé dans de nombreux travaux scientifiques pour des applications le plus souvent régionales et côtières. La majorité de ces études a été effectuée en Méditerranée afin d'étudier plusieurs processus comme les panaches fluviaux (Estournel et al 2001 ; Refray et al 2004 ; Gatti et al 2006), les circulations induites par le vent (Estournel

et al 2003 ; Auclair et al 2003), les formations d'eau dense sur le plateau continental et leur cascading sur le talus (Dufau-Julliand 2004 ; Ulses et al 2008), la marée externe et interne (Pairaud et al 2008 ; Pairaud et al 2010), la convection profonde en Méditerranée (Herrmann et al 2008). Les forçages du courant par le vagues sur le plateau du Golfe du Lion ont aussi été étudiés, y compris en période de tempête (p. ex. Michaud et al 2013). Cette thèse s'inscrit aussi à la suite de précédents travaux de développements et utilisations au laboratoire Géosciences Montpellier (Denamiel, 2006 ; Leredde et al 2007 ; Michaud, 2012 ; Rétif, 2015).

2.1.1 Equations du modèle

Le modèle SYMPHONIE résout les équations primitives tridimensionnelles de Navier-Stokes décrites ci-après. On définit t le temps, ρ la masse volumique du fluide, $\overrightarrow{v}$ la vitesse eulérienne du fluide, p la pression, $\overline{\overline{\tau}}$ le tenseur des contraintes visqueuses et $\overrightarrow{f}$ la résultante des forces massiques s'exerçant sur le fluide.

- Equation de continuité (conservation de la masse)

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} + \overrightarrow{\nabla} \cdot \left(\rho \overrightarrow{v} \right) = 0 \tag{2.1}$$

- Equation de conservation de la quantité de mouvement

$$\frac{\partial \rho \overrightarrow{v}}{\partial t} + \overrightarrow{\nabla} \cdot \left(\rho \overrightarrow{v} \otimes \overrightarrow{v} \right) = -\overrightarrow{\nabla} \cdot p + \overrightarrow{\nabla} \cdot \overline{\overline{\tau}} + \rho \overrightarrow{f} \tag{2.2}$$

En prenant en compte les approximations de Boussinesq, considérant les variations horizontales de la masse volumique négligeables, et l'hypothèse d'équilibre hydrostatique, on peut réécrire ces équations sous une forme simplifiée :

- Equation d'incompressibilité

$$\overrightarrow{\nabla} \cdot \overrightarrow{v} = 0 \tag{2.3}$$

- Equation de conservation de la quantité de mouvement

$$\frac{\partial \overrightarrow{v}}{\partial t} + \left(\overrightarrow{v} \cdot \overrightarrow{\nabla} \right) \overrightarrow{v} = -\frac{1}{\rho} \overrightarrow{\nabla} \cdot p + \nu \overrightarrow{\nabla}^2 \overrightarrow{v} + \overrightarrow{f} \tag{2.4}$$

Si on considère un système de coordonnées cartésiennes (O, x, y, z) dans lequel la surface (O, x, y) correspond au niveau de repos de la surface de la mer, Ox et Oy les axes horizontaux et Oz l'axe vertical orienté vers le zénith, on peut écrire les équations précédentes sur les différents

axes.

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \tag{2.5}$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u\frac{\partial u}{\partial x} + v\frac{\partial u}{\partial y} + w\frac{\partial u}{\partial z} - fv = -\frac{1}{\rho_0}\frac{\partial p}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x}\left(K_h\frac{\partial u}{\partial x}\right) + \frac{\partial}{\partial y}\left(K_h\frac{\partial u}{\partial y}\right) + \frac{\partial}{\partial z}\left(K_z\frac{\partial u}{\partial z}\right) \tag{2.6}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + u\frac{\partial v}{\partial x} + v\frac{\partial v}{\partial y} + w\frac{\partial v}{\partial z} + fu = -\frac{1}{\rho_0}\frac{\partial p}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial x}\left(K_h\frac{\partial v}{\partial x}\right) + \frac{\partial}{\partial y}\left(K_h\frac{\partial v}{\partial y}\right) + \frac{\partial}{\partial z}\left(K_z\frac{\partial v}{\partial z}\right) \tag{2.7}$$

Dans les équations précédentes, ρ_0 correspond à la masse volumique de référence, f le paramètre de Coriolis, K_h le coefficient de diffusion horizontal et K_z le coefficient de viscosité turbulente. Sous l'hypothèse hydrostatique, la pression se calcule simplement en fonction de l'élévation de la surface libre η, l'accélération gravitationnelle g et de la masse volumique :

$$p(z) = \int_z^\eta \rho g dz \tag{2.8}$$

L'élévation de la surface libre se calcule à partir de la divergence du courant moyenné sur la verticale ($\overline{u}$ et $\overline{v}$). On pose ici $H = \eta + h$ représentant la hauteur totale de la colonne d'eau, h étant la bathymétrie.

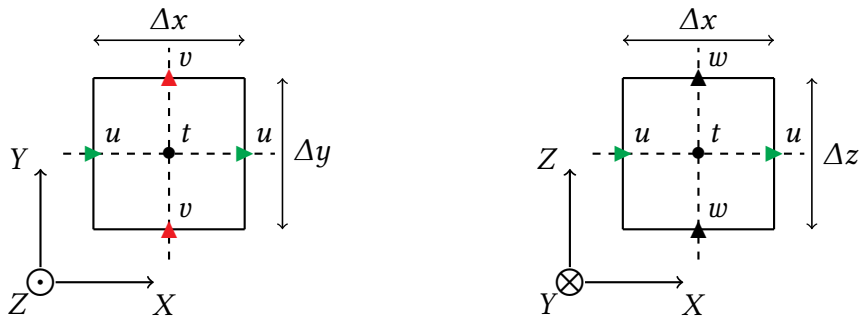
$$\frac{\partial \eta}{\partial t} + \frac{\partial H\overline{u}}{\partial t} + \frac{\partial H\overline{v}}{\partial t} = 0 \tag{2.9}$$

Dans SYMPHONIE, la masse volumique est fonction de la température et de la salinité selon l'équation d'état TEOS10, fortement conseillée par la Commission Intergouvernementale Océanographique (IOC), dont les coefficients ont été améliorés par Jackett et al (2006). La température et la salinité sont déterminés par les équations de conservation :

$$\frac{\partial T}{\partial t} + u\frac{\partial T}{\partial x} + v\frac{\partial T}{\partial y} + w\frac{\partial T}{\partial z} = \frac{\partial}{\partial x}\left(K_h\frac{\partial T}{\partial x}\right) + \frac{\partial}{\partial y}\left(K_h\frac{\partial T}{\partial y}\right) + \frac{\partial}{\partial z}\left(K_z\frac{\partial T}{\partial z}\right) + \frac{1}{\rho_0 C_p}\frac{\partial I_s}{\partial z} \tag{2.10}$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} + u\frac{\partial S}{\partial x} + v\frac{\partial S}{\partial y} + w\frac{\partial S}{\partial z} = \frac{\partial}{\partial x}\left(K_h\frac{\partial S}{\partial x}\right) + \frac{\partial}{\partial y}\left(K_h\frac{\partial S}{\partial y}\right) + \frac{\partial}{\partial z}\left(K_z\frac{\partial S}{\partial z}\right) \tag{2.11}$$

Ici C_p désigne le coefficient de chaleur massique, I_s est le forçage par radiation solaire. Le coefficient de diffusion horizontal K_h correspond à la diffusivité numérique du schéma d'advection. Le coefficient K_z est calculé à travers le schéma de fermeture de la turbulence.



(a) Vue horizontale **(b)** Vue verticale

Figure 2.1 – Représentation schématisée d'une maille de la grille de type C (Arakawa et Lamb 1977) utilisée par le modèle 3D. Les points u, v et w représentent la position des composantes de la vitesse. Le point t représente le milieu de la maille, c.-à-d. où sont calculés les traceurs.

2.1.2 Discrétisation spatiale et temporelle

Le modèle Symphonie utilise une grille de type Arakawa C (Arakawa et Lamb 1977). Sur l'horizontale, les composantes de vitesses sont calculées au milieu des côtés de la maille (fig. 2.1a), tandis que les traceurs (p. ex. température, salinité) sont calculés au milieu de la maille. Les autres grandeurs, telles que l'énergie cinétique turbulente, la pression ou la vitesse verticale, sont calculés au milieu de la maille horizontale. L'élévation de la surface libre est aussi définie au centre du niveau supérieur.

Sur la verticale, la composante verticale de la vitesse est calculée au milieu de deux niveaux verticaux (fig. 2.1b), sur un demi-niveau. Les composantes horizontales et les traceurs se situent donc sur le même niveau vertical.

Concernant la définition des niveaux verticaux, nous utilisons un système de coordonnées mixte, basé sur le système sigma généralisé (Ulses et al 2008) mais avec possibilité de suppression de niveaux en très faibles profondeurs. L'utilisation de ce type de coordonnées permet un resserrement des niveaux proches des côtes, lorsque la bathymétrie impose une faible profondeur (fig. 2.2). En très faibles profondeurs, ce qui est le cas pour notre application, des niveaux peuvent être supprimés pour limiter les temps de calculs induits par de très faibles épaisseurs de couche entre niveaux resserrés.

La discrétisation temporelle des équations se fait à l'aide d'un schéma "leapfrog" ou saute-mouton explicite. Ainsi, le calcul des variables au temps $t + \delta t$ implique une connaissance des

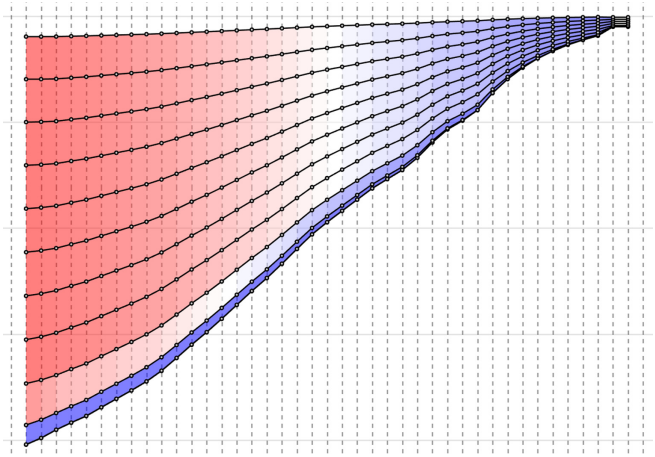


Figure 2.2 – Représentation des niveaux verticaux pour la grille utilisée durant cette thèse. On y distingue le resserrement des niveaux proches des côtes.

variables au temps t et $t - \delta t$.

$$X^{t+\delta t} = X^{t-\delta t} + 2\Delta t f(X^t) \tag{2.12}$$

Afin d'éviter la divergence des solutions pour deux pas de temps consécutifs, le modèle utilise un filtre d'Asselin diffusif (Asselin 1972 ; Marsaleix et al 2008) qui agit comme une force de rappel à chaque pas de temps.

Afin de résoudre aussi bien les processus rapides, tels que les ondes de gravité externes, que les processus plus lents, tels que les ondes internes, tout en gardant une stabilité numérique importante, le modèle utilise une méthode de pas de temps séparés (Marsaleix et al 2008). La résolution temporelle peut donc être plus fine pour les processus rapides. Après un certain nombre d'itérations dans la boucle externe 2D barotrope, résolvant les équations (2.5 et équations de conservation du mouvement intégrées sur la verticale), il y a synchronisation des résultats avec la boucle interne 3D barocline résolvant les équations (2.6,2.7,2.10,2.11). La position de la surface libre (ou niveau de la mer) est donc résolue de manière explicite.

2.1.3 Conditions aux limites et forçages

Les conditions aux limites en surface, au fond, aux embouchures de fleuves et aux frontières latérales de la grille sont nécessaires pour résoudre les équations énoncées précédemment.

Condition en surface

La condition en surface pour les composantes horizontales de la vitesse s'écrit :

$$\rho_0 K_z \left(\frac{\partial u}{\partial z}, \frac{\partial v}{\partial z}\right)_{z=0} = \left(\tau_{sx}, \tau_{sy}\right) \tag{2.13}$$

$\left(\tau_{sx}, \tau_{sy}\right)$ sont les composantes selon Ox et Oy de la tension de surface induite par le vent.

La condition en surface pour la température s'obtient par un bilan de chaleur (équation 2.14). Pour la salinité, le modèle prend en compte les flux d'évaporation et de précipitation (équation 2.15).

$$K_z \frac{\partial T}{\partial z}|_{z=0} = Q_l + Q_c + Q_s + Q_e \tag{2.14}$$

$$K_z \frac{\partial S}{\partial z}|_{z=0} = (E_s - P_s)\, S_{z=0} \tag{2.15}$$

Q_l est le flux radiatif pour les grandes longueurs d'onde, Q_c le flux radiatif pour les courtes longueurs d'onde, Q_s le flux de chaleur sensible, Q_e le flux de chaleur latente, E_s le taux d'évaporation et P_s le taux de précipitation.

Les flux de chaleur et la tension du vent sont calculés avec des formules de bulk (Estournel et al 2009). Pour notre zone d'étude, nous utilisons les produits de Météo France obtenus à partir du modèle ECMWF afin de calculer les différentes conditions en surface.

Condition au fond

La condition au fond pour les composantes horizontales de la vitesse suit la même relation que pour la surface à la différence qu'elle dépend de la tension de fond $\overrightarrow{\tau_b}$, exprimée selon la vitesse de fond $\overrightarrow{v_b}$ (calculée sur le premier niveau de la grille au-dessus du fond).

$$\overrightarrow{\tau_b} = \rho_0 C_D \left\|\overrightarrow{v_b}\right\| \overrightarrow{v_b} \tag{2.16}$$

C_D correspond au coefficient de traînée et peut être exprimé sous forme logarithmique (Blumberg et Mellor 1987).

Concernant la chaleur et la salinité, on considère les flux nuls à travers le fond :

$$K_z \left(\frac{\partial T}{\partial z}, \frac{\partial S}{\partial z} \right)_{z=-h} = 0 \tag{2.17}$$

Condition pour les fleuves

Le modèle assimile les fleuves comme des points sources ayant une salinité nulle et une température correspondant à la température du fleuve. La vitesse du courant induit par le fleuve est calculée en fonction de son débit D_b et vérifie l'expression suivante (Estournel et al 2001) :

$$\int_{-h}^{0} u(z)dz = \frac{D_b}{L} \tag{2.18}$$

h correspond à la profondeur bathymétrique et L correspond à la largeur de l'embouchure.

Condition aux frontières latérales

Lorsque la frontière latérale est fermée, correspondant donc à la terre, la composante normale de la vitesse est nulle. Lorsque la frontière est ouverte sur la mer, les conditions aux limites ont pour objectif le forçage de la solution calculée vers les champs externes mais aussi la radiation des ondes sortantes. Différents schémas sont alors appliqués à la différence entre les variables calculées et les variables forçantes pour répondre à ces objectifs. Le forçage aux frontières ouvertes est effectué par les produits de modélisation du modèle NEMO plus grande échelle, opérant sur la totalité de la Méditerranée (produits Mercator Océan, https ://www.mercator-ocean.fr).

2.1.4 Grille du modèle

La grille utilisée durant cette thèse est une grille bipolaire (fig. 2.3). L'utilisation de ce type de grille assez originale permet une résolution fine proche de la zone d'étude et des côtes (taille des mailles jusqu'à 25m au minimum, à l'intérieur de la lagune) tandis que la résolution en mer ouverte reste plus grossière. La taille de la maille en mer ouverte est d'ailleurs proche de la taille des mailles du modèle NEMO forçant les frontières ouvertes (environ 7 km de côté). La position des deux pôles est choisie pour optimiser la résolution de la zone cible. Dans notre

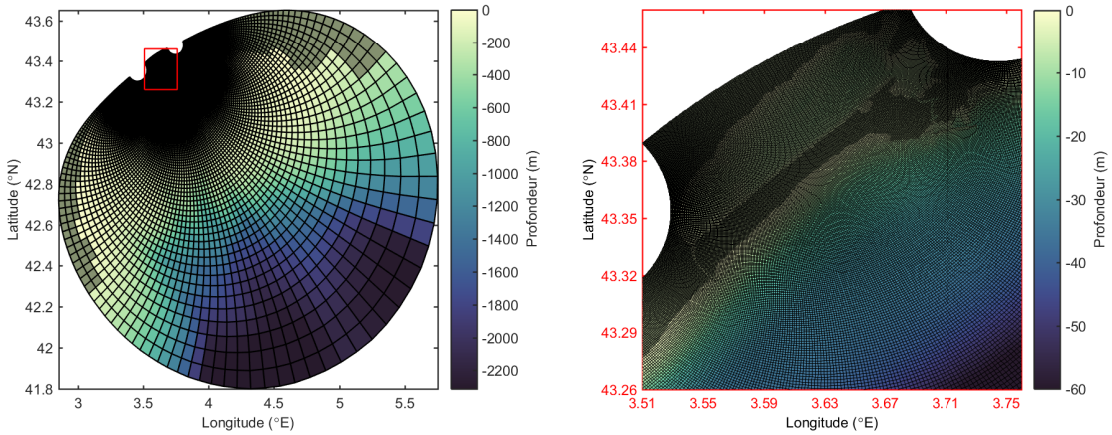


Figure 2.3 – Carte de la bathymétrie (m) affichée sur la grille bipolaire du modèle couplée. La grille a une emprise sur l'ensemble du Golfe du Lion (à gauche) avec une résolution variable, plus fine au niveau de la zone d'étude (lagune de Thau, à droite).

cas, ceux-ci ont été placés de part et d'autre de la lagune de Thau, à l'est et à l'ouest. L'emprise de la grille est importante et permet de couvrir tout le plateau continental du Golfe du Lion.

La bathymétrie est interpolée sur notre grille à partir des produits haute-résolution du SHOM, et de l'Ifremer et de la région Occitanie pour l'intérieur de la lagune (fig. 2.3). De plus, cette bathymétrie est corrigée manuellement pour prendre en compte des géométries complexes et éviter des sauts trop violents aux abords des côtes. Afin d'être le plus précis possible vis-à-vis de notre zone d'étude, une problématique importante a résidé dans la reproduction des canaux liant la lagune de Thau à la mer. En effet, ils sont importants dans la dynamique physique et biogéochimique de la lagune et donc nécessaire pour une modélisation de celle-ci. Deux configurations ont été adoptées durant ce travail de thèse :

- Pour la première configuration, les points « humides » (par opposition aux point « terrestre ») ont été choisis manuellement afin de dessiner correctement les nombreux canaux de Sète (à l'est de la lagune) et le grau de Pisse-Saumes (à l'ouest). La profondeur des canaux a été légèrement adaptée afin de calibrer correctement les échanges entre la lagune et la mer. Cette configuration est utilisée dans le chapitre 4.
- Pour la seconde configuration, un nouveau module a été ajouté au modèle afin de pouvoir définir des canaux virtuels. Le terme « virtuels »signifie qu'ils ne sont pas définis à partir des points de grilles. Une suite de points, définis par leur position géographique et leur bathymétrie, permet de définir un canal, les extrémités étant liées à la lagune ou la mer.

De même, la profondeur de ces canaux a été adaptée afin de représenter fidèlement les échanges entre la lagune et la mer. Cette configuration est utilisée dans les chapitres 5 et 6.

2.1.5 Couplage entre les deux modèles

Le terme couplage utilisé ici, mais aussi dans de nombreux travaux de ce domaine, est en réalité un forçage unilatéral exercé par le modèle hydrodynamique sur le modèle biogéochimique. En effet, les variables biogéochimiques sont transportées sur la grille 3D grâce à l'advection et la diffusion calculées par le modèle physique.

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \underbrace{u\frac{\partial C}{\partial x} + v\frac{\partial C}{\partial y} + (w - w_C)\frac{\partial C}{\partial z}}_{\text{advection}} = \underbrace{\frac{\partial}{\partial x}\left(K_h\frac{\partial C}{\partial x}\right) + \frac{\partial}{\partial y}\left(K_h\frac{\partial C}{\partial y}\right) + \frac{\partial}{\partial z}\left(K_z\frac{\partial C}{\partial z}\right)}_{\text{diffusion horizontale et verticale}} + \text{Source} - \text{Puits} \tag{2.19}$$

C représente ici une variable biogéochimique dont la variation dépend à la fois des processus biogéochimiques, notés ici sous forme de source et de puits, mais aussi du transport hydrodynamique s'exprimant sous la forme d'advection et de diffusion. w_C représente la vitesse de chute de la particule qui est nulle pour une substance dissoute mais prescrite *a priori* pour une variable particulaire.

2.2 Le modèle biogéochimique

Le modèle biogéochimique que nous avons utilisé est le modèle Eco3m-S (« Ecological Mechanistic and Modular Modelling »couplé avec SYMPHONIE), adoptant une formulation mécaniste des processus biogéochimiques et disposant d'un certain nombre de compartiments. Ce modèle a été développé dans un premier temps au MIO (Institut Méditerranéen d'Océanologie) (Baklouti et al 2006a, b). Différentes versions de ce modèle ont été développées ensuite afin de répondre à des objectifs différents. Nous utilisons ici le modèle Eco3m-S, détaillé récemment dans Kessouri (2015), et suivant les développements de Auger (2011). Ce modèle a été développé pour être couplé avec le modèle hydrodynamique de circulation océanique Symphonie, pour des applications principalement régionales. Par exemple, le modèle a été ajusté pour des applications sur le Golfe du Lion (Hermann et al 2013 ; Auger et al 2011 ; Ulses

et al 2016 ; Kessouri et al 2017) mais aussi sur tout le bassin Méditerranéen (Auger et al 2014 ; Moullec 2019).

2.2.1 Description du modèle

Le modèle comprend quatre cycles d'éléments biogéniques (carbone, azote, phosphore et silice) et simule la dynamique d'un écosystème complexe composé de différents micro-organismes, de matière dissoute et particulaire, et finalement d'un compartiment pour la modélisation des huîtres comme prédateur supérieur qui a été développé au cours de cette thèse (Caillibotte et al., 2020). Les quatre cycles biogéniques sont mathématiquement découplés mais néanmoins liés par un système de quotas cellulaires. Les rapports entre chaque élément dans chaque compartiment sont compris entre des valeurs minimales et maximales. Le modèle utilise une approche mécaniste des processus biogéochimiques comme nous le verrons dans les équations présentées ci-après. Une description schématique du modèle utilisé dans cette thèse est présentée en figure 2.4. Le modèle inclut 36 variables d'état, présentées dans le tableau 2.1, incluant des organismes photo-autotrophes et hétérotrophes, de la matière organique particulaire détritique, de la matière organique dissoute, des nutriments, de l'oxygène et une dernière variable pour les huîtres. De plus, il inclut 180 paramètres de contrôle définissant tous les processus biogéochimiques modélisés. Hormis pour le compartiment des huîtres, qui a été implémenté durant cette thèse, les valeurs des paramètres de contrôles proviennent d'une étude bibliographique approfondie des espèces présentent dans le Golfe du Lion, où le modèle a déjà été implémenté (Auger et al., 2011).

Le modèle est donc découpé en plusieurs classes de tailles d'hétérotrophes (zooplancton et bactéries) et d'autotrophes (phytoplanctons), correspondant pragmatiquement et opérationnellement au mieux à des groupes fonctionnels. Ce formalisme est important dans la construction du modèle. Chaque groupe fonctionnel joue un rôle précis dans le fonctionnement de l'écosystème et va de pair avec la définition de fonctions spécifiques (Le Quéré et al 2005). Le choix du nombre de groupe modélisé est un compromis entre l'obtention d'un modèle plus complexe et la nécessité d'inclure un certain nombre de fonctions pour obtenir une modélisation réaliste.

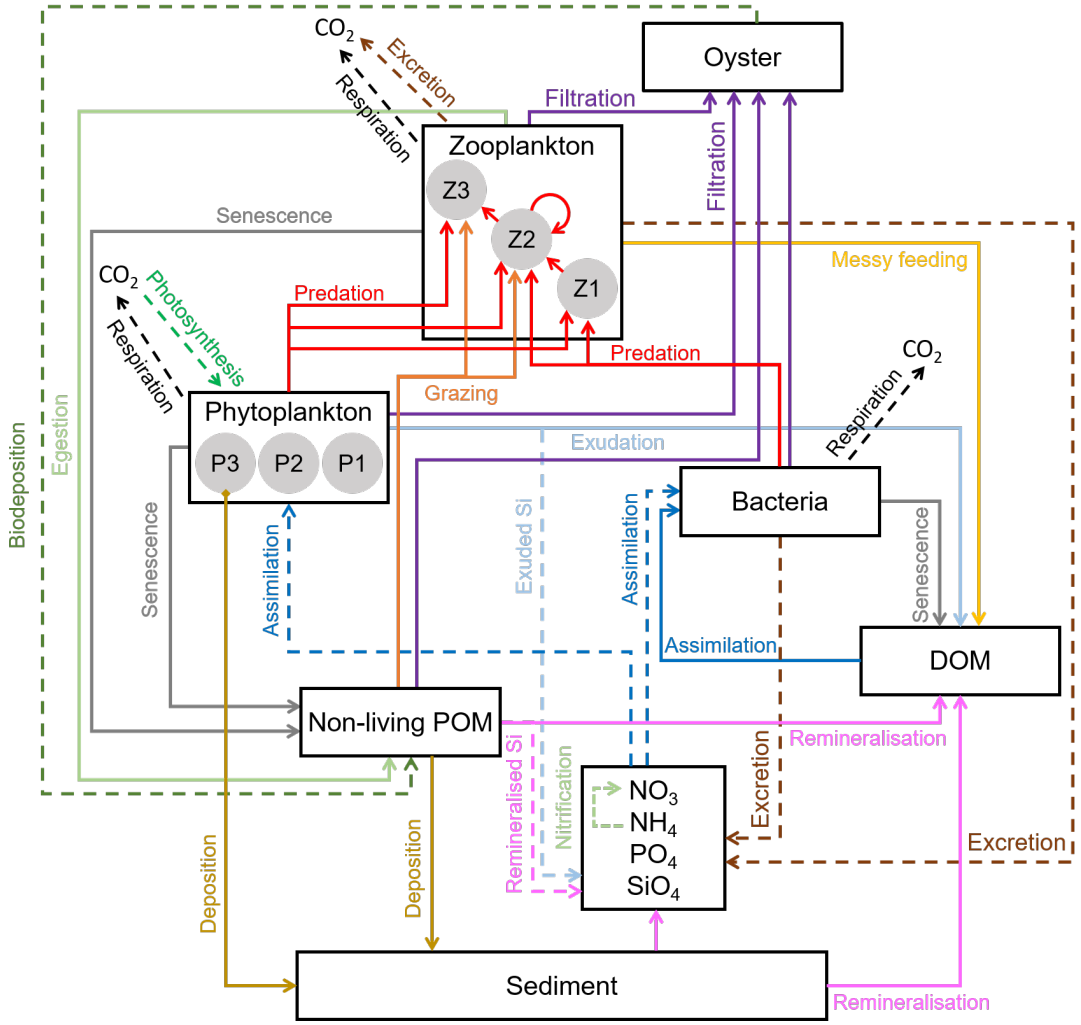


Figure 2.4 – Représentation schématique du modèle Eco3m-S montrant les principaux groupes fonctionnels, les composantes et processus biochimiques, adaptée de Auger et al. (2011). Le nouveau compartiment pour les huîtres a été introduit au cours de cette thèse (Caillibotte et al., 2020), filtrant la matière particulaire de la colonne d'eau. Au sein du compartiment pour le zooplancton, trois groupes fonctionnels sont distingués (Z1, Z2, Z3), prédatant sélectivement les autres groupes de zooplancton, phytoplancton, bactéries, et matière particulaire non-vivante (MOP). MOD : matière organique dissoute.

Nutriments

En ce qui concerne la matière inorganique dissoute, quatre types de nutriments (ou sels nutritifs) sont considérés dans le modèle. Pour le cycle de l'azote, on retrouve l'ammonium (NH_4) et les nitrates (NO_3), contenant aussi les nitrites. Ces deux nutriments sont distingués en partie pour leurs rôles distincts dans les écosystèmes pélagiques (production nouvelle *vs* production régénérée). Pour le phosphore, on a le phosphate (PO_4), important dans le développement des producteurs primaires, mais également des bactéries. Enfin, on retrouve aussi les silicates (SiO_4) pour le cycle de la silice, utilisés principalement par les diatomées pour construire leur

Table 2.1 – Liste des variables d'état du modèle Eco3m-S utilisées dans cette thèse.

Description	Variables
Nitrate, ammonium, phosphate et silicate (mmol m^{-3})	NO_3, NH_4, PO_4, SiO_4
Biomasse de phytoplancton avec X = carbone (C), azote (N), phosphore (P), et silice (Si)(seulement pour Phy_3) (mmolX m^{-3})	$XPhy_i$
Chlorophylle, indicateur de la biomasse des différentes classes de taille du phytoplancton (mgChl m^{-3})	$ChlPhy_i$
Biomasse carbonée des différentes classes de taille du zooplancton (mmolC m^{-3})	$CZoo_i$
Biomasse carbonée des bactéries non-pigmentées (mmolC m^{-3})	CBac
X organique dissout, avec X = carbon (C), azote (N), phosphore (P) et silice (Si) (mmolX m^{-3})	DOX
Matière organique particulaire non-vivante lourde (y = h) et légère (y = l), X = carbon, nitrogen, phosphorus, and silica (mmolX m^{-3})	$XDet_y$
Détritus de chlorophylle provenant des cadavres du phytoplancton ou de pelote fécale du zooplancton (mgChl m^{-3})	$ChlDet_l$

squelette (ou frustule).

Pour le nitrate :

$$\frac{dNO_3}{dt} = \underbrace{Nitrif}_{\text{Nitrification}} - \underbrace{\sum_i UptPhy_i}_{\text{Assimilation}} \tag{2.20}$$

Pour l'ammonium :

$$\frac{dNH_4}{dt} = \underbrace{\sum_i ExcZoo_i}_{\text{Excrétion Zoo}} + \underbrace{ExcBac}_{\text{Excrétion Bac}} - \underbrace{Nitrif}_{\text{Nitrification}} - \underbrace{\sum_i UptPhy_i}_{\text{Assimilation Phy}} - \underbrace{UptBac}_{\text{Assimilation Bac}} \tag{2.21}$$

Pour le phosphate :

$$\frac{dPO_4}{dt} = \underbrace{\sum_i ExcZoo_i}_{\text{Excrétion Zoo}} + \underbrace{ExcBac}_{\text{Excrétion Bac}} - \underbrace{\sum_i UptPhy_i}_{\text{Assimilation Phy}} - \underbrace{UptBac}_{\text{Assimilation Bac}} \tag{2.22}$$

Pour le silicate :

$$\frac{dSiO_4}{dt} = \underbrace{Exu_3}_{\text{Exsudation}} + \underbrace{Rem_l + Rem_h}_{\text{Remineralisation}} - \underbrace{\sum_i UptPhy_i}_{\text{Assimilation Phy}} \tag{2.23}$$

Matière organique dissoute

La matière organique dissoute (DOM) constitue un autre compartiment de par son importance dans le fonctionnement des bactéries. On la trouve sous les formes suivantes : carbone, azote et phosphore. Ce compartiment est alimenté par la reminéralisation, par le « sloppy feeding »(ou « messy feeding ») du zooplancton (proies males broutées, restant partiellement consommées par le zooplancton), mais aussi par le processus d'exsudation du phytoplancton. La matière organique dissoute est aussi assimilée par les bactéries.

$$\underbrace{\frac{dDOX}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{\sum_i Exu_i}_{\text{Exsudation}} + \underbrace{\sum_i MessyFeed_i}_{\text{"Messy feeding"}} + MortBac + \underbrace{Rem_l + Rem_h}_{\text{Remineralisation}} - \underbrace{UptBac_{DOX}}_{Assimilation} \quad (2.24)$$

avec X ∈ [C,N,P]

Matière organique particulaire (non-vivante)

La matière organique particulaire (Particulate Organic Matter en anglais, POM) se retrouve sous différentes formes dans le modèle : carbone, azote, phosphore, silice, et chlorophylle. Il faut noter que cette variable inclut uniquement la matière organique non-vivante, ce qui peut porter à confusion vis-à-vis de la définition utilisée généralement pour la mesure en écologie marine et qui correspond à la matière organique particulaire vivante et non-vivante. Elle est aussi divisée en deux catégories de taille, qualifiées de légère ou petite (≤ 50 µm, POM_l) ou lourde ou grande (> 50 µm, POM_h) et caractérisées par leur vitesse de chute. Ce compartiment est alimenté essentiellement par les particules détritiques rejetées par les différents organismes et par les cadavres d'organismes morts (nécromasse). Elle peut être ensuite reminéralisée en matière organique dissoute. Le dépôt de matière organique sur le fond alimente le compartiment sédimentaire au sein duquel elle pourra aussi être reminéralisée.

$$\underbrace{\frac{dXDet_l}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{\sum_i MortPhy_i}_{\text{Phytoplancton}} + \underbrace{\sum_i fr_{Det_l}^{MortZoo_i} \times MortZoo_i}_{\text{Zooplancton}} + \underbrace{\sum_i Eges_i}_{\text{Egestion}} - \underbrace{Rem_l}_{\text{Remineralisation}} - \underbrace{\sum_j Graz_{j,Det_l}}_{\text{Broutage}} \quad (2.25)$$

avec X ∈ [C,N,P,Si]

$$\underbrace{\frac{dChlDet_l}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{\sum_i MortPhy_i}_{\text{Phytoplancton}} + \underbrace{\sum_i Eges_i}_{\text{Egestion}} - \underbrace{Rem_l}_{\text{Remineralisation}} \tag{2.26}$$

$$\underbrace{\frac{dXDet_h}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{\sum_i \left(1 - fr_{Det_l}^{MortZoo_i}\right) \times MortZoo_i}_{\text{Mortalité du zooplancton}} - \underbrace{Rem_h}_{\text{Remineralisation}} - \underbrace{\sum_j Graz_{j,Det_h}}_{\text{Broutage}} \tag{2.27}$$

avec X ∈ [C,N,P,Si]

Bactéries

Le modèle inclut un compartiment pour les bactéries hétérotrophes (de taille souvent comprise entre 0.3 et 1 µm) participant à la reminéralisation de la matière organique particulaire et qui parfois, peuvent être en compétition avec les organismes autotrophes pour l'assimilation de nutriments. Ce modèle s'appuie sur les développements de Anderson et Pondaven (2003). L'évolution de ce compartiment dépend de l'assimilation de la matière dissoute par les bactéries, du rejet de nutriments, de leur mortalité et de la pression de prédation.

$$\underbrace{\frac{dCBac}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{GrowthBac}_{\text{Croissance}} - \underbrace{MortBac}_{\text{Mortalité}} - \underbrace{\sum_j Graz_{j,Bac}}_{\text{Prédation subie}} \tag{2.28}$$

Phytoplancton

Le modèle inclut 3 classes de taille de phytoplancton : pico-phytoplancton (0.7 - 2 µm, Phy_1), nano-phytoplancton (2 - 20 µm, Phy_2) et micro-phytoplancton (20 - 200 µm, Phy_3, constitué principalement des diatomés). En Méditerranée, c'est plutôt le nano-phytoplancton qui domine la biomasse phytoplanctonique sur la plus grande partie de l'année. Le groupe des diatomées peut également contribuer grandement à cette biomasse durant les périodes de blooms. Ces trois classes de taille du phytoplancton participent à l'apport d'oxygène via le processus de photosynthèse et alimentent les maillons trophiques supérieurs, tels que les différents groupes du zooplancton. Elles contribuent aussi à l'évolution de la matière organique particulaire non-vivante et dissoute via les processus de mortalité et d'exsudation respectivement. Le

micro-phytoplancton (Phy_3) peut aussi alimenter le contenu du compartiment sédimentaire par dépôt.

$$\underbrace{\frac{dCPhy_i}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{GPP_i}_{\text{Croissance brute}} - \underbrace{RespPhy_i}_{\text{Respiration}} - \underbrace{Exu_i}_{\text{Exsudation}} - \underbrace{\sum_j Graz_{j,Phy_i}}_{\text{Prédation subie}} - \underbrace{MortPhy_i}_{\text{Mortalité}} \tag{2.29}$$

$$\underbrace{\frac{dXPhy_i}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{UptPhy_i}_{\text{Assimilation}} - \underbrace{Exu_i}_{\text{Exsudation}} - \underbrace{MortPhy_i}_{\text{Mortalité}} - \underbrace{\sum_j Graz_{j,Phy_i}}_{\text{Prédation subie}} \tag{2.30}$$

avec X ∈ [N,P,Si]

$$\underbrace{\frac{dChlPhy_i}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{SynthChl_i}_{\text{Photosynthèse}} - \underbrace{MortPhy_i}_{\text{Mortalité}} - \underbrace{\sum_j Graz_{j,Phy_i}}_{\text{Prédation subie}} \tag{2.31}$$

Zooplancton

Le modèle inclut 3 classes de taille du zooplancton : nano-zooplancton (5 - 50 µm, Zoo_1, généralement des flagellés bactérivores et les petits ciliés), micro-zooplancton (50 - 200 µm, Zoo_2, principalement les ciliés et certains gros flagellés) et méso-zooplancton (> 200 µm, Zoo_3, composé principalement de copépodes). On considère que le zooplancton possède des ratios internes entre éléments (C, N, P, Si) constants. La biomasse de chaque compartiment zooplanctonique n'est donc exprimée que pour un seul élément, en carbone ($CZoo_1$, $CZoo_2$, $CZoo_3$, tableau 2.1). Situé en haut de la chaîne trophique microbienne, son rôle est déterminant dans la transmission de matières et d'énergie vers les maillons trophiques supérieurs. Le fonctionnement du zooplancton est régi par : le broutage, la mortalité naturelle, la respiration basale, l'excrétion servant à maintenir sa composition interne constante, l'égestion, le « sloppy feeding »(ou « messy feeding ») et la prédation par des organismes appartenant aux échelons trophiques supérieurs.

$$\underbrace{\frac{dCZoo_i}{dt}}_{\text{Taux de variation}} = \underbrace{GrowthZoo_i}_{\text{Croissance}} - \underbrace{RespZoo_i}_{\text{Respiration}} - \underbrace{\sum_j Graz_{j,Zoo_i}}_{\text{Prédation subie}} - \underbrace{MortZoo_i}_{\text{Mortalité}} \tag{2.32}$$

Huîtres

Le modèle inclut également un nouveau compartiment ayant pour objectif de modéliser le forçage important exercé par la filtration et l'excrétion des huîtres sur les compartiments trophiques inférieurs (bactéries, phytoplancton, zooplancton). Ce compartiment a été introduit dans le modèle Eco3m-S durant cette thèse. Il n'a pas pour vocation la modélisation réaliste de la vie d'une huître et donc de sa biomasse. L'introduction de ce nouveau compartiment a fait l'objet d'une publication dans le journal *Marine Ecology Progress Series* (Caillibotte et al., 2020, disponible en annexe A1) dans laquelle plus de détails sont disponibles. L'insertion de ce compartiment repose sur un travail en 0D, c'est-à-dire modélisant la dynamique des composantes biologiques et chimiques présentes dans une colonne d'eau. Les équations régissant ce nouveau compartiment découlent du travail de Chapelle et al. (2000). Les huîtres filtrent les particules présentent en suspension dans la colonne d'eau et rejettent un biodépôt alimentant le compartiment de matière organique particulaire.

$$\frac{dCOyster}{dt} = \underbrace{\sum_{j} Filt_j}_{\text{Filtration}} - \underbrace{BiodO}_{\text{Biodépôt}} \tag{2.33}$$

A la suite d'une étude expérimentale menée par Mostajir et al. (2015) en mésocosme, souhaitant mettre en avant l'impact des huîtres en tant que prédateur supérieur sur la réponse structurelle et fonctionnelle du réseau trophique microbien, une procédure d'optimisation des paramètres a été mise en place sur le modèle 0D contenant le nouveau compartiment d'huître (Caillibotte et al., 2020). Cette procédure d'optimisation des paramètres a été effectuée en deux grandes étapes : une première expérience avec le modèle sans les huîtres et une seconde avec le modèle comprenant le huîtres. Les observations effectuées durant l'expérience en mésocosme (concentrations en nitrate, phosphate, silicate, DOC, chlorophylle a et biomasse bactérienne) (Mostajir et al., 2015) ont été assimilées durant la procédure d'optimisation des paramètres. Le modèle 0D ainsi optimisé a montré un bon accord avec les données d'observations que ce soit pour l'expérience de 'Contrôle', sans les huîtres, ou 'Huîtres', avec les huîtres.

La totalité des paramètres pouvaient être modifiés par la procédure d'optimisation, néanmoins seulement un petit nombre de ces paramètres furent effectivement modifiés de façon significative. C'est le cas par exemple des paramètres contrôlant les processus des

Table 2.2 – Nouveaux paramètres pour les huîtres introduits dans le modèle Eco3m-S. (1) Chapelle et al. (2000), (2) Le Gall et al. (1997), (3) Defossez & Hawkins (1997), (4) De Crignis (2007), (5) Dupuy et al. (2000), (6) Grant et al. (2008), (7) Mazouni (1995), (8) Le Gall & Raillard (1988). Zoo : zooplancton ; Phy : phytoplancton ; POM : matière organique particulaire. Les paramètres sont sans dimension, excepté pour le taux de filtration (s^{-1}) et la température de référence des huîtres (°C).

Name		Initial value	Final value	Resolution
Maximal filtration rate[1]	$filt_0$	2.31×10^{-7}	2.02×10^{-7}	0.05
Filtration efficiency on Zoo_3	$effO_{Zoo3}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on Zoo_2[2,3,4,5]	$effO_{Zoo2}$	0.10	0.10	0.00
Filtration efficiency on Zoo_1[2,3,4,5]	$effO_{Zoo1}$	0.15	0.15	0.00
Filtration efficiency on Phy_3[2,4,5]	$effO_{Phy3}$	0.50	0.45	0.02
Filtration efficiency on Phy_2	$effO_{Phy2}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on Phy_1	$effO_{Phy1}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on bacteria[2,4]	$effO_{Bact}$	0.05	0.05	0.00
Filtration efficiency on light non-living POM[2,6]	$effO_{lDet}$	0.10	0.10	0.00
Filtration efficiency on heavy non-living POM[2,6]	$effO_{hDet}$	0.10	0.10	0.00
Biodeposition rate[7]	$bd_{\%}$	0.30	0.34	0.02
Fraction of light non-living POM in biodeposits (with the rest being heavy)	k_{Det}	0.50	0.48	0.01
Temperature coefficient for the oyster temperature function[1]	Q_{10}^{oyster}	2.00	2.02	0.00
Reference temperature for oysters[1,8]	T_{ref}^{oyster}	18.00	21.07	0.08

bactéries, ce qui confirme l'importance des bactéries dans le fonctionnement de la chaîne trophique microbienne. Les paramètres liés aux nouveaux processus modélisés via l'ajout du compartiment des huîtres sont reportés dans le tableau 2.2.

De plus, cette étude sur le modèle 0D nous a permis d'identifier l'impact que pouvaient avoir les huîtres sur les autres compartiments modélisés. En effet, dans le modèle comprenant les huîtres, nous avons constaté une diminution de la biomasse de la communauté phytoplanctonique due à la filtration des huîtres, suggérant que les huîtres rendent le système plus hétérotrophe, par rapport à une simulation sans huîtres. En outre, nous expliquons l'augmentation de la biomasse bactérienne par une diminution de la compétition pour les nutriments entre les bactéries et la communauté phytoplanctonique. Enfin, les résultats de modélisation montrent une augmentation de la biomasse du micro-zooplancton. Ceci est expliqué par la dynamique du nano-zooplancton qui est bactérivore et qui joue le rôle de lien trophique intermédiaire entre les bactéries et ce micro-zooplancton. En conclusion, dans cette étude, les huîtres semblent favoriser les bactéries et le micro-zooplancton, tandis que la communauté phytoplanctonique est plutôt impactée négativement par leur présence.

Les valeurs obtenues pour les 180 paramètres optimisés durant cette étude n'ont pas été utilisées dans le modèle 3D présenté dans cette thèse. En effet, ces paramètres ont montré leur capacité à représenter à court terme la dynamique des composantes du réseau trophique

microbien de la lagune de Thau, pendant une période spécifique de l'année, confiné dans des mésocosmes. Néanmoins, notre modèle 3D possède une emprise sur une zone très étendue comprenant à la fois la lagune de Thau et une grande partie du Golfe du Lion. Cette emprise géographique nous a orienté vers des valeurs de paramètres correspondant au Golfe du Lion (annexe A2). Ces paramètres, définis pour chaque compartiment du modèle, proviennent d'un travail bibliographique approfondi (Auger at al., 2011) et dont les références sont disponibles dans l'annexe citée précédemment. En revanche, des paramètres adaptés au Golfe du Lion ne sont peut-être pas complètement en accord avec l'écosystème de la lagune de Thau. Ceci est discuté au sein du chapitre 7, et nécessitera vraisemblablement des développements futurs.

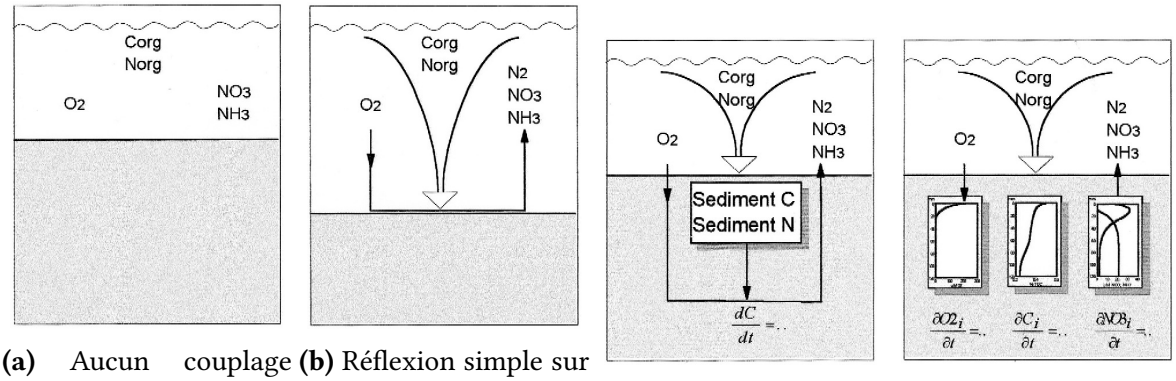
Sédiments

Le modèle est couplé avec un compartiment sédimentaire ayant pour objectif de modéliser les échanges avec les sédiments (dépôt et relargage). Ce couplage est basé sur le modèle de Soetaert et al. (2000), utilisant les paramètres adaptés au Golfe du Lion de Pastor et al. (2011) (p. ex. Kessouri 2015). Le compartiment est alimenté par le dépôt des matières particulaires présentent dans la colonne d'eau (POM et micro-phytoplancton Phy_3). Au sein de ce compartiment, une partie de la matière préalablement déposée est reminéralisée et déchargée dans la colonne d'eau sous forme de matière dissoute.

Il est important de noter que le modèle couplé ne comprend pas la remise en suspension des particules liée à l'hydrodynamisme de la colonne d'eau, due par exemple à l'influence des vagues sur le fond. Pour plus de réalisme de la part du modèle, il faudrait certainement inclure cette remise en suspension amenant d'abord un flux de matière particulaire depuis le sédiment vers la colonne d'eau. Ensuite, ce processus entraîne un flux de matière dissoute qui est donc plus important car la reminéralisation s'effectue à la fois dans la colonne d'eau et dans le compartiment sédimentaire.

On peut distinguer quatre types de couplage schématisés sur la figure 2.5. Nous avons utilisé principalement les deux plus complexes (fig. 2.5c et fig. 2.5d) durant cette thèse, afin de comptabiliser l'importance du couplage benthique dans le calcul des bilans sur notre zone d'étude. Dans cette figure, le dépôt de matière organique particulaire est noté C_{org} et N_{org}. Le flux de matière dissoute relâchée dans la colonne d'eau est noté NO_3 et NH_3. De plus, les

processus qui ont lieu dans le sédiment font intervenir une demande en oxygène représenté par O_2.



(a) Aucun couplage benthique **(b)** Réflexion simple sur le fond **(c)** Verticalement intégré **(d)** Verticalement résolu

Figure 2.5 – Différents couplages benthiques utilisés dans le modèle, d'après Soetaert et al. (2000). Les équations de ces différents couplages sont explicitées dans cette même référence.

2.2.2 Ratios intracellulaires

Une des particularités du modèle Eco3m-S est l'utilisation de quotas intracellulaires, définis pour chaque groupe fonctionnel du modèle. Certains ont des quotas fixes, comme par exemple le zooplancton, tandis que d'autres possèdent des valeurs de quotas minimales et maximales entre lesquelles l'organisme peut se trouver. Ce ratio n'est donc pas obligatoirement égal au rapport de Redfield (Redfield, 1963). Ce système permet de faire le lien mathématique entre les différents cycles biogéniques (C, N, P et Si). Les variables du modèle se présentent donc souvent sous la forme de carbone, azote, phosphore et silice et chaque cycle possède ses propres équations. En revanche, ils sont couplés via les quotas intracellulaires. Les processus biogéochimiques ainsi modélisés sont généralement régulés par le contenu interne des organismes concernés par ce même processus. En guise d'exemple, on peut citer la limitation de la croissance du phytoplancton en fonction de son quotas intracellulaire, lorsque celui-ci est compris entre les bornes minimale et maximale, qui s'exprime sous la forme de l'équation 2.34.

$$\mu = \mu_{\max} \times \min_X \left(1 - \frac{Q_X^{\min}}{Q_X}\right) \tag{2.34}$$

μ représente le taux de croissance, $\mu_{\max}$ le taux de croissance maximal lui-même dépendant de la production primaire brute, Q_X le quota intracellulaire interne du phytoplancton pour l'élément X (N, P ou Si) et $Q_X^{\min}$ le quota minimal. Le quota Q_X s'exprime par le rapport entre

l'élément X et la biomasse carbonée pour l'espèce concernée : $Q_X = (X/C)$. Si ce quota est en dessous de la valeur minimale $Q_X^{\min}$, la croissance est nulle. Si ce quota est supérieur à la valeur maximale $Q_X^{\max}$, le taux de croissance est égal au taux maximal $\mu_{\max}$.

2.2.3 Forçages et conditions aux limites

De la même façon que pour le modèle hydrodynamique, le modèle biogéochimique résout les différentes équations présentées précédemment et calcule les différentes au centre de la maille sur la même grille 3D que le modèle SYMPHONIE. De plus, le transport calculé par le modèle physique, et transmis grâce au couplage entre les deux modèles, est pris en compte. Il convient donc de définir les conditions initiales et les conditions aux limites à la surface, au fond et sur les frontières latérales.

Condition en surface

Les flux pour les variables biogéochimiques en surface sont considérés nuls.

Condition au fond

Au fond, le couplage avec le compartiment sédimentaire impose un flux sortant, correspondant au dépôt, et un flux entrant, correspondant au relargage. Le dépôt s'applique aux variables POM et au micro-phytoplancton. Le relargage alimente la colonne d'eau en matière dissoute. Les autres variables ne sont pas affectées et respectent donc une condition de flux nul à travers le fond.

Condition pour les fleuves

L'apport de matière biologiques et chimiques par les fleuves est pris en compte. Afin d'évaluer ces apports, nous avons utilisé les relevés réguliers effectués par le réseau MOOSE (Mediterranean Ocean Observing System for the Environment, https ://www.moose-network.fr) pour les apports du Rhône et pour les fleuves côtiers de l'ouest du Golfe du Lion (Hérault, Têt, Agly, Orb, Aude). Concernant les apports dans la lagune de Thau, seule La Vène est prise en compte car ce fleuve, bien que fonctionnant par intermittence durant l'année, représente la majorité des apports dans la lagune (C. Salles, *communication personnelle*). Les relevés biogéochimiques pour La Vène sur cette période n'étant pas assez réguliers pour avoir un

forçage aussi fin que pour la physique, nous avons décidé d'appliquer des concentrations constantes à la sortie du fleuve, l'apport dépendant alors uniquement du débit de celui-ci.

Conditions aux frontières

Au niveau des frontières latérales ouvertes, le modèle est forcé par un modèle couplé grande échelle opérant sur toute la Méditerranée. Les forçages sont donc déduits d'un modèle couplé SYMPHONIE – Eco3m-S, ayant une résolution de l'ordre d'un degré géographique, fournis par le Laboratoire d'Aérologie de Toulouse (LA).

Condition initiale

Les variables biogéochimiques sont initialisées en deux temps sur la grille 3D. Dans un premier temps, elles sont initialisées en interpolant les résultats du modèle SYMPHONIE – Eco3m-S grande échelle (voir paragraphe précédent) à la date de début de simulation. Dans un second temps, la lagune est initialisée différemment avec des valeurs définies grâce à une simulation 1D réalisée en amont. Cette simulation 1D fonctionne durant les 6 mois précédents la simulation 3D et est initialisée grâce à des données *in situ*.

2.3 Inventaire des données

Afin de réaliser une modélisation réaliste de l'hydrodynamisme et des processus biogéochimiques sur notre zone d'étude, nous avons eu recours à de nombreuses données d'observation. L'utilisation de ces données observées, considérées comme représentatives du milieu en un point donné au moment de l'observation, a servi plusieurs objectifs. Dans un premier temps, certaines données étaient nécessaires pour définir les conditions initiales pour la modélisation et les forçages appliqués durant la période de modélisation. C'est le cas, par exemple, des données de débits et de concentration d'éléments biogéochimiques à la sortie des fleuves. D'autre part, certaines données ont été utilisées pour comparaison afin de valider le modèle, une fois que la simulation a pu être mise en place. Les résultats de modélisation pourront en retour, une fois validés, donner des informations avec des résolutions spatiale et temporelle plus grandes et sur une zone plus étendue. Ainsi, ils peuvent expliquer certaines variations observées dans les données, qui *a priori* n'auraient pas pu être expliquées. Par

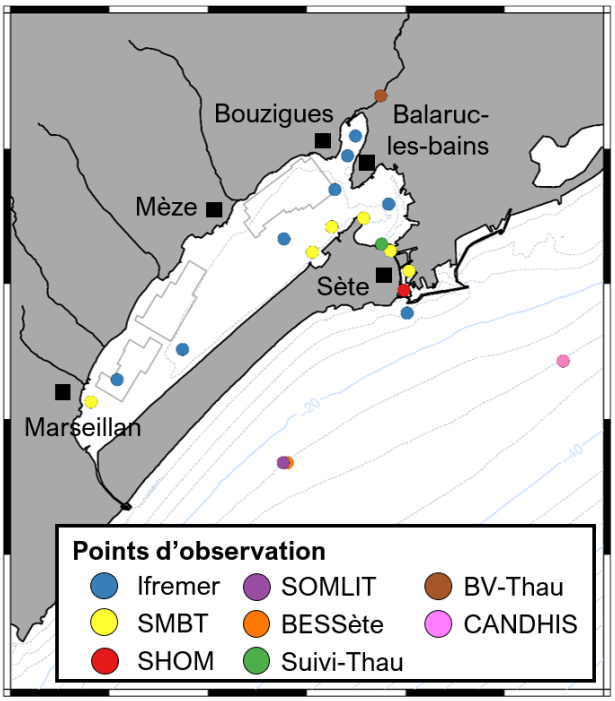


Figure 2.6 – Carte représentant les points d'observation dont les données ont été utilisées dans cette thèse. La légende sur la figure indique l'emplacement de ces observations.

ailleurs, certaines observations n'ont été ni comparées aux résultats de modélisation ni utilisées en tant que forçage. En revanche, elles ont été utiles pour définir l'environnement sur une période donnée. C'est le cas des données de vagues, non modélisées par le modèle, qui ont été très utiles pour définir des tempêtes marines sur le littorale.

La carte (fig. 2.6) montre un aperçu de l'emprise spatiale des points d'observation de variables hydrodynamiques ou biogéochimiques disponibles pour la période 2015-2016. Les observations concernant la période automnale de l'année 2008 sont détaillés dans le chapitre 4.

2.3.1 Données météorologiques et hydrodynamiques

Dans un premier temps, nous exposons ici les données hydrodynamiques disponibles sur la zone d'étude. Sachant que nous nous sommes intéressés à deux périodes distinctes (la période d'octobre - novembre 2008 et les deux années 2015-2016), les données présentées ici sont disponibles sur l'une de ces deux périodes au moins.

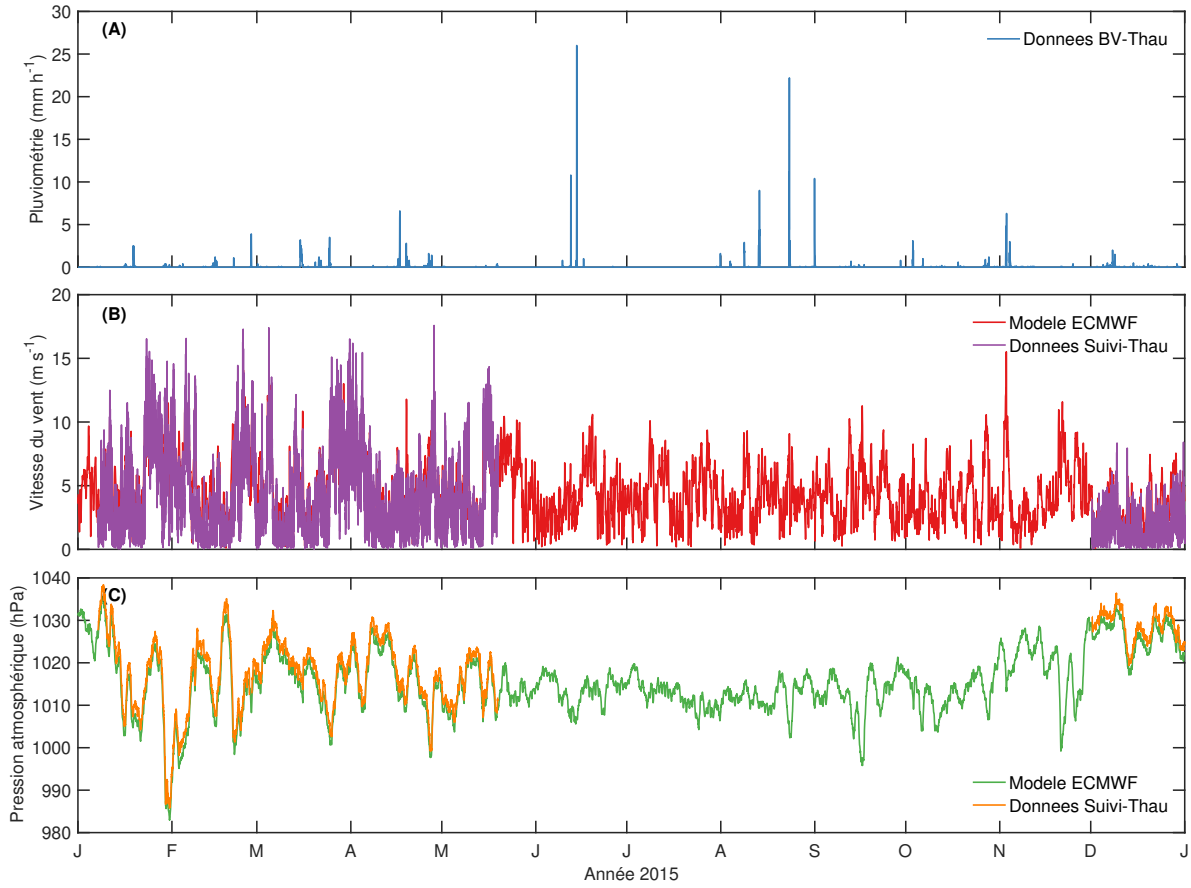


Figure 2.7 – Evolution de la pluviométrie (A, en mm h^{-1}), de l'intensité du vent (B, en m s^{-1}) et de la pression atmosphérique (C, en hPa) pour différentes sources de données sur la lagune de Thau.

Météorologie

Dans le but de définir au mieux les périodes de tempête sur la zone et les forçages appliqués à notre modèle, nous avons eu recours à plusieurs observations météorologiques mais aussi aux sorties du modèle de Météo France ECMWF. Ces sorties ont été utilisées pour forcer le modèle de circulation océanique SYMPHONIE. Elles ont été utilisées aussi bien pour la période automnale de l'année 2008 que pour les deux années 2015-2016. Sur notre zone d'étude, pour les années 2015 et 2016, nous avons pu obtenir les données du service d'observation REC-Thau (Recherche en Environnement Côtier de Thau de l'OSU OREME, http ://www.oreme.org), dans le cadre de la tâche d'observation BV-Thau (Bassin Versant de Thau), possédant trois stations météorologiques sur la zone d'étude (Clach, Montbazin et Mas Plagnol). Ces stations ont fourni des observations de pluviométrie. Nous affichons dans la figure 2.7(A) l'évolution de la pluviométrie sur l'année 2015, moyennée pour les trois stations situées autour de la lagune de Thau.

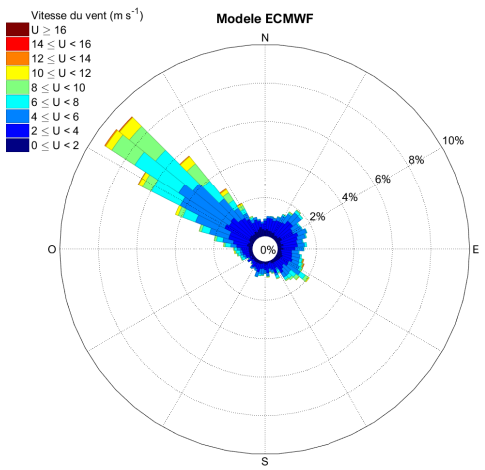


Figure 2.8 – Diagramme représentant les directions du vent sur l'année 2015 au dessus de la lagune de Thau, estimées selon les produits du modèle ECMWF. Les directions indiquées correspondent à l'origine du vent, c.-à-d. qu'un pic indiquant nord-ouest correspond à un vent provenant du nord-ouest.

Les figures 2.7(B) et 2.7(C) affichent les sorties du modèle ECMWF (European Centre for Medium-range Weather Forecasts) pour l'intensité du vent et la pression atmosphérique respectivement, pour la période 2015, au point le plus proche du centre de la lagune de Thau. On peut aussi représenter la direction des vents sur la même période (fig. 2.8), mettant en évidence les régimes de vents caractéristiques de la région.

Sur la période 2015-2016, nous avons également utilisé les observations effectuées à la station marine de Sète par la tâche d'observation Suivi-Thau (Suivi de la lagune de Thau), faisant partie aussi du service d'observation REC-Thau. Les données météorologiques observées ont été la pression atmosphérique (fig. 2.7(C)), la vitesse (fig. 2.7(B)) et la direction du vent, la température de l'air et le taux d'humidité. Les observations ont eu lieu sur deux périodes : de janvier à mai 2015 et de décembre 2015 à juillet 2016 (Mostajir et al., 2018 ; Trombetta et al., 2019).

Niveau marin

Le niveau marin est une variable importante pour notre zone d'étude car elle détermine en grande partie les échanges entre la mer et la lagune à travers les canaux. En effet, la différence de niveau entre la lagune et la mer crée un débit entrant ou sortant en fonction du signe de cette différence. Ainsi, la marée joue un rôle non négligeable dans ces échanges, par exemple. Afin

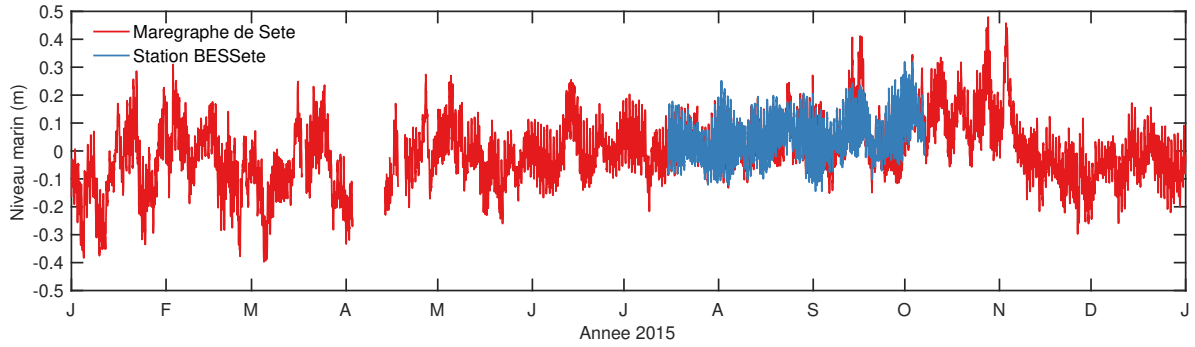


Figure 2.9 – Evolution du niveau de la mer (m) sur l'année 2015 observé au marégraphe de Sète situé dans le port de Sète (rouge) et à la station BESSète située sur l'avant-côte (bleu).

de vérifier que les résultats du modèle sont bien en accord avec les niveaux d'eau réel observés sur l'avant-côte ou dans la lagune, nous disposons de données provenant de plusieurs sources. Tout d'abord, le marégraphe de Sète, opéré par le SHOM (pour « Service Hydrographique et Océanographique de la Marine »), fournit des observations du niveau dans le port de Sète toutes les 10 minutes (fig. 2.9). Nous affichons ici seulement les données sur la période 2015-2016 mais le même type d'observations a été utilisé pour la période octobre - novembre 2008. Sur l'avant-côte, au niveau de la station BESSète, un ADCP (pour « Acoustic Doppler Current Profiler ») de fond permet d'estimer la hauteur d'eau à partir de la mesure de pression (fig. 2.9). En 2008, la station BESSète était située à l'est de Sète, en face de la ville de Frontignan. En 2015-2016, cette station était située au niveau du point SOMLIT (fig. 2.6).

Vagues

Dans le but de travailler sur les événements intenses, les données de la bouée CANDHIS (Centre d'Archivage National de Données de Houle *In Situ*), située à 7 km du port de Sète en mer. Ces données n'ont pas été utilisées pour valider les sorties du modèle car le modèle n'a pas pour vocation la modélisation des régimes de vagues. En revanche, ces données fournissent un aperçu des événements de mer qui ont pu se produire pendant notre période d'intérêt. Le vent étant le principal facteur dans la génération des vagues sur le plateau du Golfe du Lion, l'observation des données de houle nous informe aussi des dates pour lesquelles les régimes de vent étaient propices à ces événements. La bouée CANDHIS fournit un enregistrement toutes les 30 minutes (fig. 2.10).

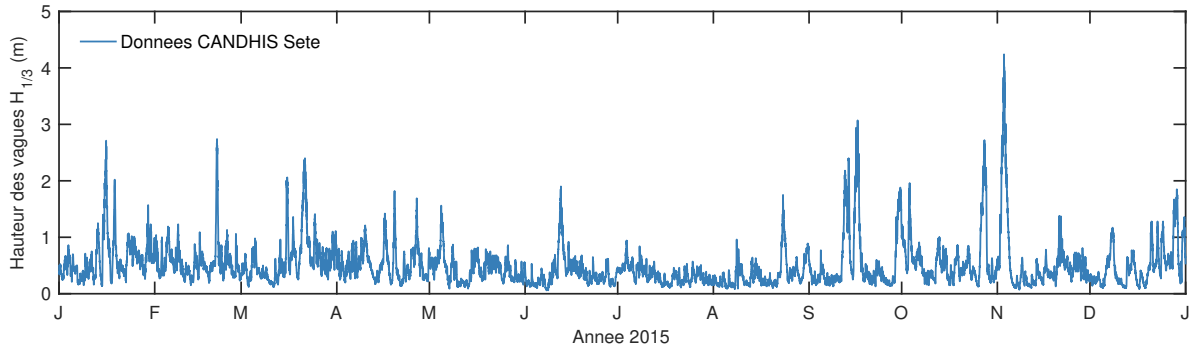


Figure 2.10 – Evolution de la hauteur significative des vagues $H_{1/3}$ (m) sur l'année 2015 au niveau de la bouée CANDHIS.

Courantologie

Afin de s'assurer de la validité de notre simulation hydrodynamique, les données de courants mesurées par un ADCP sur l'avant-côte à la station BESSète ont été utilisées. Ces observations fournissent des profils verticaux des deux composantes horizontales de la vitesse, vers le nord et vers l'est (fig. 2.11), qui peuvent être comparés aux sorties du modèle hydrodynamique SYMPHONIE.

Par ailleurs, les données des courantomètres situés dans les canaux de Sète et exploitées par le SMBT (pour « Syndicat Mixte du Bassin de Thau ») ont été mises à notre disposition pour la période 2015-2016. Ces observations fournissent une mesure de débit dans le canal toutes les 6 minutes en deux stations différentes. Le réalisme de notre simulation dépendant de façon importante des échanges entre la lagune et la mer, ces données ont été nécessaires afin de calibrer correctement ces échanges dans le modèle. Dans la première configuration de grille (voir section 2.1), les canaux numériques ont été dessinés (position géographique, largeur et profondeur) afin de reproduire les débits mesurés dans les canaux réels.

Fleuves

Concernant les fleuves, dont la connaissance des débits permet de forcer le modèle hydrodynamique SYMPHONIE, plusieurs sources ont été utilisées. D'une part, la banque de données HYDRO archive les données de débits pour de nombreuses stations en France (http ://www.hydro.eaufrance.fr/). Ces données sont produites par environ 5000 stations gérées par les services de l'Etat. Pour notre zone d'intérêt, les débits du Rhône, de l'Hérault, de l'Orb, de l'Aude, de la Têt, de l'Agly, de la Tech et de la Muga ont été récupérés. De plus, les débits de

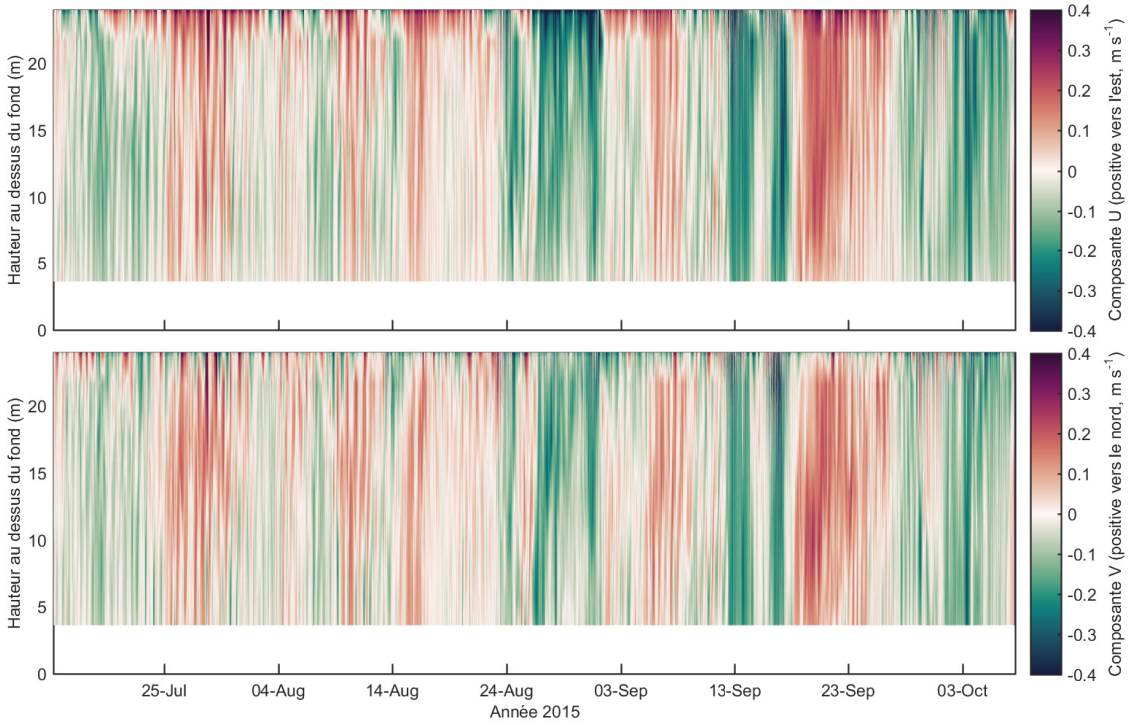


Figure 2.11 – Evolution des profils verticaux des deux composantes de vitesse, vers le nord et vers l'est, entre juillet 2015 et octobre 2015 à la station BESSète.

la Vène, qui se jette directement dans la lagune de Thau, ont été obtenus à partir des stations de la tâche d'observation BV-Thau fournissant une donnée horaire.

Température et Salinité

Les données de température et salinité ont été importantes pour la validation du modèle hydrodynamique sur notre zone d'étude. La lagune de Thau présente l'avantage d'être un site très suivi. Ainsi, sur la zone, nous disposons de plusieurs sources de données en plusieurs points géographiques.

Pour la période octobre - novembre 2008, afin de suivre la crue de La Vène, dont l'embouchure est située à l'intérieur de la lagune de Thau, la salinité a été mesurée dans l'étude de Fouilland et al. (2012). Ces données ont été mises à notre disposition pour effectuer l'expérience de modélisation décrite dans le chapitre 4.

Concernant la période 2015-2016, nous avons d'une part les bouées « sirènes », disposées sur la lagune de Thau à l'initiative du SMBT, qui fournissent des données de température et salinité en surface en quatre positions différentes avec une résolution temporelle de 6 et 15 minutes,

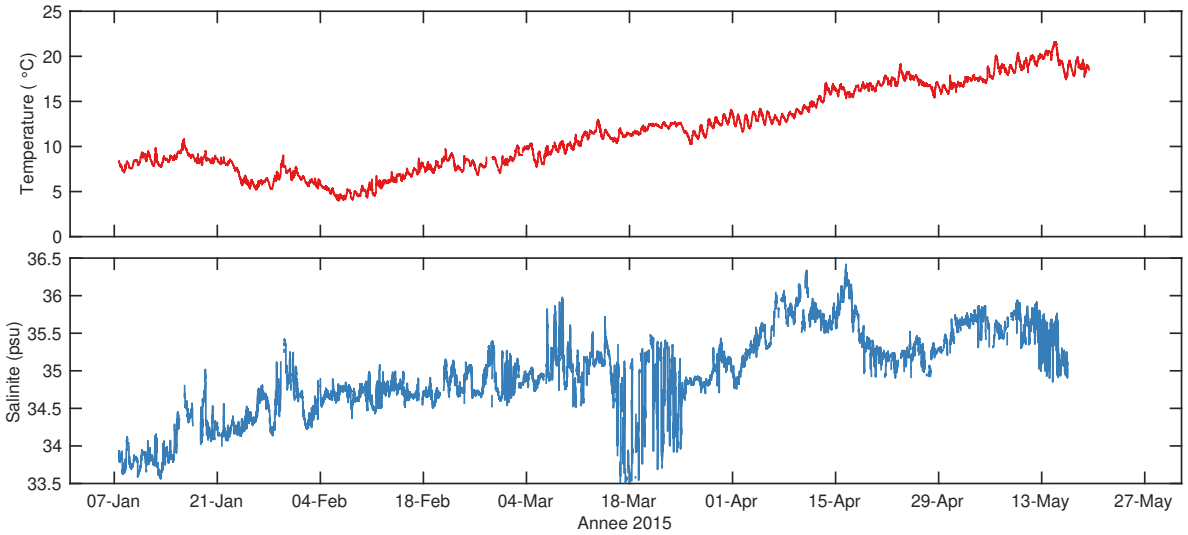


Figure 2.12 – Evolution de la température (°C) et de la salinité en surface entre janvier et mai 2015 au niveau du ponton de la station marine de Sète, dans la lagune de Thau (données Suivi-Thau).

respectivement. Dans la lagune, nous disposons aussi des données de la tâche d'observation Suivi-Thau, source de données privilégiée sur cette période puisqu'une observation haute-fréquence a été réalisée sur les années 2015-2016 (fig. 2.12, voir Trombetta et al. 2019).

De plus, l'Ifremer a mis en place de nombreux points d'observation où des relevés réguliers sont effectués, aussi bien dans la lagune que sur l'avant-côte. Enfin, nous avons utilisé les données du réseau SOMLIT (Service d'Observation en Milieu LITtoral) dont les relevés réguliers à la station SOMLIT-Sète, situées à 4 km de la côte, en face de la lagune de Thau, ont débuté en 2015 (fig. 2.13).

2.3.2 Données biogéochimiques

Dans un second temps, nous avons fait un inventaire non-exhaustif des données biogéochimiques présentes sur la zone pour répondre à plusieurs objectifs : la définition des forçages ou des valeurs initiales pour le modèle biogéochimique et la validation *a posteriori* des résultats de modélisation.

Fleuves

Afin de définir correctement les apports biogéochimiques au niveau de l'embouchure des fleuves côtiers, nous avons utilisé les données du service d'observation MOOSE (Mediterranean Ocean

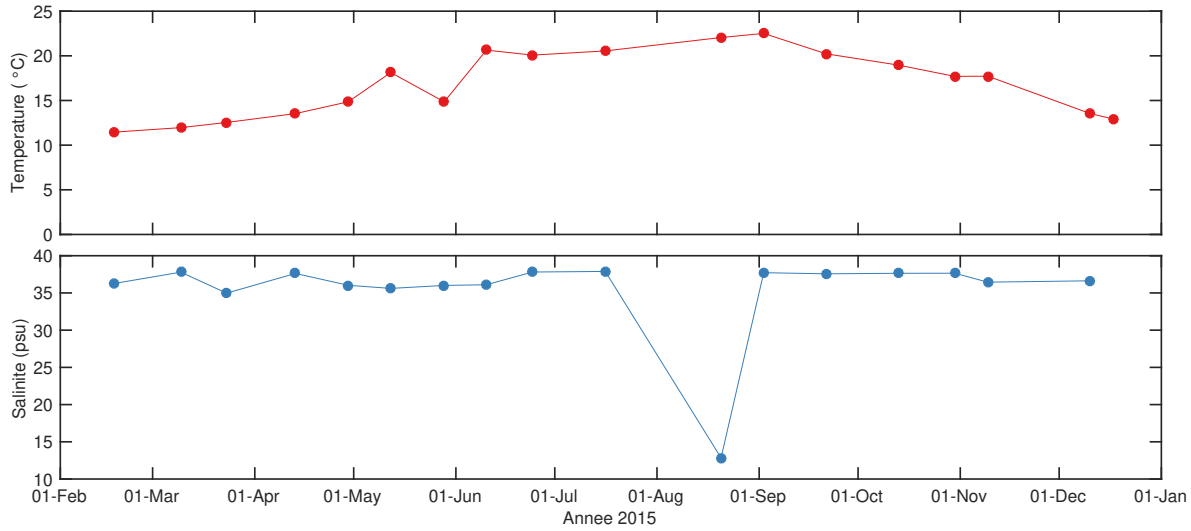


Figure 2.13 – Evolution de la température (°C) et de la salinité (psu) en surface entre février et décembre 2015 au niveau de la station SOMLIT-Sète, sur l'avant-côte (données SOMLIT).

Observing System for the Environment, https ://www.moose-network.fr) en ce qui concerne le Rhône et les fleuves de l'Ouest du Golfe du Lion (Aude, Hérault, Muga, Orb, Tech et Têt). Pour le Rhône, nous avons eu à notre disposition des données journalières de concentration en sels nutritifs (nitrate, nitrite, ammonium, silicate, phosphate) et en matière particulaire et organique dissoute. Pour la Têt, nous disposons de relevés hebdomadaires des mêmes variables. Pour les autres fleuves, nous avons récupéré des données mensuelles.

Pour La Vène, pour la période d'octobre - novembre 2008, des relevés biogéochimiques ont été effectués et mis à notre disposition pour notre expérience de modélisation. Ainsi, l'apport fluvial sur la période automnale de 2008 est complètement réaliste. En revanche, pour 2015-2016, nous avons dû travailler avec des données trop irrégulières dans le temps. Nous avons donc choisi d'utiliser les données disponibles afin d'estimer des concentrations constantes à la sortie de La Vène. Ainsi, la quantité de matière dissoute ou particulaire entrant par La Vène ne dépend plus que du débit de celle-ci.

Lagune de Thau

La lagune de Thau représentant des enjeux économiques important basés sur les activités marines, de nombreux relevés biogéochimiques ont été mis en place sur cette zone.

Pour la période automnale de l'année 2008, l'étude de l'événement par Fouilland et al. (2012) a pu fournir des données d'observation qualitatives. La concentration en nutriments (ammonium,

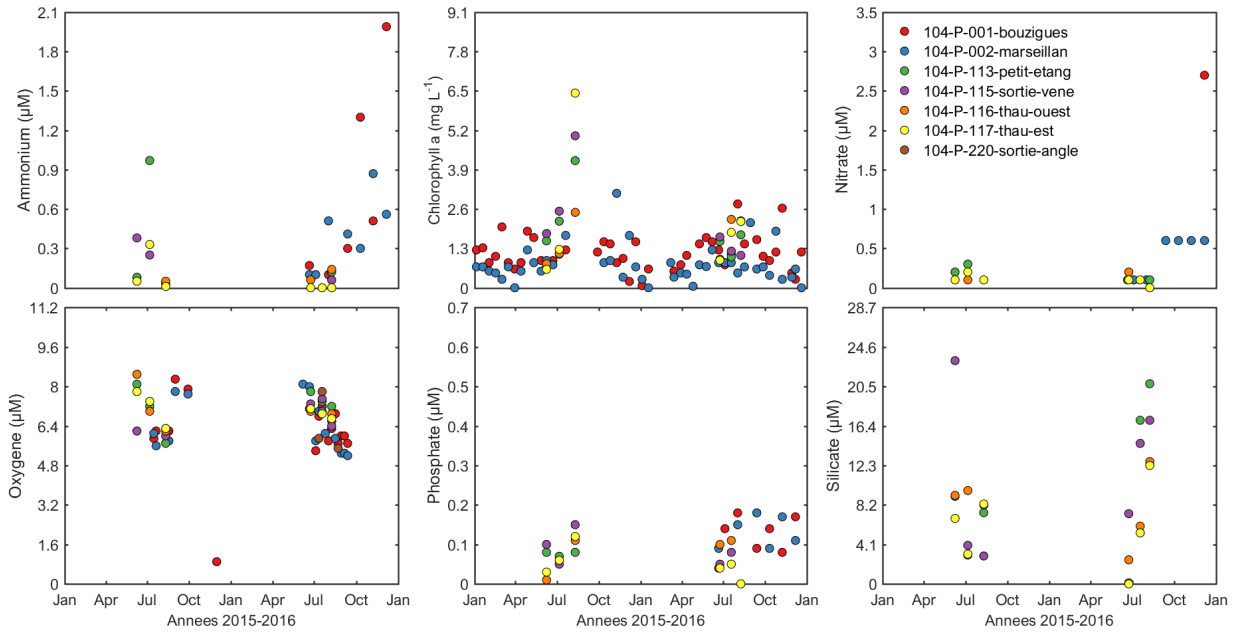


Figure 2.14 – Evolution de la concentration en ammonium, chlorophylle *a*, nitrate, oxygène, phosphate et silicate sur 2015-2016, pour différents points d'observation situés dans la lagune de Thau. Données Ifremer.

nitrate et nitrite, phosphate et silicate), en carbone organique dissout (DOC), en biomasse carbonée du phytoplancton et des bactéries, ainsi que la concentration en chlorophylle *a* ont été disponibles le long d'un gradient de salinité due à la crue de La Vène (voir chapitre 4 et figure 4.1).

Pour la période 2015-2016, nous avons utilisé deux sources de données sur cette zone. Dans un premier temps, nous avons récupéré des données de concentration en sels nutritifs, en oxygène et en chlorophylle *a* produites par l'Ifremer sur sept stations dans la lagune (fig. 2.14). On peut voir que le suivi en chlorophylle *a* est nettement plus régulier que le suivi pour les sels nutritifs. Les relevés de concentration en oxygène dissout sont effectués plus généralement durant l'été.

Sur la période 2015-2016, la tâche d'observation Suivi-Thau a fourni des données haute-fréquence de fluorescence, proxy de la concentration en chlorophylle *a* (fig. 2.15(B)), de concentration en oxygène dissout (fig. 2.15(A)) et de turbidité (Mostajir et al., 2018). Les abondances des phytoplanctons produites de façon hebdomadaire non pas été exploitées pour la validation du modèle biogéochimique (voir Trombetta et al 2019).

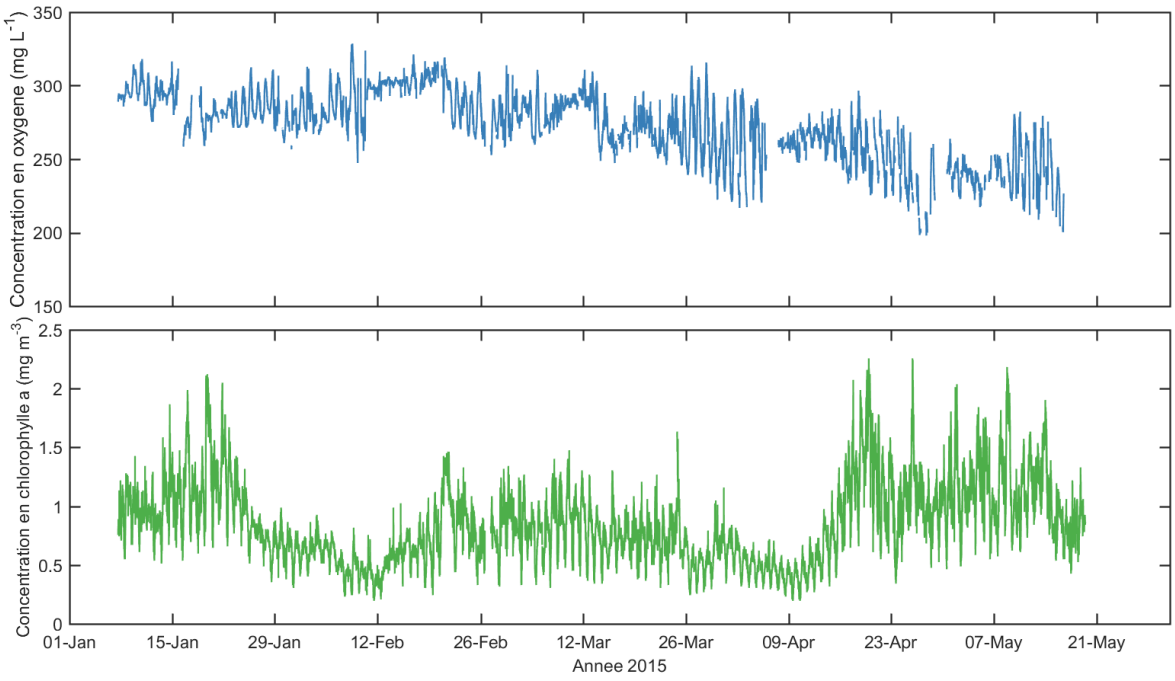


Figure 2.15 – Evolution de la concentration en oxygène (A) et en chlorophylle *a* (B) de janvier à mai 2015, mesurées au niveau du ponton de la station marine de Sète, dans la lagune de Thau. Données Suivi-Thau.

Avant-côte de la lagune

Sur l'avant-côte, nous disposons de deux points d'observation pour les données biogéochimiques. Ces données ont été disponibles seulement pour la période 2015-2016. Le premier point est la station SOMLIT-Sète. Des relevés mensuels à bimensuels ont démarré en février 2015 afin de mesurer la concentration en sels nutritifs (nitrate, nitrite, ammonium, phosphate et silicate) (fig. 2.16), en matière particulaire (carbone et azote), en oxygène dissout et en chlorophylle *a*. D'autres variables biogéochimiques sont mesurées mais n'ont pas été utilisées dans cette thèse.

De plus, un nouveau point d'observation Ifremer a été utilisé. Celui-ci est situé à la sortie du port de Sète. Nous avons récupéré des données de concentration en nitrate, ammonium, phosphate, oxygène et chlorophylle *a* sur la période 2015-2016.

Enfin, en guise de synthèse, le tableau 2.3 recense les différents points d'observation et les caractéristiques associées.

Table 2.3 – Tableau de synthèse faisant l'inventaire des données utilisées pour le forçage, la calibration ou la validation du modèle couplé.

Nom	Organisme	Caractéristiques	Frequence	Position	Profondeur
BESSète	**REC-Thau (OSU OREME)**	Courants et niveaux d'eau (ADCP et Seaguard)	10 min	003°38'22.62"E, 043°20'02.10"N	26 m (fond)
Candhis	**Cerema**	Houle	30 min	003°46.777'E, 043°22.290'N	surface
Courantomètres	**SMBT (exploitation Suez)**	débits sous le pont sadi-carnot	10 min	003°41'32.16"E, 043°24'44.05"N	-
		débits sous le pont victoire	10 min	003°42'06.01"E, 043°24'17.27"N	-
ECMWF (modèle)	**European Union**	Vents, précipitations, chaleur, PAR	horaire	Grille	-
Fleuves	**MOOSE**	Rhone : débits, biogéochimie	horaire	004°37'16.39"E, 043°40'43.21"N	-
	HSM	La Vène : débits	horaire	003°41'14.298"E, 043°28'10.092"N	-
	MOOSE	Tet : débits, biogéochimie	horaire	002°59'49.96"E, 042°42'38.45"N	-
		Hérault : débits, biogéochimie		003°28'46.27"E, 043°17'33.43"N	-
		Orb : débits, biogéochimie		3°17'52.34"E, 43°15'6.44"N	-
		Aude : débits, biogéochimie		3°14'7.00"E, 43°12'56.52"N	-
		Tech : débits, biogéochimie		2°59'25.74"E, 42°35'8.13"N	-
		Muga : débits, biogéochimie		3° 6'20.56"E, 42°14'39.79"N	-
Marégraphe	**SHOM**	Niveaux d'eau au port de Sète	10 min	3.699105°E, 43.397633°N	surface
Sirènes	**SMBT**	Barrou : température et salinité	10 min	003°40'43.09"E, 043°25'27.43"N	surface
		Ile de Thau : température et salinité		003°39'45.09"E, 043°25'15.88"N	surface
		Pont levis : température et salinité		003°39'10.06"E, 043°24'42.11"N	surface
		Marseillan : température et salinité		003°32'26.72"E, 043°21'23.00"N	surface
SOMLIT	**SNO SOMLIT (CNRS)**	Sète : température, salinité, biogéochimie	bi-mensuel	003°38'22.62"E, 043°20'02.10"N	Profils verticaux
Suivi-Thau	**REC-Thau (OSU OREME)**	Ponton station marine Sète : T, S, fluorescence, turbidité,	10 min	3°41'16" E, 43°24'53"N	1.5m au-dessus du fond
104-P-115-TANG-Crique de l'angle	**Ifremer**	T, S, Turbidité, Ammonium, Nitrate, Phosphate, Silicate, Chl-a, Oxygene	saisonnier à mensuel	3,6745372°E, 43,45464°N	Surface
104-P-220-Thau-Crique de l'angle		T, S, Turbidité, Oxygene, Phytoplancton		3,6705372°E, 43,447304°N	Surface
104-P-001-Bouzigues (a)		T, S, Turbidité, Ammonium, Nitrate, Phosphate, Silicate, Chl-a, Oxygene, Phytoplancton		3,664119°E, 43,434853°N	Surface
104-P-113-TPE-Petit etang		T, S, Turbidité, Ammonium, Nitrate, Phosphate, Silicate, Chl-a, Oxygene		3,6913714°E, 43,42947°N	Surface et fond
104-P-117-TE-Thau Est		T, S, Turbidité, Ammonium, Nitrate, Phosphate, Silicate, Chl-a, Oxygene		3,6383705°E, 43,416637°N	Surface et fond
104-P-002-Marseillan (a)		T, S, Turbidité, Ammonium, Nitrate, Phosphate, Silicate, Chl-a, Oxygene, Phytoplancton		3,55394°E, 43,36461°N	Surface
104-P-116-TW-Thau Ouest		T, S, Turbidité, Ammonium, Nitrate, Phosphate, Silicate, Chl-a, Oxygene		3,587037°E, 43,3758°N	Surface et fond
102-P-007-Sete Mer		T, S, Turbidite		3,7006861°E, 43.389233°N	Surface

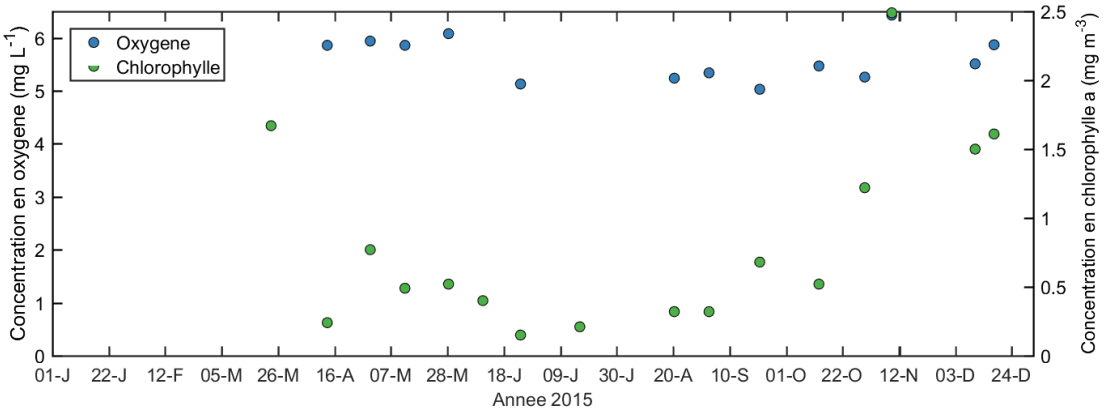


Figure 2.16 – Evolution de la concentration en oxygène (bleu) et en chlorophylle *a* (vert) sur l'année 2015, mesurées au niveau de la station SOMLIT-Sète. Données SOMLIT.

2.4 Calcul des bilans biogéochimiques

Durant cette thèse, nous nous sommes intéressés aux bilans biogéochimiques (en carbone, azote, phosphore et silice) et à leur évolution au cours du temps pour deux zones littorales : la lagune de Thau et son avant-côte (fig. 2.17). La lagune de Thau est facilement délimitable par ses côtes et par les canaux qui assurent les échanges avec la mer ouverte. La zone avant-côte a été délimitée de façon arbitraire pour englober la zone d'échange entre la lagune et la mer. Cette zone est délimitée par :

- une frontière nord correspondant au lido et aux plages du littoral,
- une frontière sud suivant l'isobathe 40m,
- des frontières est et ouest perpendiculaires aux isobathes.

Cette configuration pour l'avant-côte permet de différencier des flux « longshore », c.-à-d. longeant les côtes, des flux « cross-shore », c.-à-d. perpendiculaires à la côte.

Pour chaque zone ainsi définie, nous pouvons calculer le stock présent dans la zone pour chaque variable biogéochimique. Cela donne une équation de la forme 2.35 en notant C (variable) la concentration de la variable biogéochimique correspondante.

$$Stock\,(\text{variable}) = \iiint_{\text{zone}} C\,(\text{variable})\,.\mathrm{d}x.\mathrm{d}y.\mathrm{d}z \tag{2.35}$$

De plus, nous pouvons calculer les flux transitant par les frontières latérales (découlant du transport et comprenant les termes d'advection et de diffusion), les flux échangés avec le

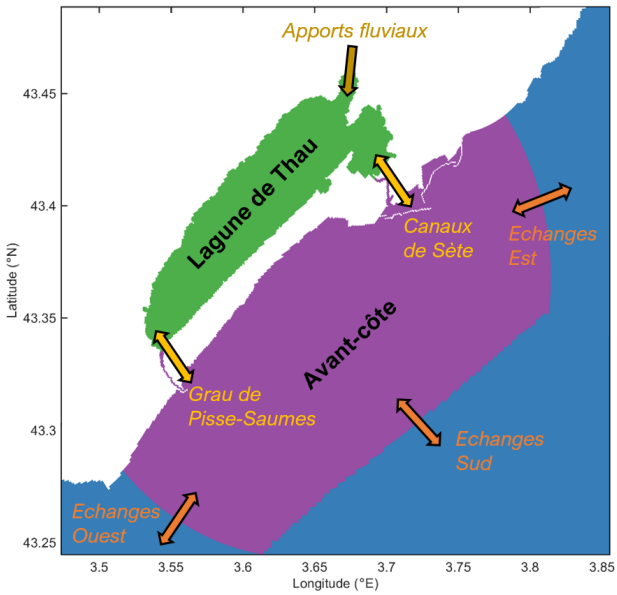


Figure 2.17 – Carte représentant les zones "Lagune de Thau " et "Avant-côte" définies afin d'effectuer les calculs de bilans et de flux. Les flux latéraux y sont aussi représentés. Les échanges avec le sédiment au fond ne sont pas représentés sur cette figure.

compartiment sédimentaire et les apports fluviaux (seulement pour la lagune de Thau). Par convention, les flux sont positifs lorsqu'ils sont dirigés vers l'intérieur de la zone considérée et négatifs lorsqu'ils sont sortants. Pour la lagune de Thau, les flux latéraux sont les échanges avec la mer à travers le canal de Sète (est) et à travers le grau de Pisse-Saumes (ouest). Pour l'avant-côte, nous avons les échanges avec la lagune (nord) et les échanges avec la mer ouverte à travers les trois frontières (ouest, sud et est).

Pour que le bilan soit équilibré pour chaque variable biogéochimique, il manque enfin les termes de sources et de puits liés aux processus biogéochimiques. Finalement, on obtient le bilan suivant pour chaque variable biogéochimique.

$$\text{Variation de stock (variable)} = \text{Flux entrants} - \text{Flux sortants} + \left.\frac{\mathrm{d}C\,(\text{variable})}{\mathrm{d}t}\right|_{\text{biogeochimie}} \tag{2.36}$$

En revanche, si l'on considère la totalité du bilan biogéochimique pour la zone, ces derniers termes se compensent car il n'y a pas de création ou de perte de matière. En conséquence, sur le bilan total, nous obtenons l'équation :

$$\text{Variation de stock}_{[\text{C, N, P, Si}]} = \text{Flux entrants} - \text{Flux sortants} \tag{2.37}$$

Chapitre 3

Modélisation de l'impact des huîtres sur la chaîne trophique microbienne

3.1 Contexte

Cette thèse a eu comme premier objectif l'insertion d'un compartiment supplémentaire au modèle biogéochimique pour apprécier les flux de matière correspondant à la présence des huitres. Les organismes filtreurs, comme les huîtres, ont un impact loin d'être négligeable sur le fonctionnement de l'écosystème et l'insertion de ce nouveau compartiment dans le modèle vise à modéliser à la fois le processus de filtration, d'excrétion et de biodéposition des huîtres (au sens de Martin et al., 1989). Ce développement a permis d'améliorer la représentation numérique de l'écosystème de la lagune de Thau, dans un objectif d'implémenter un modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique plus réaliste sur la zone d'étude. Ce travail a fait l'objet d'une publication scientifique présentée en Annexe 1 (Caillibotte et al., 2020).

Dans de nombreuses zones côtières telles que la lagune de Thau, l'activité des bivalves, telle que les huîtres, exerce une influence importante sur les écosystèmes côtiers (par exemple Dupuy et al. 1999, 2000, Chapelle et al. 2000, Mostajir et al. 2015), et une augmentation du nombre de fermes conchylicoles dans des zones spécifiques aura certainement un impact sur leurs écosystèmes, ainsi que sur leurs écosystèmes voisins. Les processus mises en œvre par les bivalves peuvent être résumés par trois fonctions principales (Richard et al. 2019) : la filtration (Dupuy et al. 2000, Trottet et al. 2008), l'excrétion (Mazouni 2004, Richard et al. 2007, Jansen et

al. 2011), et la biodéposition (Callier et al. 2006, 2009, Robert et al. 2013). La filtration des huîtres retient de manière sélective en taille les particules vivantes et non-vivantes en suspension dans la colonne d'eau (Gosling 2015, Bayne 2017). Plusieurs études ont examiné le type et la taille des particules piégées par les huîtres, allant de 3 à 5 μm (Barillé et al. 1993, Dupuy et al. 1999, 2000) jusqu'à 500 μm (Barillé et al. 1993, Dupuy et al. 2000, Gosling 2015 et références incluses), incluant le nano- (3-20 μm) et le micro-plancton (20-200 μm), comprenant le phyto-, le protozoo- et le métazooplancton. La biodéposition des huîtres, résultant de la production de fèces et de pseudo-fèces (Haven et Morales-Alamo 1966), peut également influencer l'écosystème car elle affecte la composition de la matière organique particulaire totale et le recyclage des nutriments. Souchu et al. (2001), en comparant la répartition des particules en suspension et des nutriments dissous entre les parcs ostréicoles de la lagune de Thau et les zones voisines non utilisées pour l'ostréiculture, ont montré que l'azote des biodépôts, qui s'accumule à l'interface eau-sédiment, était recyclé par reminéralisation en ammonium, stimulant ainsi la biomasse phytoplanctonique.

Dans les zones exploitées, les bivalves peuvent modifier la structure des communautés planctoniques (par exemple, Froján et al. 2014, Mostajir et al. 2015). Une étude visant à évaluer les impacts structurels et fonctionnels des huîtres sur le réseau microbien et le métazooplancton a ainsi été menée en mésocosmes (Mostajir et al. 2015). Dans cet environnement confiné de mésocosmes, les auteurs ont estimé l'indice structurel représenté par le rapport entre la biomasse carbonée des organismes autotrophes et hétérotrophes (A :H), indiquant que le statut du réseau microbien devenait plus hétérotrophe en présence d'huîtres.

Plusieurs études en modélisation ont permis de simuler l'évolution des huîtres ou leur influence sur les cycles biogéochimiques et d'autres composantes du réseau trophique microbien. On peut distinguer deux grandes catégories avec des approches et des objectifs différents. La première catégorie de modèles est axée sur l'évolution et la dynamique des huîtres dans un environnement spécifique. Elle comprend des modèles utilisant la théorie « Dynamic Energy Budget »(DEB) (Kooijman 1986, 2000, 2009) et d'autres modèles de croissance de population (par exemple Gangnery et al. 2001, 2003, 2004). La deuxième catégorie comprend des modèles couramment utilisés pour étudier les interactions entre les bivalves et l'environnement où les bivalves sont considérés comme un facteur de forçage pour l'écosystème. Les processus métaboliques ou trophiques ayant lieu au sein du réseau trophique microbien, sont forcés soit

par les variables environnementales physiques (par exemple, la température et la lumière, soit chimiques (les nutriments comme l'azote et le phosphore). Ces variables sont généralement intégrés dans ce type de modèles. Plusieurs études ont ainsi porté sur les cycles de l'azote et/ou du phosphore (Chapelle et al. 2000, Zaldívar et al. 2003). Parallèlement à ces développements et en raison du fort couplage entre la physique et la biologie, les modèles biogéochimiques sont régulièrement couplés avec des modèles de circulation océanique en 2D ou en 3D (Auger et al. 2014, Plus et al. 2015, Ulses et al. 2016). Il existe peu d'études sur le couplage de modèles biogéochimiques intégrant les bivalves avec des modèles hydrodynamiques. Néanmoins des développements dans ce sens sont à noter, notamment pour simuler la disponibilité de la nourriture et donc les capacités de charge des populations de bivalves (Duarte et al. 2003, Marinov et al. 2007) ou l'impact des bivalves sur la distribution spatiale du phytoplancton (Spillman et al. 2008, Cugier et al. 2010, Ibarra et al. 2014).

Le présent chapitre s'est concentré sur l'interaction entre les huîtres et les composantes du réseau trophique microbien, en utilisant une approche de modélisation 0D. Cela fait sens pour la lagune de Thau, fortement exploitée pour l'élevage des bivalves et, en particulier, les huîtres non indigènes *Crassostrea gigas*, qui sont exploitées dans la lagune depuis 1972 (Hamon et al. 2003). Une méthode d'optimisation assimilant des observations en mésocosmes (Mostajir et al., 2015) a été réalisée afin de déterminer les meilleures valeurs pour les paramètres de contrôle du modèle. La dynamique complexe d'un écosystème composé de plusieurs cycles d'éléments biogéniques (carbone, azote, phosphore et silice) a été simulée. L'étude en mésocosmes de Mostajir et al. (2015) a montré de très bons résultats expérimentaux concernant la structure et le fonctionnement du réseau microbien résultant de l'introduction des huîtres, mais certaines questions scientifiques sont restées en suspens. Ce nouveau modèle fournit des résultats haute-fréquence et alimente les réflexions sur les interactions entre les huitres et les autres organismes planctoniques. Les questions spécifiques abordées dans le cadre de cette étude sont les suivantes : (1) Quels sont les processus biogéochimiques essentiels modifiés par l'insertion des huîtres ? (2) Quels sont les impacts directs et indirects de l'insertion des huîtres sur les différentes composantes du réseau microbien ?

3.2 Matériel et méthodes

3.2.1 Données expérimentales

Une étude en mésocosmes a été menée à la plateforme MEDIMEER (MEDiterranean platform for Marine Ecosystem Experimental Research) (Mostajir et al. 2015) basée à la station marine de Sète. L'objectif était de déterminer les réponses structurelles et fonctionnelles du réseau trophique microbien à la présence des huîtres considérés comme prédateurs supérieurs du réseau trophique. Quatre mésocosmes remplis simultanément avec de l'eau de la lagune de Thau, prélevée en surface et tamisée (<1000 μm), ont été étudiés pendant 10 jours en octobre 2005 près du ponton de MEDIMEER. Deux de ces mésocosmes ne contenaient que de l'eau naturelle (« témoin »), et deux contenaient chacun 10 *Crassostrea gigas* (« huître »). Ces mésocosmes imitaient une colonne d'eau sans inclure un compartiment sédimentaire. Une pompe assurait le mélange homogène de la colonne d'eau dans chaque mésocosme.

La présente étude de modélisation ne reproduit pas toutes les observations décrites dans Mostajir et al. (2015), car seules quelques-unes d'entre elles étaient pertinentes pour le modèle. La température et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR : 400-700 nm) ont été utilisés comme forçages externes. Six variables, détaillées ci-après, ont été observées au cours de l'expérience en mésocosmes. Ces variables ont été utilisées pour initialiser le modèle numérique au jour 0 au début de l'expérience et pour l'optimisation des paramètres par la suite.

La température d'eau de mésocosmes (figure 3.1) a été mesurée toutes les 10 minutes tout au long de l'expérience. Le PAR (figure 3.1) a été enregistré toutes les 10 minutes, entre 14h00 (heure TU dans toute cette étude) le jour 0 et 23h50 le jour 7. Puis, le 8e jour, les mesures ont été interrompues en raison d'une défaillance du capteur. Cependant, pour compléter les forçages de notre modèle, les valeurs observées obtenues le jour 7 ont été reproduites les jours 8 et 9. Les concentrations en nutriments ont été déterminées avec des échantillons prélevés une fois par jour à 10h00 du jour 1 au jour 9. Les concentrations de nitrate, phosphate, silicate et carbone organique dissous (COD) sont présentées respectivement sur les figures 3.2-A et 3.3-A, 3.2-B et 3.3-B, 3.2-C et 3.3-C, et 3.2-D et 3.3-D. La concentration de chlorophylle a (Chl a) en mg m^{-3} (figures 3.2-E et 3.3-E) a été mesurée par chromatographie liquide haute performance (CLHP, ou HPLC en anglais). Les abondances bactériennes mesurées par cytométrie en flux

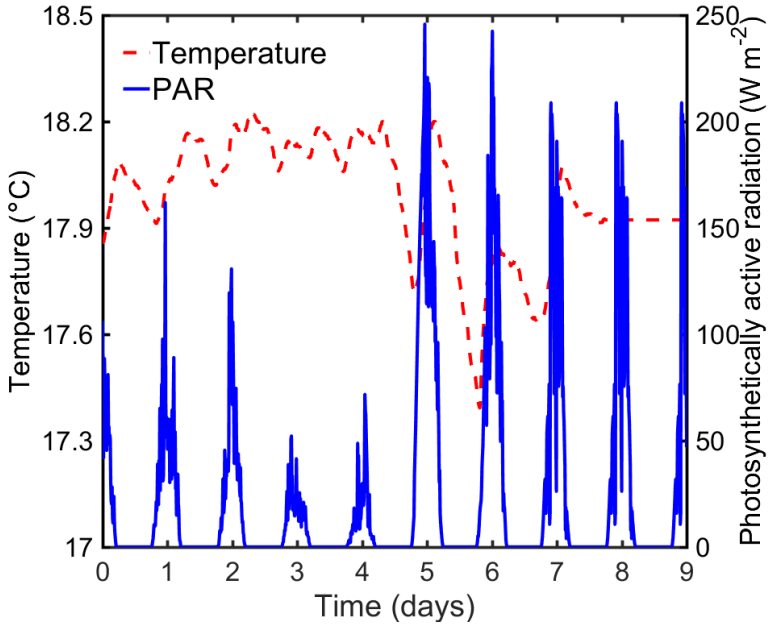


Figure 3.1 – Température d'eau et rayonnement photosynthétique actif (PAR) mesurés dans les mésocosmes durant l'étude expérimentale. Ces données ont été utilisées comme forcages pour le modèle biogéochimique 0D.

ont été converties en biomasse carbonée (exprimée en mmol de carbone m^{-3}, figures 3.2-F et 3.3-F) en utilisant un facteur de conversion de 20 fg de carbone par bactérie (Sime-Ngando et al. 1995, Vidussi et al. 2011). Des détails supplémentaires sur cette étude sont disponibles dans Mostajir et al. (2015).

3.2.2 Description du modèle et simulation initiale

Le modèle biogéochimique Eco3m-S que j'ai utilisé dans cette étude est présenté en détail dans Auger et al. (2011), ainsi que dans la section 2.2 de cette thèse. Il a été construit pour simuler l'évolution temporelle d'un écosystème complexe composé de plusieurs cycles découplés d'éléments biogéniques (carbone, azote, phosphore et silice), avec une approche mécaniste des processus biogéochimiques. Une vue schématique du modèle est présentée dans la figure 2.4. Le modèle Eco3m-S comprend 36 variables, dont les biomasses photoautotrophes et hétérotrophes, la concentration en matière organique particulaire non-vivante (MOP), la concentration en matière organique dissoute, et les concentrations en nutriments et en oxygène (détaillées dans le tableau 2.1). Sans prise en compte des huitres, il comprend également 166 paramètres de contrôle définissant les processus biogéochimiques modélisés. À titre d'exemple, le modèle

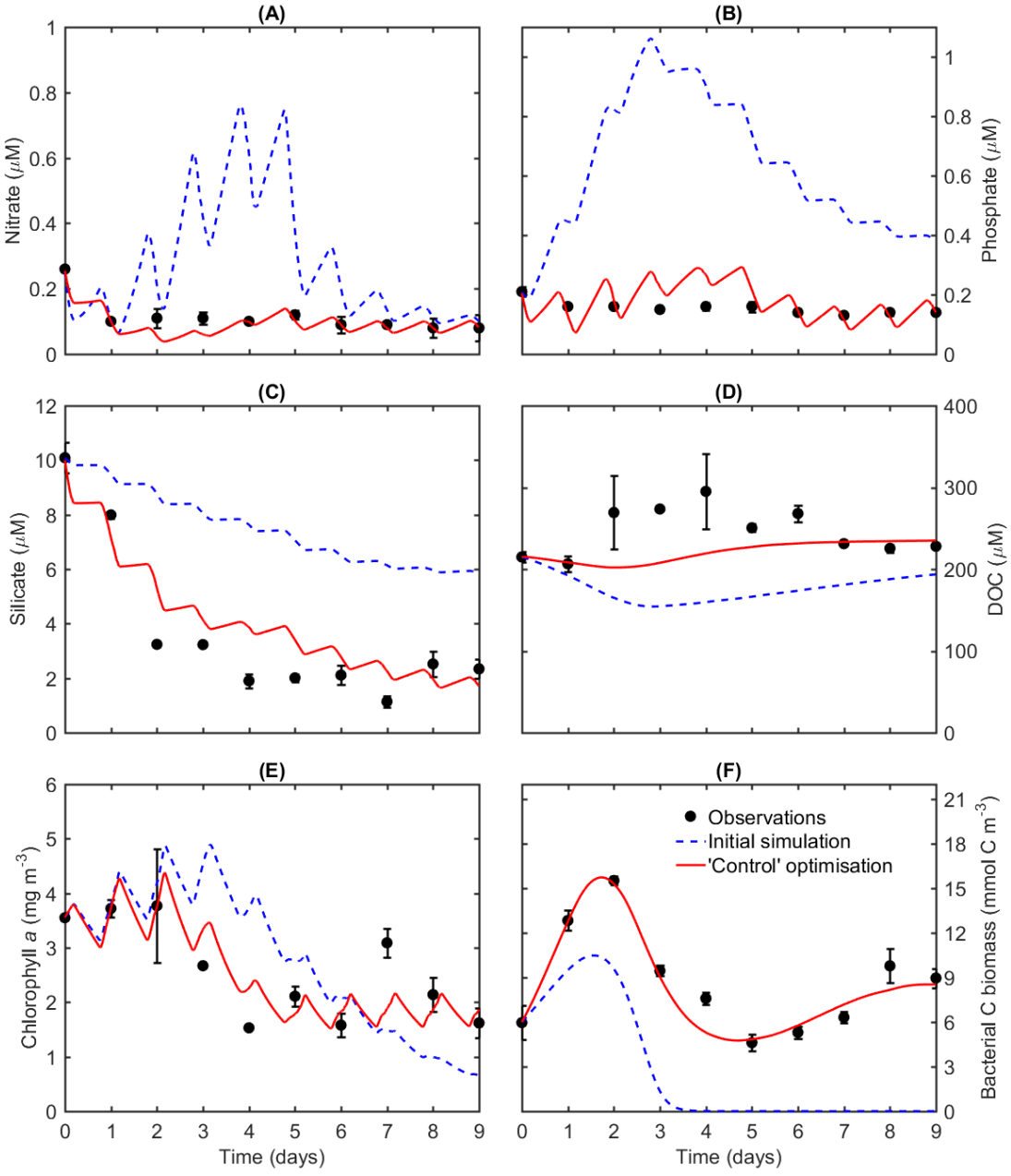


Figure 3.2 – Concentrations en (A) nitrate, (B) phosphate, (C) silicate, (D) carbone organique dissout, (E) chlorophylle a, et (F) biomasse carbonée de bactéries de l'expérience en mésocomes (points ; moyenne et écart-type), et des résultats modélisés pour la simulation initiale (version « **Contrôle** », bleu pointillé) et la simulation optimisée (version « **Contrôle** », rouge).

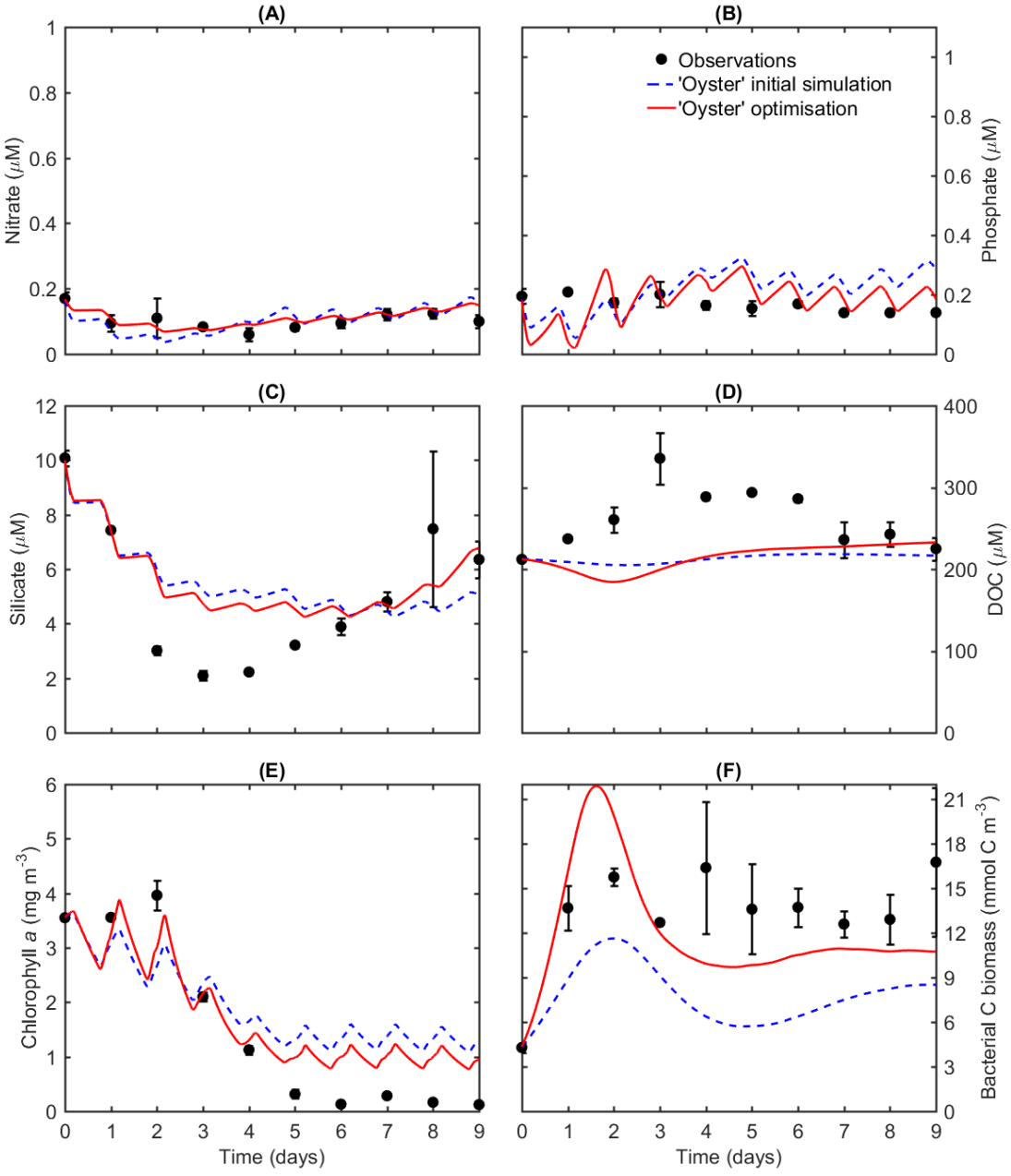


Figure 3.3 – Concentrations en (A) nitrate, (B) phosphate, (C) silicate, (D) carbone organique dissout, (E) chlorophylle a, et (F) biomasse carbonée de bactéries de l'expérience en mésocomes (points ; moyenne et écart-type), et des résultats modélisés pour la simulation initiale (version « **Huîtres** », bleu pointillé) et la simulation optimisée (version « **Huîtres** », rouge).

nécessite 10 paramètres pour définir la fonction de broutage de la première classe de taille du zooplancton (5-50 μm).

Le modèle est composé de plusieurs groupes de planctons caractérisés par leur type fonctionnel, résultant de l'analyse des informations expérimentales et de modélisation concernant le fonctionnement biogéochimique en mer Méditerranée nord-occidentale. Dans la structure générale du modèle, les autotrophes peuvent être organisés en trois classes de taille de phytoplancton, à savoir 0,7-2 μm (Phy1), 2-20 μm (Phy2) et 20-200 μm (Phy3, largement dominé par des diatomées). Pour faciliter la comparaison avec les mesures de la concentration totale de Chl a, dans ce travail un seul groupe de phytoplancton (Phy) a été pris en compte, représentant ainsi l'ensemble de la communauté phytoplanctonique. Les paramètres initiaux de ce groupe étaient similaires aux valeurs des paramètres de la troisième classe de taille du phytoplancton (Phy3), car les diatomées dominaient la communauté phytoplanctonique pendant l'expérience en mésocosme. Les paramètres optimaux obtenus par notre méthode correspondent donc à l'ensemble de la communauté phytoplanctonique.

Les hétérotrophes comprennent quatre classes de taille, à savoir 0,3-1 μm (principalement des bactéries), 5-50 μm (Zoo1, principalement des flagellés bactériens et des petits ciliés), 50-200 μm (Zoo2, principalement des ciliés et de grands flagellés), et >200 μm (Zoo3, métazooplanctons dominés par des copépodes). Les trois types de zooplancton ont été maintenus dans le modèle car ils prédatent différents groupes d'organismes vivants (bactéries, phytoplancton et zooplancton de taille inférieure) ou MOP non-vivante (voir figure 2.4).

Quatre types de nutriments inorganiques dissous ont été considérés : nitrate (NO3-), ammonium (NH4+), phosphate (PO43-) et silicate (SiO42-). Les rôles distincts du nitrate et de l'ammonium, qui sont impliqués dans la production nouvelle et régénérée, ont été pris en compte. La matière organique dissoute (MOD), sous forme de carbone (C), d'azote (N) et de phosphore (P), a également été prise en compte car elle est consommée majoritairement par des bactéries hétérotrophes. La MOP non-vivante, sous forme de C, N, P et Si, a été divisée en deux classes de taille : <50 μm (« légère ») et >50 μm (« lourde »). La MOP légère non-vivante se présente également sous forme de chlorophylle, résultant de la mort du phytoplancton et des produits fécaux de zooplancton.

Les mesures des nutriments, du COD, des bactéries et en Chl a au jour 0 ont permis de fixer certaines des conditions initiales nécessaires au fonctionnement du modèle. Sans aucune

information sur les matières non-vivantes, les concentrations initiales de MOP non-vivantes ont été fixées à zéro au début de l'expérience. Comme l'étude expérimentale n'a pas fourni de biomasses de zooplancton, les conditions initiales pour Zoo1, Zoo2 et Zoo3 ont été fixées après étalonnage. La concentration en oxygène a été fixée à un niveau suffisant (200 mmol m^{-3}) pour éviter de limiter les processus biogéochimiques, car la colonne d'eau était considérée comme bien mélangée. La température et la PAR mesurées pendant l'expérience du mésocosme ont été utilisées dans le modèle pour forcer les processus biogéochimiques.

Une fois les conditions initiales établies et les forçages définis, une simulation initiale a été réalisée pour simuler les 10 jours de l'expérience, utilisant des paramètres adaptés à la mer Méditerranée nord-occidentale, où le modèle est généralement mis en œuvre (Auger et al. 2011). Le modèle peut fournir les variations quotidiennes des 36 variables à une fréquence élevée, généralement toutes les 10 minutes, pour la simulation considérée. En pratique, cet intervalle de temps correspond au pas de temps choisi pour résoudre les équations différentielles du modèle. En plus des stocks correspondants aux 36 variables, des flux biogéochimiques tels que la production primaire, le broutage et la respiration ont été extraits comme sorties du modèle.

Les résultats obtenus pour cette première simulation ont ensuite été comparés avec les données disponibles (nitrate, phosphate, silicate, COD, Chl a, et bactéries en figures 3.2-A, 3.2-B, 3.2-C, 3.2-D, 3.2-E et 3.2-F, respectivement). Les résultats du modèle ont fourni les mêmes ordres de grandeur que les données expérimentales, même si les deux ensembles n'ont pas présenté des évolutions similaires. Par exemple, les concentrations de nutriments N, P et Si étaient excessivement élevées. Cependant, en fin d'expérience, les concentrations de N étaient similaires aux données expérimentales. Il convient également de noter que la biomasse carbonée des bactéries est réduite à zéro après le quatrième jour de l'expérience. Ces différences entre observations et résultats de simulation traduisent que le modèle d'un système vivant aussi complexe est par nature faux par les oublis, approximations et erreurs sur la représentation des processus naturels pris en compte dans le modèle par rapport à la réalité.

3.2.3 Méthode d'optimisation

Pour réduire les écarts entre les observations et les résultats des modèles biogéochimiques, une méthode d'optimisation suggérée par Prunet et al. (1996) a été adoptée. Pour cela, le modèle Eco3m-S est considéré comme une application $M : \mathbf{R}^m \rightarrow \mathbf{R}^n$, où m est le nombre de paramètres

et n le nombre d'observations. L'application M est non-linéaire et les composantes $(p_i)_{(1\leq i\leq m)}$ du vecteur P représentant les paramètres du modèles ont été optimisés itérativement afin de réduire l'écart entre les observations, notées $(d_j)_{(1\leq j\leq m)}$, et les résultats de simulations correspondant, notés $(c_j)_{(1\leq j\leq m)}$. L'erreur associée aux observations d_j est notée r_j. Le processus d'optimisation consiste finalement à minimiser une fonction de coût sous forme quadratique :

$$F(P) = \sum_{j=1}^{m} \left(\frac{d_j - c_j}{r_j} \right)^2 \tag{3.1}$$

En pratique, l'erreur r_j est choisie égale à la différence $(d_j - c_j)$ obtenue pour la première itération. Ceci afin d'assurer la même importance à chaque observation au cours de l'optimisation. La méthode mathématique détaillant la méthode est présentée en annexe.

L'expérience en mésocosme a fourni un total de 54 observations par la mesure de six variables, une fois par jour, pendant 9 jours (voir 3.2.1 ; le jour 0 a été utilisé comme condition initiale). Le modèle Eco3m-S, sans les huîtres, comprend 166 paramètres contrôlant les processus biogéochimiques.

La valeur de la fonction de coût a permis de déterminer si les résultats du modèle devenaient plus proches des observations durant la méthode d'optimisation itérative. Dans la présente étude, pour la première itération, les valeurs des paramètres de contrôle ont été extraites de la littérature (voir Auger et al. 2011) et correspondaient à la simulation initiale.

La méthode d'optimisation a été utilisée pour évaluer la résolution des paramètres, qui est un estimateur de l'importance de la détermination de ces paramètres dans le processus d'optimisation. Une information similaire concernant les données a été évaluée, c'est-à-dire la résolution des données, montrant la contribution de chaque observation comme information utile à la méthode d'optimisation (par exemple, Wunsch 1978).

La procédure d'optimisation a porté sur l'ensemble des 166 paramètres. Cependant, dans la pratique, la plupart d'entre eux n'ont eu qu'une faible influence sur les résultats. Par exemple, comme indiqué ci-dessus, la concentration en oxygène était suffisante pour éviter de limiter les processus biogéochimiques. Ainsi, la modification des paramètres liés aux processus de l'oxygène n'a pas affecté nos résultats, et la résolution de ces paramètres étaient toujours nulles. En pratique, ici, seuls 85 paramètres sur 166 ont une influence directe ou indirecte sur les résultats du modèle en comparaison aux données dont on dispose.

3.2.4 Système d'équations pour les huîtres

Afin d'insérer le nouveau compartiment pour les huîtres dans le modèle biogéochimique, une méthode inspirée de Chapelle et al. (2000) a été appliquée, prenant en compte deux fonctions principales. La première fonction est la filtration de toutes les particules vivantes (zooplancton, phytoplancton et bactéries) et non-vivantes (MOP non-vivante). En pratique, les huîtres ne sont pas capables de retenir les bactéries (< 1 µm) directement, filtrant seulement les particules supérieures à 4 µm. Les bactéries peuvent être prédatées par le microzooplancton, puis ce dernier peut être retenue par les huîtres ; ou s'attachées aux autres particules. La seconde fonction du nouveau compartiment est la biodéposition (par exemple, les pseudofèces). Ces deux processus ont défini l'évolution temporelle de la biomasse des huîtres ($[Oyster]_C$), exprimée en concentration de carbone (mmol C m^{-3}).

$$\frac{d\,[Oyster]_C}{dt} = \sum \mathrm{filt}_X - \mathrm{biodO} \tag{3.2}$$

filt_X est filtration par les huîtres de la matière particulaire X, vivante et non-vivante, présente dans la colonne d'eau (Bac, Zoo1, Zoo2, Zoo3, Phy, et MOP légère et lourde non-vivante). Les bactéries ont également été prises en compte dans le processus de filtration car elles peuvent se fixer sur des particules non-vivantes plus grandes (Frikha et al. 1987, cité dans De Crignis 2007), mais l'efficacité de cette filtration a été supposée très faible (voir Tableau 3.1). biodO correspond à la biodéposition des MOP non-vivantes (légères et lourdes). Les premiers résultats de la modélisation n'ont montré aucun impact de l'excrétion des huîtres sur la colonne d'eau pour cette période expérimentale spécifique. Par conséquent, ce processus n'a pas été modélisé dans cette étude afin de réduire le nombre de paramètres de contrôle nécessaires et de simplifier la méthode d'optimisation. Ce processus nécessite certainement plus de données expérimentales et d'efforts de modélisation car il peut affecter le fonctionnement de la chaîne trophique sur une période plus longue que les 10 jours de la présente expérience en mésocosmes. Les variables et les flux présentés ici ont d'abord été calculés en unités de carbone, comme l'ont été les processus dans les autres compartiments. Pour inclure une efficacité de filtration effO_X pour chaque particule filtrée X, le terme de filtration a été exprimé comme dans l'équation suivante.

$$\mathrm{filt}_X = \alpha_{\mathrm{filt}} \times \mathrm{effO}_X \times [X]_C \tag{3.3}$$

Name		Initial value	Final value	Resolution
Maximal filtration rate[1]	$filt_0$	2.31×10^{-7}	2.02×10^{-7}	0.05
Filtration efficiency on Zoo_3	$effO_{Zoo3}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on Zoo_2[2,3,4,5]	$effO_{Zoo2}$	0.10	0.10	0.00
Filtration efficiency on Zoo_1[2,3,4,5]	$effO_{Zoo1}$	0.15	0.15	0.00
Filtration efficiency on Phy_3[2,4,5]	$effO_{Phy3}$	0.50	0.45	0.02
Filtration efficiency on Phy_2	$effO_{Phy2}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on Phy_1	$effO_{Phy1}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on bacteria[2,4]	$effO_{Bact}$	0.05	0.05	0.00
Filtration efficiency on light non-living POM[2,6]	$effO_{lDet}$	0.10	0.10	0.00
Filtration efficiency on heavy non-living POM[2,6]	$effO_{hDet}$	0.10	0.10	0.00
Biodeposition rate[7]	$bd_{\%}$	0.30	0.34	0.02
Fraction of light non-living POM in biodeposits (with the rest being heavy)	k_{Det}	0.50	0.48	0.01
Temperature coefficient for the oyster temperature function[1]	Q_{10}^{oyster}	2.00	2.02	0.00
Reference temperature for oysters[1,8]	T_{ref}^{oyster}	18.00	21.07	0.08

Table 3.1 – Nouveaux paramètres pour les huîtres, désormais incluses dans le modèle Eco3m-S. (1) Chapelle et al. (2000), (2) Le Gall et al. (1997), (3) Defossez et Hawkins (1997), (4) De Crignis (2007), (5) Dupuy et al. (2000), (6) Grant et al. (2008), (7) Mazouni (1995), (8) Le Gall et Raillard (1988). Les paramètres sont principalement sans unité, excepté pour le taux maximal de filtration (s^{-1}) et la température de référence des huîtres (°C).

Le coefficient α_{filt} dépend de la température, de la biomasse des huîtres et du taux de filtration maximal des huîtres $filt_0$.

$$\alpha_{\text{filt}} = \text{filt}_0 \times f\,(T) \times [\text{Oyster}]_C \tag{3.4}$$

En plus d'autres processus dépendant de la température, f(T) représente la limitation par la température du processus biologique. Elle a été exprimée en suivant le modèle communément utilisé Q_{10} (par exemple, Sherman et al., 2016).

$$f\,(T) = Q_{10}^{(T_{ref}-T)/10} \tag{3.5}$$

La biodéposition a été calculée comme une fraction constante de la prédation (Mazouni 1995, Chapelle et al. 2000).

$$\text{biodO} = bd_{\%} \times \sum \text{filt}_X \tag{3.6}$$

Pour avoir un impact sur les autres compartiments du modèle biogéochimique, le terme de filtration a été inclus en tant que terme de puits pour chaque particule filtrée, et le terme de biodéposition a été inclus en tant que terme de source pour la MOP non-vivante légère et lourde. Un total de 14 nouveaux paramètres (voir tableau 2) ont été introduits dans le modèle Eco3m-S existant afin de contrôler les deux fonctions principales des huîtres.

3.3 Résultats

Les résultats de cette étude seront présentés en deux parties. Dans la première partie, les résultats de l'optimisation « Contrôle », correspondant aux résultats de la procédure d'optimisation appliquée pour le modèle Eco3m-S initial, sans l'ajout du nouveau compartiment huîtres, seront présentés. La deuxième partie présentera les résultats de l'optimisation « Huîtres », correspondant au nouveau modèle biogéochimique incluant les huîtres que j'ai développé. Chaque partie sera discutée en trois étapes : une description des résultats de la simulation, une analyse des paramètres ajustés, et enfin une analyse des résolutions associées aux données.

3.3.1 Optimisation « Contrôle »

La méthode d'optimisation a d'abord été réalisée sur le modèle biogéochimique original, sans le compartiment huîtres, en utilisant les observations disponibles pour les mésocosmes « Contrôle » (c'est-à-dire incluant toute la chaîne trophique microbienne mais sans introduction d'huître). La simulation initiale présentée dans la section 3.2.2 a été utilisée comme première estimation pour la méthode d'optimisation. Les différentes observations ont une importance équivalente dans la méthode d'optimisation. Ceci est assuré en imposant des pondérations similaires à celles-ci (gérées par la matrice W, voir les détails de la méthode à la fin de ce chapitre). La séquence d'optimisation, visant à minimiser la fonction de coût et à optimiser les paramètres du modèle, a été répétée 47 fois (c'est-à-dire 47×167 simulations) jusqu'à ce que les paramètres atteignent une valeur fixe et plafonnent. La valeur de la fonction de coût a varié de 1,00 au départ à 0,08 à la fin. L'optimisation « Contrôle » était donc plus proche des observations que ne l'était la simulation initiale.

Résultats de simulation

Les concentrations en nutriments pour l'optimisation « Contrôle » étaient plus proches des observations que les résultats de la simulation initiale. Pour la concentration en nitrate (figure 3.2-A), l'écart entre les résultats de l'optimisation « Contrôle » et les observations était de 0,03 μM en moyenne, alors que l'écart était de 0,1 μM pour la simulation initiale. L'amplitude des variations journalières a également été réduite par la procédure d'optimisation. Entre les

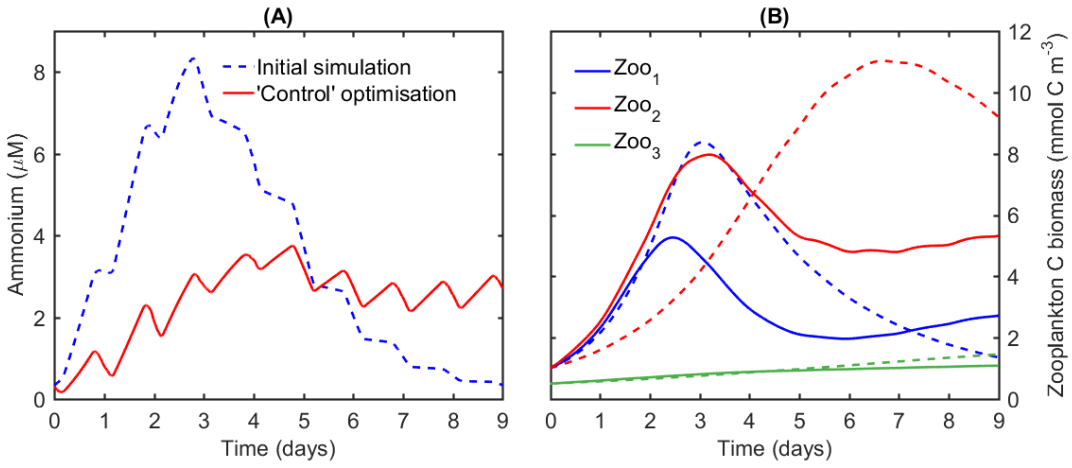


Figure 3.4 – Comparaison entre la simulation initiale (ligne discontinue) et l'optimisation « Contrôle » (lignes continues) pour la concentration (A) en ammonium et (B) en biomasse carbonée de zooplancton. Dans la figure (B), les trois compartiments de zooplancton sont représentés : Zoo1 (bleu ; principalement les flagellés bactérivores et les petits ciliés), Zoo2 (rouge ; principalement les ciliés et les plus gros flagellés), et Zoo3 (vert ; métazooplancton dominé par les copépodes).

jours 3 et 4, la concentration a varié de 0,05 à 0,10 μM, alors qu'elle était de 0,33 à 0,76 μM dans la simulation initiale.

En ce qui concerne la concentration de phosphate (figure 3.2-B), du début jusqu'au jour 3, la diminution de phosphate pendant la journée était plus importante dans la simulation « Contrôle » que dans la simulation initiale. Cependant, l'augmentation de la concentration de phosphate la nuit était plus faible pour la simulation optimisée. La concentration moyenne sur l'ensemble de la période était de 0,18 μM pour la simulation optimisée, contre 0,16 μM pour les observations.

La concentration en silicate (figure 3.2-C) pour l'optimisation « Contrôle » est inférieure à celle de la simulation initiale. Les valeurs obtenues sont restées généralement supérieures aux observations, mais la tendance était bien représentée. La concentration moyenne optimisée était de 4,04 μM sur la période d'étude, contre 3,65 μM dans la simulation initiale.

La concentration en ammonium (figure 3.4-A) a augmenté progressivement du jour 0 (0,3 μM) jusqu'au jour 5 (3,2 μM) dans l'optimisation « Contrôle ». Par la suite, elle est restée stable autour d'une valeur de 2,6 μM, contrairement à la simulation initiale, dans laquelle la concentration a diminué vers une valeur beaucoup plus faible (c'est-à-dire 0,3 μM à la fin de la simulation initiale).

La concentration de COD (figure 3.2-D) dans la simulation optimisée a moins diminué que dans la simulation initiale et est restée presque constante pendant toute la période expérimentale. Elle était comprise entre 202 et 235 μM. Les valeurs expérimentales maximales de COD observées au cours des jours 3 et 4 n'ont pas été capturées par la simulation optimisée.

En ce qui concerne la concentration de Chl *a* (figure 3.2-E) pour la simulation optimisée, les résultats étaient plus proches des observations que ceux obtenus avec la simulation initiale. Les résultats simulés ont suivi le comportement des mesures effectuées lors de l'expérience en mésocosme. La diminution de la concentration en Chl *a* au jour 3 a été corrigée par la procédure d'optimisation pour s'adapter aux points expérimentaux. Du jour 5 jusqu'à la fin, l'amplitude des variations quotidiennes était presque constante pour l'optimisation « Contrôle », avec une augmentation pendant le jour égale à la diminution pendant la nuit (approximativement 0,6 mg m^{-3}). Par conséquent, la simulation n'a pas reproduit les observations expérimentales du jour 7 mais a été clairement cohérente avec les derniers jours.

L'amélioration la plus significative concerne la concentration de la biomasse carbonée des bactéries (figure 3.2- F), qui correspond bien aux observations expérimentales pour l'optimisation « Contrôle ». Contrairement à la simulation initiale, les valeurs obtenues n'ont pas été réduites à zéro après le quatrième jour. Il faut noter que la croissance bactérienne au cours des premiers jours était plus élevée dans la simulation optimisée que dans la simulation initiale. La concentration a atteint un maximum de 15,73 mmol C m^{-3} le jour 2 et un minimum de 4,76 mmol C m^{-3} entre les jours 4 et 5, contre respectivement 15,52 et 4,61 mmol C m^{-3} pour les observations.

Les concentrations de biomasse carbonée de Zoo1 et Zoo2 (figure 3.4-B) dans l'optimisation « Contrôle » ont suivi une augmentation similaire pendant les deux premiers jours de l'expérience, contrairement à celles de la simulation initiale. Ensuite, la concentration de la biomasse carbonée de Zoo2 a dépassé la concentration de Zoo1, ce qui illustre un lien de prédation. Entre les jours 2 et 3, les deux concentrations ont atteint un maximum (5,26 et 7,97 mmol C m^{-3} pour Zoo1 et Zoo2, respectivement). Du jour 3 jusqu'à la fin de l'expérience, Zoo1 et Zoo2 ont montré des tendances similaires, et l'écart entre les deux concentrations est resté presque constant. À la fin, les concentrations de Zoo1 et Zoo2 étaient respectivement de 2,72 et 5,32 mmol C m^{-3}. La concentration de biomasse carbonée de Zoo3 était presque la même dans l'optimisation « Contrôle » et dans la simulation initiale.

Table 3.2 – Paramètres clés modifiés durant la procédure d'optimisation « Contrôle », assimilant les observations du mésocosme « Contrôle ». COD : carbone organique dissous ; Phy : phytoplancton ; Zoo : zooplancton.

Name	Initial value	Final value	Units	Resolution
Maximum uptake rate of bacteria for DOC	4.25×10^{-5}	1.97×10^{-5}	s^{-1}	0.78
Maximal chl:N ratio of Phy	2.30	2.03	mg chl $(mmol\ N)^{-1}$	0.77
Reference temperature for zooplankton processes	18.00	12.50	°C	0.64
Maximal internal Si:C ratio of Phy	0.19	0.38	mol Si $(mol\ C)^{-1}$	0.58
Maximal internal N:C quota of Phy	0.20	0.19	mol N $(mol\ C)^{-1}$	0.54
Preference factor of Zoo_2 for Zoo_1	0.25	0.41	–	0.49
Half-saturation constant for nitrate uptake for Phy	1.00	2.24	mmol N m^{-3}	0.49
Maximal grazing rate of Zoo_1	4.50×10^{-5}	3.68×10^{-5}	s^{-1}	0.40
Net growth efficiency of zooplankton	0.80	0.75	–	0.38
Maximal grazing rate of Zoo_2	3.00×10^{-5}	5.60×10^{-5}	s^{-1}	0.37
Net growth efficiency of bacteria	0.30	0.99	–	0.36
Maximal internal P:C quota of Phy	1.90×10^{-2}	2.85×10^{-2}	mol P $(mol\ C)^{-1}$	0.34
Preference factor of Zoo_2 for Phy	0.15	0.06	–	0.29
Reference temperature for decomposition processes	20.00	9.37	°C	0.28
Fraction of messy feeding for zooplankton	0.23	0.31	–	0.27
Maximal nitrification rate at 0°C	5.91×10^{-7}	2.52×10^{-7}	s^{-1}	0.17
Temperature coefficient for decomposition	2.95	4.35	–	0.16

Analyse des paramètres optimisés

La méthode utilisée dans cette étude a permis d'estimer la résolution de chaque paramètre, c'est-à dire l'importance de chaque paramètre dans l'obtention de résultats simulés plus proches des observations qu'initialement. La résolution des paramètres a été utilisée pour trier les paramètres et identifier les paramètres clés pour la procédure d'optimisation (voir tableau 3.2). Un petit changement dans ces paramètres peut affecter l'ensemble de la simulation biogéochimique. Par conséquent, la modification de ces paramètres clés par la procédure d'optimisation a été étudiée. Le tableau 3.2 liste les paramètres clés présentant à la fois un taux de résolution élevé et un changement significatif.

Sept paramètres parmi les paramètres clés identifiés (Tableau 3.2) ont contrôlé les processus du zooplancton. Le facteur de préférence du micro-zooplancton pour le nano-zooplancton et le taux de broutage maximal du micro-zooplancton ont tous deux augmenté au cours du processus, avec des changements de +64 % et +86 %, respectivement. Cela a entraîné une prédation plus importante du Zoo2 sur le Zoo1 dans la simulation optimisée de « Contrôle » par rapport à la simulation initiale. Cela pourrait expliquer le décalage dans le temps de la concentration maximale de biomasse de Zoo2 (figure 3.4-B), qui se produit le jour 7 dans la simulation initiale et le jour 3 dans la simulation optimisée « Contrôle ». Zoo2 a prédaté le Zoo1, et le changement dans la dynamique de Zoo2 a également eu un impact sur la dynamique du Zoo1, avec une

diminution de la concentration maximale de la biomasse de Zoo1. La diminution du taux de broutage maximal du nano-zooplancton a également participé à ce changement.

Deux des paramètres sélectionnés présentés dans le tableau 3.2 correspondent à la croissance des bactéries. Au cours de la procédure d'optimisation, l'efficacité de la croissance nette des bactéries a fortement augmenté, passant de 0,3 à 0,99, tandis que le taux d'absorption maximal des bactéries a diminué de $4{,}25\times 10^{-5}$ à $1{,}97\times 10^{-5}$ s^{-1}. Dans notre modèle, la croissance des bactéries dépend du produit de ces deux paramètres. Enfin, cette modification a conduit à une augmentation de la croissance bactérienne totale dans l'optimisation « Contrôle » par rapport à la simulation initiale (voir figure 3.2-F). Ces deux changements sont antagonistes et mettent en évidence le fait que le processus d'optimisation a modifié des combinaisons de paramètres et non des paramètres individuels.

La diminution du taux de nitrification maximal de $5{,}91\times 10^{-7}$ à $2{,}52 \times 10^{-7}$ a contribué à la diminution de la concentration en nitrate (figure 3.2-A) dans l'optimisation « Contrôle » par rapport à la simulation initiale.

Le coefficient concernant la limitation par la température pour le processus de décomposition est passé de 2,95 à 4,35 $°C^{-1}$, et la température de référence pour la décomposition a fortement diminué. Ce changement a eu un impact sur le processus de décomposition, qui dépendait de la température dans notre modèle. Le processus de décomposition transforme, par l'action des bactéries, les MOP non-vivantes en MOD. La modification de ces deux paramètres, en plus d'une biomasse bactérienne plus élevée (figure 3.2-F), a conduit à une augmentation de la concentration en COD (figure 3.2-D). La décomposition et les autres processus dépendant de la température dans le modèle (production primaire du phytoplancton, broutage par le zooplancton, nitrification, etc.) ont été modifiés par la procédure d'optimisation en changeant la température de référence et/ou le coefficient de température. Ces deux paramètres sont intervenus dans des processus hautement non linéaires. L'ajustement de ces deux paramètres est important car la température a varié au cours de la période d'expérimentation. Par exemple, au jour 5, la variation de température était d'environ 0,8°C (figure 3.1), la fonction de température des processus zooplanctoniques, phytoplanctoniques et de décomposition était réduite de 8%, 6% et 12% respectivement.

Les quotas internes de Phy (N :C, P :C et Si :C) ont également été modifiés au cours du processus d'optimisation. La plage du rapport (Si :C) a augmenté avec l'augmentation du rapport interne

maximal, passant de 0,19 à 0,38 mol Si mol C^{-1}. La communauté phytoplanctonique pourrait ainsi consommer davantage de silicate pour construire son squelette ou ses frustules (dans le cas des diatomées). Entre la simulation initiale et l'optimisation « Contrôle », la concentration en silicate (figure 3.2-C) a diminué, devenant plus proche des observations. La consommation de nitrate par la communauté phytoplanctonique a moins varié (voir figure 3.2-A) car l'écart entre le quota interne minimum et maximum (N :C) a été réduite. De même, la longueur de l'intervalle du quota (P :C) a augmenté, permettant une plus grande absorption de phosphate par la communauté phytoplanctonique.

Plusieurs paramètres présentaient une très grande résolution, avec un maximum de 0,78, mais aucun d'entre eux n'avait une résolution égale à 1. Ainsi, la modification de la valeur d'un seul paramètre n'était pas suffisante pour ajuster notre modèle. La procédure d'optimisation a modifié une combinaison linéaire de paramètres.

Analyse de la résolution des données

La méthode d'optimisation a permis de calculer les résolutions de données, qui représentent la contribution de chaque observation en tant qu'information efficace dans la procédure d'optimisation du modèle. La figure 3.5-A montre les résolutions des données pour l'optimisation « Contrôle », pour la dernière itération de la procédure d'optimisation. La résolution des données varie entre les ensembles d'observations, ce qui dépend du temps d'échantillonnage. Par conséquent, les résolutions des données ont également varié au cours de la période expérimentale.

Les observations expérimentales de la concentration de Chl *a* ont été des informations efficaces pour la procédure d'optimisation car elles présentaient la plus haute résolution de données parmi les observations disponibles. La résolution des données a diminué de 1,00 le jour 1 à 0,08 le jour 4, puis a atteint 0,49 et 0,46 les jours 5 et 6, respectivement. À la fin de la période, elle est restée inférieure à 0,25. Les données de nitrate avaient également une résolution élevée au tout début et pendant les derniers jours de l'expérience. La résolution des données de la concentration en phosphate a augmenté tout au long de la période expérimentale, passant de 0,06 au début à 0,31 à la fin. La résolution des données en silicate a suivi la même tendance que celle des données en phosphate, sauf le jour 1, où les données en silicate étaient plus utiles pour le processus d'optimisation. Les données COD ont montré la même augmentation que les

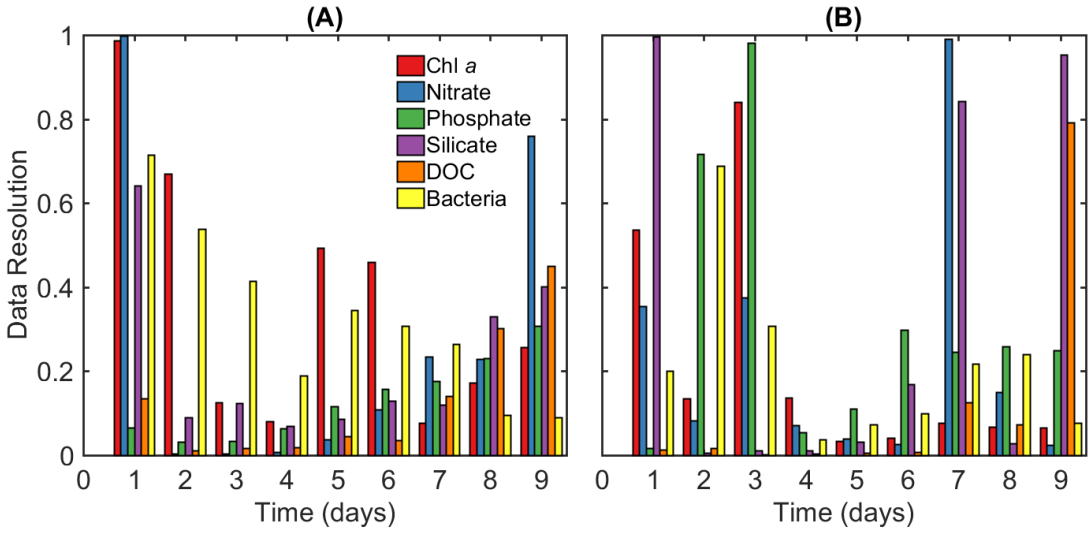


Figure 3.5 – Résolution des données pour chaque type d'observation, détaillée pour chaque jour d'expérimentation pour l'optimisation (A) « Contrôle » et (B) « Huîtres ». COD : carbone organique dissout.

données en phosphate. Cependant, les jours 2, 3 et 4, la résolution des données COD était très faible. La résolution des données de biomasse des bactéries a diminué et a varié entre 0,71 et 0,09 pendant la période expérimentale.

Le jour 1, les observations de Chl *a* et de nitrate ont présenté les résolutions les plus élevées pour le processus d'optimisation. Du jour 2 au jour 6, les observations de Chl *a* et de la biomasse carbonée des bactéries étaient les plus influentes. Pendant ces 5 jours, la résolution des autres observations est restée faible en comparaison, à l'exception de celle du silicate le jour 3. À la fin de la période, les résolutions étaient presque homogènes entre les observations, même si les données en nitrate avaient une résolution relativement élevée.

3.3.2 Optimisation Huîtres

Afin d'estimer les valeurs optimales de paramètres pour le modèle incluant le nouveau compartiment pour les huîtres, une procédure d'optimisation a été réalisée avec 180 paramètres (166 initialement et 14 ajoutés pour les huîtres). Les valeurs optimales des 166 paramètres, obtenues précédemment, sont reprises ici comme valeurs initiales. En conséquence, il est à noter qu'ainsi l'écart entre les résultats de la simulation et les observations est déjà réduit. Des valeurs réalistes pour les nouveaux paramètres ont été choisies en fonction de la littérature (voir tableau 3.2). Le taux de filtration initial $filt_0$ a été fixé à $2{,}31 \times 10^{-7}$ s^{-1}, comme suggéré

par Chapelle et al. (2000), et dérivé de Mazouni et al. (1996). Le taux de biodéposition bd% a été initialement fixé à 0,3 (Mazouni 1995). Les coefficients d'efficacité de filtration $effO_X$ ont été choisis arbitrairement (voir le tableau 3.2), mais étaient libres de changer au cours du processus d'optimisation, tout comme les autres paramètres. Comme mentionné précédemment, un seul groupe de phytoplancton a été considéré, représentant l'ensemble de la communauté phytoplanctonique. Cependant, le modèle comprenait trois efficacités de filtration du phytoplancton qui peuvent être utilisées avec trois classes de taille de phytoplancton dans des développements futurs. Deux d'entre elles n'étaient donc pas nécessaires pour notre étude et ont été fixées à zéro. Des observations expérimentales issues de mésocosmes incluant les huîtres comme prédateurs supérieurs (Mostajir et al. 2015) ont été assimilées. Le processus d'optimisation a été itéré 75 fois (soit 75×181 simulations). La fonction de coût était comprise entre 1,00 pour la simulation initiale « Huîtres » et 0,51 pour l'optimisation « Huîtres ».

Résultats de simulation

La concentration en nitrate après optimisation était très similaire à celle des observations (figure 3.3-A). La valeur moyenne simulée sur l'ensemble de la période était de 0,108 μM, contre 0,104 μM pour les observations. Par rapport à l'optimisation « Contrôle » (figure 3.2-A), dans l'optimisation « Huître », l'amplitude des variations quotidiennes était faible (figure 3.3-A), et sur l'ensemble de la période, la concentration a varié d'un minimum de 0,07 μM à un maximum de 0,17 μM.

De même, la concentration en phosphate (figure 3.3-B) de l'optimisation « Huîtres » était plus proche des observations que celle de la simulation initiale « Huîtres ». Cette similarité était particulièrement prononcée pour la seconde moitié de la période expérimentale, lorsque la concentration variait entre 0,02 et 0,29 μM. Les variations quotidiennes survenant jusqu'au jour 3 étaient relativement importantes par rapport à celles des jours suivants.

La concentration en silicate (figure 3.3-C) dans la simulation optimisée était plus proche de celle des observations que la concentration dans la simulation initiale. La tendance était également meilleure que celle de la simulation initiale. La concentration en silicate a diminué jusqu'au troisième jour et est restée presque constante par la suite, avec une légère augmentation à 6,77 μM à la fin de l'expérience par rapport à la concentration de 6,35 μM observée dans les mésocosmes.

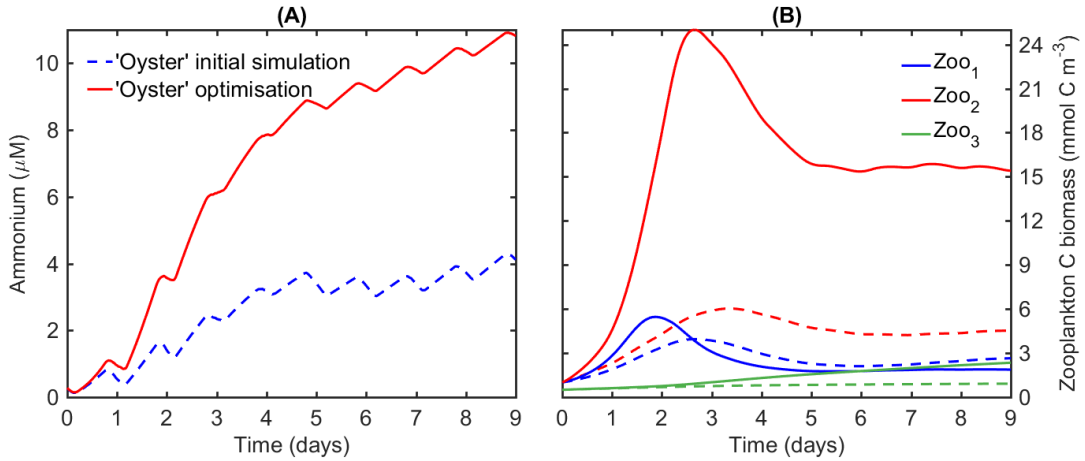


Figure 3.6 – Comparaison entre la simulation initiale « Huîtres » (ligne discontinue) et l'optimisation « Huîtres » (lignes continues) pour la concentration (A) en ammonium et (B) en biomasse carbonée de zooplancton. Dans la figure (B), les trois compartiments de zooplancton sont représentés : Zoo1 (bleu ; principalement les flagellés bactérivores et les petits ciliés), Zoo2 (rouge ; principalement les ciliés et les plus gros flagellés), et Zoo3 (vert ; métazooplancton dominé par les copépodes).

Avec l'ajout des huîtres, la concentration d'ammonium (figure 3.6-A) a présenté une tendance toujours croissante dans l'optimisation « Huîtres », variant de 1,20 μM dans la simulation initiale « Huîtres » à 2,73 μM dans la simulation optimisée au jour 2. À la fin, la concentration d'ammonium simulée était de 10,91 μM.

La concentration optimisée de COD simulée (figure 3.3-D) a connu une légère diminution, puis une augmentation plus importante que dans la simulation initiale « Huîtres », pour être plus proche de celle observée dans les mésocosmes. Toutefois, les concentrations simulées étaient beaucoup plus faibles que les concentrations observées. La concentration moyenne de COD sur l'ensemble de la période était de 214,07 μM pour la simulation optimisée et de 261,73 μM pour les observations.

Du jour 0 au jour 2, la concentration en Chl *a* (figure 3.3-E) pour l'optimisation « Huîtres » a présenté la même augmentation que celle observée dans les mésocosmes, avec une amplitude des variations journalières de 1,2 mg m^{-3}. Ensuite, elle a fortement diminué le jour 3 et a fluctué périodiquement par la suite. La valeur maximale dans la simulation optimisée, atteinte le jour 1, était de 3,88 mg m^{-3}. Entre le jour 5 et le jour 9, la concentration moyenne était de 0,98 mg m^{-3}, contre 0,20 mg m^{-3} pour les observations.

La concentration en biomasse bactérienne (figure 3.3-F) dans la simulation optimisée était plus proche de celle des observations que celle de la simulation initiale. Elle a augmenté du jour 0 jusqu'à la fin du jour 1, où elle a atteint un maximum de 21,87 mmol C m^{-3}. Ensuite, une diminution rapide a été simulée jusqu'au jour 3. Cependant, la concentration en biomasse bactérienne simulée est restée inférieure à la concentration observée du jour 4 jusqu'à la fin de l'expérience.

Concernant la concentration en biomasse de zooplancton (figure 3.6-B), après le jour 3, Zoo2 a largement dominé la communauté zooplanctonique. Sa concentration a atteint un maximum de 25,00 mmol C m^{-3} le jour 3. La concentration dans la simulation optimisée a suivi un schéma similaire à celui de la simulation « Contrôle » sans huîtres, avec une succession de domination par les différentes classes de taille de zooplancton. Cependant, les pics sont apparus plus tôt dans la simulation. La concentration en biomasse de Zoo3 a augmentée durant le processus d'optimisation. A la fin de la période expérimentale, les concentrations de biomasse carbonée de Zoo1, Zoo2 et Zoo3 étaient respectivement de 1,88 ; 15,41 et 2,34 mmol C m^{-3}.

La figure 3.7 montre l'évolution temporelle de la biomasse carbonée des huîtres pendant les dix jours de l'expérience, révélant une augmentation régulière du début à la fin de l'expérience de 9,2 à 16,5 mmol C m^{-3}. La seule information dont nous disposions au début de l'expérience était l'introduction de 10 huîtres dans chaque mésocosme. Cette condition initiale était hautement spéculative, ce qui conduit à garder un regard critique sur la valeur obtenue pour le paramètre du taux de filtration après optimisation. Une autre valeur de condition initiale pour la biomasse carbonée des huîtres aurait pu conduire à un ajustement relativement différent des paramètres du processus de filtration.

Analyse des paramètres optimisés

La procédure d'optimisation a conduit à la calibration des 180 paramètres, y compris les nouveaux paramètres pour les huîtres, comme détaillé dans le tableau 3.1. Le tableau 4 montre que les paramètres clés ont changé au cours de l'optimisation en fonction de leur résolution. Les nouveaux paramètres pour les huîtres n'avaient pas les valeurs de résolution les plus élevées (voir tableau 3.1). Cependant, le taux de filtration $filt_0$, l'efficacité de filtration des huîtres pour le Phy et le taux de biodéposition bd% ont très légèrement changé au cours du processus.

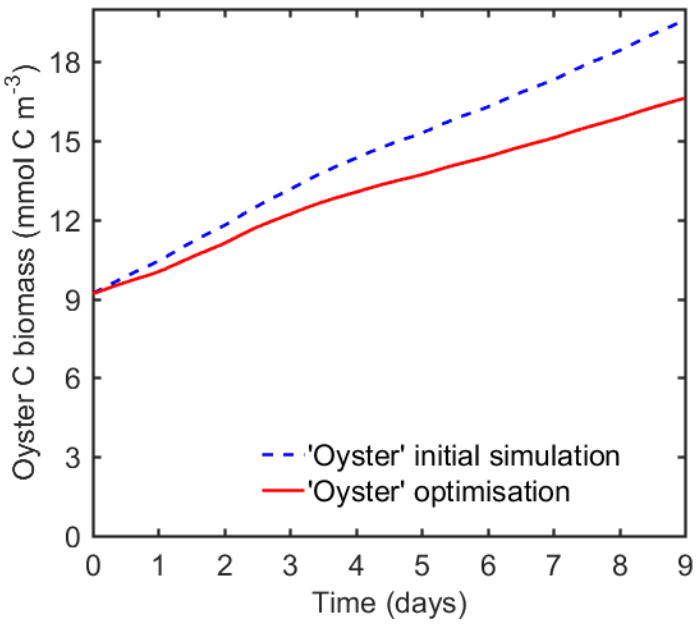


Figure 3.7 – Biomasse carbonée des huîtres (mmol C m-3) pour les simulations initiales (courbe bleu discontinue) et optimisée (courbe rouge continue) « Huîtres ».

Table 3.3 – Paramètres clés modifiés durant l'optimisation « Huîtres », assimilant les observations des mésocosmes « Huîtres ». COD : carbone organique dissout ; Phy : phytoplancton ; Zoo : zooplancton.

Name	Initial value	Final value	Units	Resolution
Maximum uptake rate of bacteria for DOC	1.97×10^{-5}	2.87×10^{-5}	s^{-1}	0.84
Maximal internal Si:C ratio of Phy	0.38	0.28	mol Si (mol C)$^{-1}$	0.63
Maximal internal chl:N ratio of Phy	2.03	2.24	mg chl (mmol N)$^{-1}$	0.51
Reference temperature for zooplankton processes	12.50	11.52	°C	0.49
Ratio of small/large organic matter in dead zooplankton	0.99	1.09	–	0.48
Fraction of messy feeding for zooplankton	0.31	0.27	–	0.42
Maximal internal N:C ratio of Phy	0.19	0.13	mol N (mol C)$^{-1}$	0.40
P:C ratio of bacteria	0.94×10^{-2}	1.32×10^{-2}	mol P (mol C)$^{-1}$	0.38
Ratio of small/large particulate organic matter in dead Phy	0.82	0.87	–	0.36
Maximal grazing rate of Zoo_2	5.60×10^{-5}	5.49×10^{-5}	s^{-1}	0.32
Preference factor of Zoo_2 for bacteria	6.98×10^{-2}	6.18×10^{-2}	–	0.31
Half-saturation constant for nitrate uptake for Phy	2.24	4.66	mmol N m^{-3}	0.30
Fixed P:C ratio of Zoo_2	1.44×10^{-2}	1.51×10^{-2}	mol P (mol C)$^{-1}$	0.30
Maximal internal P:C ratio of Phy	2.85×10^{-2}	3.55×10^{-2}	mol P (mol C)$^{-1}$	0.27
Fixed N:C ratio of Zoo_2	0.19	0.14	mol N (mol C)$^{-1}$	0.24

Deux de ces paramètres clés concernaient les processus bactériens (tableau 3.3). La vitesse maximale d'assimilation des bactéries a fortement augmenté, passant de 1,97 à 2,87× 10−5 s^{-1}, contribuant à l'augmentation de la concentration de la biomasse bactérienne (figure 3.3-F). De plus, la transformation des MOD en nutriments inorganiques a fortement augmenté. Le ratio bactérien (P :C) a également changé au cours du processus d'optimisation, affectant la consommation de phosphate par les bactéries.

De la même manière que pour l'optimisation du « Contrôle », sept paramètres liés aux processus zooplanctoniques sont présentés dans le tableau 3.3. Les paramètres ont présenté à la fois une haute résolution et un changement significatif au cours de la procédure d'optimisation et concernaient différents processus. Par exemple, le taux de broutage maximal de Zoo2 et le facteur de préférence du Zoo2 pour les bactéries concernaient la prédation par le zooplancton et donc indirectement leurs proies, tandis que la fraction perdue d'alimentation « sloppy-feeding » pour le zooplancton impactait indirectement les concentrations de MOP légère et lourde non-vivante.

Analyse de la résolution des données

Dans l'optimisation « Huîtres », les résultats sur la résolution des données étaient très différents de ceux de l'optimisation « Contrôle ». Selon la figure 3.5-B, en moyenne, les résolutions des données de phosphate et de silicate étaient les plus élevées, tandis que les résolutions des données de nitrate, de Chl *a* et de bactéries étaient équivalentes. Au cours de la période expérimentale, la résolution pour chaque observation a montré de nombreuses variations.

La résolution des données de Chl *a* était élevée les jours 1 et 3, avec 0,53 et 0,84, respectivement, mais est restée faible par la suite. La résolution des données de Chl *a* était la plus élevée le jour 4. La résolution des données de nitrates était élevée les jours 1, 3 et 7. Elle a atteint un maximum le jour 7 à 0,99. La résolution des données de phosphate était très élevée les jours 2 et 3, atteignant 0,98 le jour 3. Elle était presque constante à environ 0,25 pendant les derniers jours de l'expérience. La résolution des données de silicates était également élevée les jours 1, 7 et 9, où elle a atteint une valeur très élevée d'environ 0,93. La résolution des données de COD est restée très faible pendant la période expérimentale, sauf le jour 9, où elle était de 0,79. Les données de COD sont celles qui ont le moins contribué au processus d'optimisation. La résolution des données de biomasse de bactéries était plus élevée le jour 2, à 0,69, que les autres

jours de l'expérience, mais elle a bien contribué à l'optimisation pendant toute la période de l'expérience.

3.4 Discussion

Afin d'évaluer l'impact des huîtres en tant que prédateurs supérieurs sur la dynamique du réseau trophique microbien, une approche de modélisation avec optimisation des paramètres a été appliquée. Le modèle biogéochimique Eco3m-S, couplé à la méthode d'optimisation présentée dans la section 3.2.3, a reproduit efficacement les observations faites lors d'une expérience en mésocosmes. La méthode d'optimisation a estimé une combinaison linéaire de paramètres donnant la meilleure compatibilité avec les six différentes observations (concentrations en nitrate, phosphate, silicate, COD, Chl *a* et biomasse carbonée des bactéries). La recherche d'une solution pour le processus d'assimilation n'est pas une simple procédure d'ajustement de courbe en raison de la complexité et de la non-linéarité des interactions entre les compartiments du modèle. Une fois le nouveau modèle biogéochimique, incluant les huîtres, validé, l'impact des huîtres sur le réseau trophique microbien a été étudié en s'intéressant aux changements structurels et aux interactions au sein de ce réseau.

3.4.1 Le potentiel du processus d'optimisation des paramètres

La résolution des paramètres résultant de la méthode d'optimisation reflétait l'importance de chaque processus biogéochimique dans le modèle. Ainsi, les processus biogéochimiques ont pu être triés par importance. Par exemple, dans notre expérience de modélisation, les processus bactériens ont joué un rôle très important dans la dynamique de la chaîne trophique microbienne. En effet, dans les optimisations « Contrôle » et « Huître », le taux d'assimilation maximal des bactéries présentait la résolution la plus élevée de l'ensemble des paramètres de contrôle (voir Tableau 3.2 et Tableau 3.3), en accord avec le rôle majeur joué par les bactéries dans le cycle du carbone marin (par exemple, Cho & Azam 1988, Azam et al. 1993).

En revanche, la faible résolution des paramètres de contrôle du nouveau compartiment pour les huîtres, avec un maximum de 0,08 (tableau 3.1), a montré que la modification des processus associés n'avait qu'une faible influence dans le processus d'optimisation. Toutefois, le fait que

les valeurs des paramètres n'aient pas changé au cours de l'optimisation pourrait indiquer que le choix des valeurs initiales était robuste et que ces valeurs pourraient donc être utilisées pour des études ultérieures.

Pour répondre aux contraintes mathématiques de la méthode d'optimisation, certains des paramètres les plus influents, c'est-à-dire ceux dont les résolutions sont les plus élevées, ont été modifiés par l'optimisation et ont atteint des valeurs irréalistes. Ces valeurs irréalistes ont permis aux résultats simulés d'être plus proches des observations expérimentales en minimisant plus efficacement la fonction de coût. C'est le cas de l'efficacité de la croissance nette des bactéries et de trois autres paramètres contrôlant les fonctions de température : la température de référence pour le zooplancton, la température de référence du processus de décomposition et le coefficient de température du processus de décomposition. La méthode d'optimisation a modifié un paramètre contrôlant les fonctions de température, affectant plusieurs processus dépendant de la température en même temps, plutôt que plusieurs paramètres contrôlant un processus indépendant. Il est à noter que les paramètres contrôlant les fonctions de température avaient généralement une valeur de résolution élevée. En outre, les valeurs irréalistes pouvaient être expliquées par une analyse plus approfondie des valeurs des autres paramètres. Selon la littérature scientifique, l'efficacité de la croissance nette des bactéries devrait être comprise entre 0,05 et 0,7 (Del Giorgio & Cole 1998). Cependant, étant donné que la croissance bactérienne dépend du produit de la valeur de ce paramètre par la valeur du taux d'assimilation maximale des bactéries, la diminution de ce dernier au cours du processus d'optimisation a partiellement compensé l'augmentation de l'efficacité de la croissance nette des bactéries. Par exemple, pour l'optimisation « Contrôle », le produit a varié de $1{,}28 \times 10^{-5}$ à $1{,}95 \times 10^{-5}$ s^{-1}. En effet, le processus d'optimisation a modifié une combinaison linéaire de paramètres et non des paramètres individuels.

La résolution des données, qui résulte également de l'optimisation, peut être intéressante pour construire des dispositifs expérimentaux et des stratégies d'observations pertinentes. Les résolutions des données reflètent la contribution de chaque donnée assimilée comme information utile pour la méthode d'optimisation. Par exemple, la Chl *a* et la biomasse carbonée des bactéries ont de fortes résolutions et ont donc été très importantes pour rendre le modèle biogéochimique plus proche des observations, dans le cas où la méthode a assimilé seulement six variables (figure 6). Suite à ces résultats, une nouvelle expérience d'optimisation a été

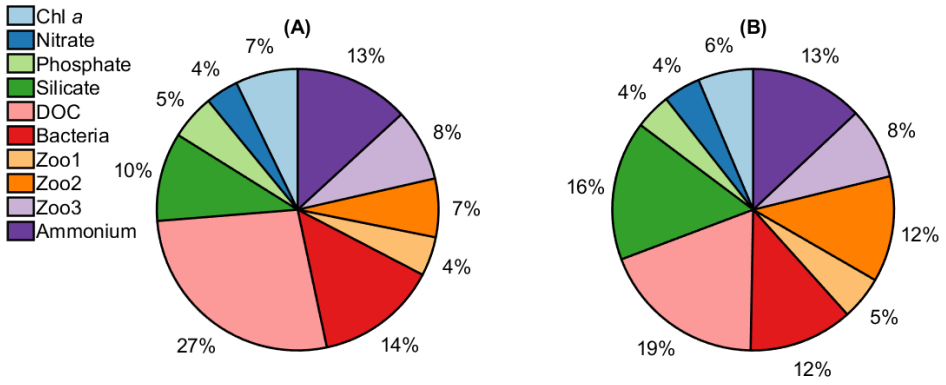


Figure 3.8 – Résolution des données calculées pour chaque type d'observation, moyenné sur la période expérimentale, pour les optimisations de (A) « Contrôle » et (B) « Huîtres », dans le cas où les 10 observations considérées sont disponibles. COD : carbone organique dissout ; Zoo1 : principalement les flagellés bactérivores et les petits ciliés ; Zoo2 : principalement les ciliés et les plus gros flagellés ; Zoo3 : métazooplancton dominé par les copépodes.

réalisée, en supposant que la méthode assimile la biomasse zooplanctonique et l'ammonium en plus des six variables précédentes. En pratique nous n'avions pas ces observations mais avons fait comme si nous en disposions en construisant des observations dites « synthétiques » à partir des résultats de la simulation initiale. Le calcul de la résolution des données pour ces nouvelles observations « synthétiques » a été effectué (figure 3.8). Les résultats ont mis en évidence le fait que, dans le cas où ces 10 variables seraient assimilées, l'ammonium et la biomasse zooplanctonique sont des variables clés pour améliorer le modèle biogéochimique, ainsi que la concentration en COD. Par conséquent, la gestion des efforts d'observation pour une modélisation réaliste dépend non seulement de la zone d'étude et du modèle biogéochimique, mais aussi des variables assimilées. La diversité des variables observées est extrêmement importante même si souvent difficile. Non testée ici, la fréquence d'acquisition nécessaire (ici de 1 fois par jour dans les mésocosmes de Mostajir et al. (2015) pourrait être déterminée à travers la résolution des données observées.

3.4.2 Les huîtres induisent des changements structurels dans le réseau trophique

L'introduction des huîtres, comme prédateurs supérieurs, a conduit la structure du réseau trophique vers un système plus hétérotrophe. L'indice du rapport structurel Autotrophe :

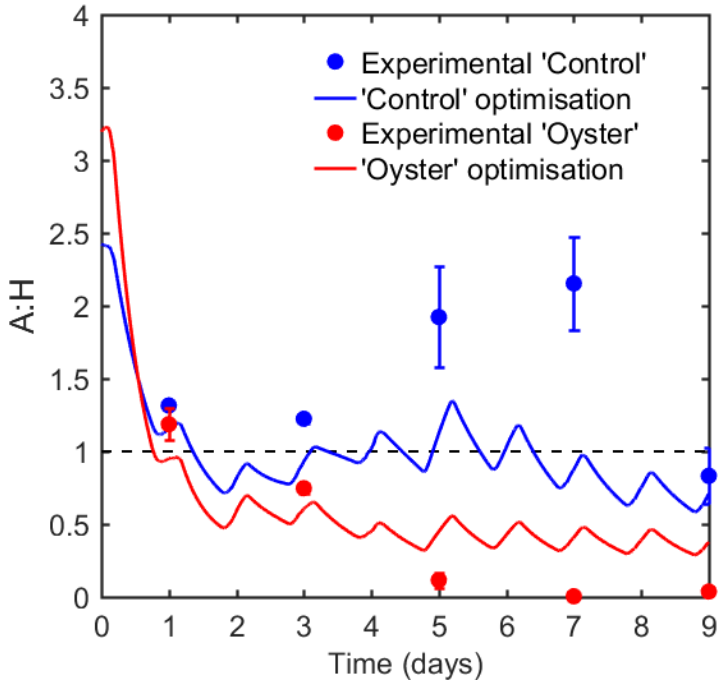


Figure 3.9 – Comparaison de l'index structurel Autotrophe :Hétérotrophe (A :H) entre l'expérience en mésocosme (points) et la modélisation biogéochimique (ligne) pour les optimisations de « Contrôle » et « Huîtres ».

Hétérotrophe (A :H, figure 3.9) de la biomasse carbonée a été calculé et comparé aux résultats de Mostajir et al. (2015). Ce calcul était simple avec le modèle, qui estimait la biomasse carbonée de chaque composante biologique du modèle, en comparaison des calculs expérimentaux, qui étaient associés à de fortes incertitudes en raison de la méthode de calcul de la biomasse carbonée dont les valeurs pour la conversion de la biomasse en carbone. L'écart entre les deux simulations était moins important que les écarts observés pendant l'étude expérimentale, mais les résultats allaient dans le même sens. Dans l'ensemble, le modèle a bien représenté le réseaux trophique microbien expérimental, du moins structurellement, avec seulement six types d'observations assimilées. Par conséquent, le modèle a corroboré la tendance à une transition vers un réseau trophique plus hétérotrophe en présence des huîtres comme prédateurs supérieurs. Ceci pourrait être utile dans l'optique d'utiliser le modèle pour tester différents scénarios. Par exemple, le modèle pourrait être utilisé pour simuler un scénario avec une plus grande quantité d'huîtres pour évaluer l'impact structurel d'une exploitation plus intensive.

La principale fonction des huîtres dans notre modèle était de filtrer toute l'eau du mésocosme, contenant des organismes vivants et non-vivants. La figure 3.10 montre la filtration de chaque

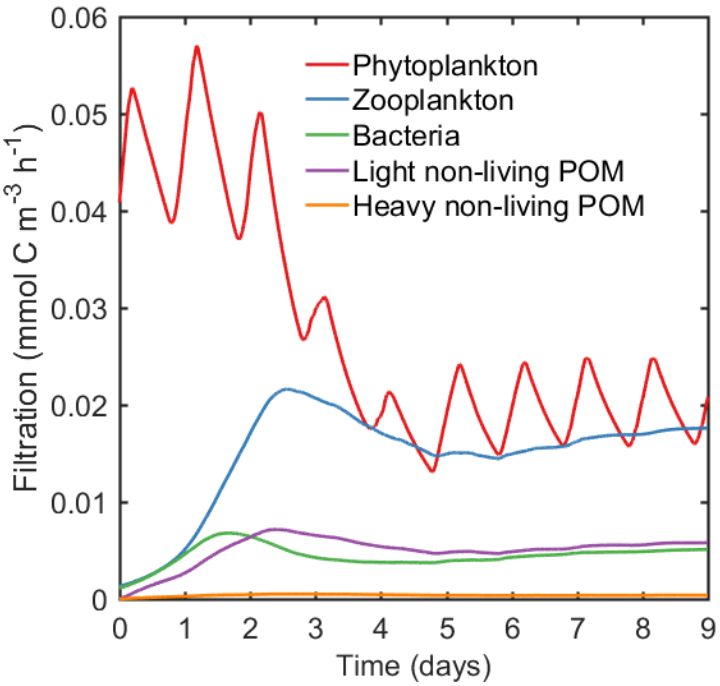


Figure 3.10 – Filtration des composants du réseau trophique microbien par les huîtres : phytoplancton, zooplancton, bactérie, MOP légère et lourde.

composante du réseau trophique microbien, résultant de l'équation 2. Selon les paramètres utilisés pour définir le taux de filtration, le compartiment le plus filtré correspondait à la communauté phytoplanctonique. Le zooplancton était le deuxième compartiment le plus filtré, et la MOP légère non-vivante, ainsi que les bactéries étaient le troisième compartiment le plus filtré. Notre modèle inclut la réduction directe de la biomasse phytoplanctonique par les huîtres en ajoutant un nouveau terme de filtration, $filt_{Phy}$. Ce résultat est en accord avec ceux de Cugier et al. (2010) et Mostajir et al. (2015). Néanmoins, ce processus a également impacté indirectement d'autres composantes du réseau trophique modélisé, comme le zooplancton, qui peut trouver moins de proies dans la communauté phytoplanctonique.

La biomasse phytoplanctonique simulée était inférieure d'environ 30 % à la biomasse phytoplanctonique de l'optimisation « Contrôle » (figure 3.2-E contre 3.3-E). La biomasse bactérienne a également été affectée, étant 50% plus élevée que celle de l'optimisation « Contrôle » (figure 3.2-F contre 3.3-F). La présence des huîtres a fortement augmenté la biomasse zooplanctonique d'environ 110% (figure 3.4-B versus 3.6-B). Par conséquent, l'augmentation de la biomasse du zooplancton et la réduction de la biomasse du phytoplancton, étant une proie du zooplancton, pourraient correspondre à un contrôle « top-down ». La prédation simulée du phytoplancton par le zooplancton était légèrement plus élevée dans

l'optimisation « Huîtres » que dans l'optimisation « Contrôle » (résultat non montré), mais ce résultat n'explique pas entièrement la forte augmentation de la biomasse du zooplancton. Cependant, la réduction de la biomasse du phytoplancton s'explique par le contrôle « top-down » des huîtres mais aussi par la prédation accrue du zooplancton. Losey & Denno (1998) ont montré que l'influence combinée de deux prédateurs pouvait être supérieure à la somme de leurs impacts individuels. Ici, l'influence combinée des biomasses d'huîtres et de zooplancton sur la biomasse de phytoplancton était supérieure à la somme des impacts individuels.

L'introduction d'un prédateur supérieur dans un écosystème pourrait conduire à des résultats inattendus ; en particulier, l'introduction d'un prédateur supérieur exotique pourrait avoir un impact dévastateur sur les espèces indigènes (par exemple , Bytheway et al. 2016). Dans notre cas, nous ne pouvons pas exclure cette possibilité pour l'écosystème de la lagune de Thau, où des huîtres non-indigènes (*Crassostrea gigas*, une huître japonaise) sont cultivées depuis 1972 (Hamon et al. 2003), car les huîtres exercent un fort contrôle structurel sur la communauté biologique naturelle de la lagune.

3.4.3 Impact indirect des huîtres sur la biomasse bactérienne

La biomasse bactérienne simulée a fortement augmenté en présence d'huîtres comme prédateurs supérieurs, conformément à l'étude de Mostajir et al. (2015). Ces auteurs ont proposé différentes hypothèses pour expliquer l'augmentation de l'abondance des bactéries, et certaines de ces hypothèses peuvent être discutées sur la base des nouveaux résultats de modélisation acquis ici. Premièrement, les bactéries pourraient bénéficier de l'excrétion des huîtres (Mazouni et al. 1998), mais comme cette excrétion des huîtres n'a pas été modélisée dans cette étude et que la biomasse bactérienne simulée était similaire à celle des observations expérimentales, ce bénéfice pourrait ne pas être suffisant pour expliquer l'augmentation observée. Deuxièmement, Mostajir et al. (2015) ont mis en évidence l'hypothèse selon laquelle la réduction des particules virales due à la filtration des huîtres pouvait favoriser une augmentation de la biomasse bactérienne. Cependant, les virus n'ont pas été modélisés, notamment en raison de la complexité de leurs interactions avec les autres composantes du modèle, et cette hypothèse n'a pas pu être étudiée.

Nos résultats soutiennent la troisième hypothèse posée par Mostajir et al. (2015), concernant la réduction de la compétition entre les bactéries et le phytoplancton pour l'assimilation des nutriments. Pour quantifier la compétition entre les bactéries et le phytoplancton, les flux d'assimilation des nutriments ont été analysés. La figure 3.11 montre la comparaison entre les optimisations « Contrôle » et « Huîtres » pour l'assimilation d'ammonium (figure 3.11-A) et de phosphate (figure 3.11-B) par le phytoplancton. Pour les bactéries, la même comparaison est présentée pour l'assimilation d'ammonium (figure 3.11-C) et l'excrétion de phosphate (figure 3.11-D). La version du modèle d'Auger et al. (2011) inclut le contrôle potentiel de la croissance bactérienne par la disponibilité du phosphore, en plus de la limitation par la disponibilité du carbone et de l'azote. La formulation de ce modèle est dérivée de Thingstad et al. (1998). Les bactéries assimilent d'abord la MOD, mais elles peuvent également assimiler l'ammonium et/ou le phosphate si le NOD et/ou le POD font défaut. Les bactéries peuvent également agir en tant que décomposeurs et excréter des nutriments, en fonction de la comparaison du rapport COD :NOD et/ou COD :POD avec leurs rapports internes (Kirchman et al. 2000). Tous ces processus (assimilation de nutriments, excrétion et respiration) rendent possible le contrôle de leur stœchiométrie interne. Nos résultats ont montré que, à l'exception de l'assimilation de phosphate, l'assimilation de nutriments par le phytoplancton était plus faible avec l'ajout d'huîtres (figure 3.11-A et 3.11-B). De plus, contrairement au schéma observé dans l'optimisation « Contrôle », où aucune assimilation bactérienne d'ammonium n'a été observée (figure 3.11-C), l'assimilation bactérienne d'ammonium a augmenté dans l'optimisation « Huître » après le jour 7. On peut conclure que la compétition entre les bactéries et le phytoplancton a été réduite dans notre modèle, en particulier celle pour l'ammonium. En outre, l'excrétion de phosphate par les bactéries était plus élevée en présence des huîtres et a permis de compenser les besoins plus élevés en phosphate de la communauté phytoplanctonique. Thingstad et al. (2007) ont montré que la dynamique du phosphate et du COD dans une colonne d'eau recevant du nitrate évolue continuellement vers une plus faible compétition pour les nutriments et une plus forte régénération des nutriments. L'introduction des huîtres a légèrement augmenté les concentrations de COD, nitrate et phosphate dans la colonne d'eau, ce qui pourrait correspondre au cas étudié par Thingstad et al. (2007).

Nos résultats ont montré que la réduction de cette compétition a bénéficié à la fois à la croissance bactérienne et à celle du phytoplancton. Cependant, la communauté phytoplanctonique était soumise à d'autres contraintes fortes, comme la filtration par les huîtres, comme expliqué

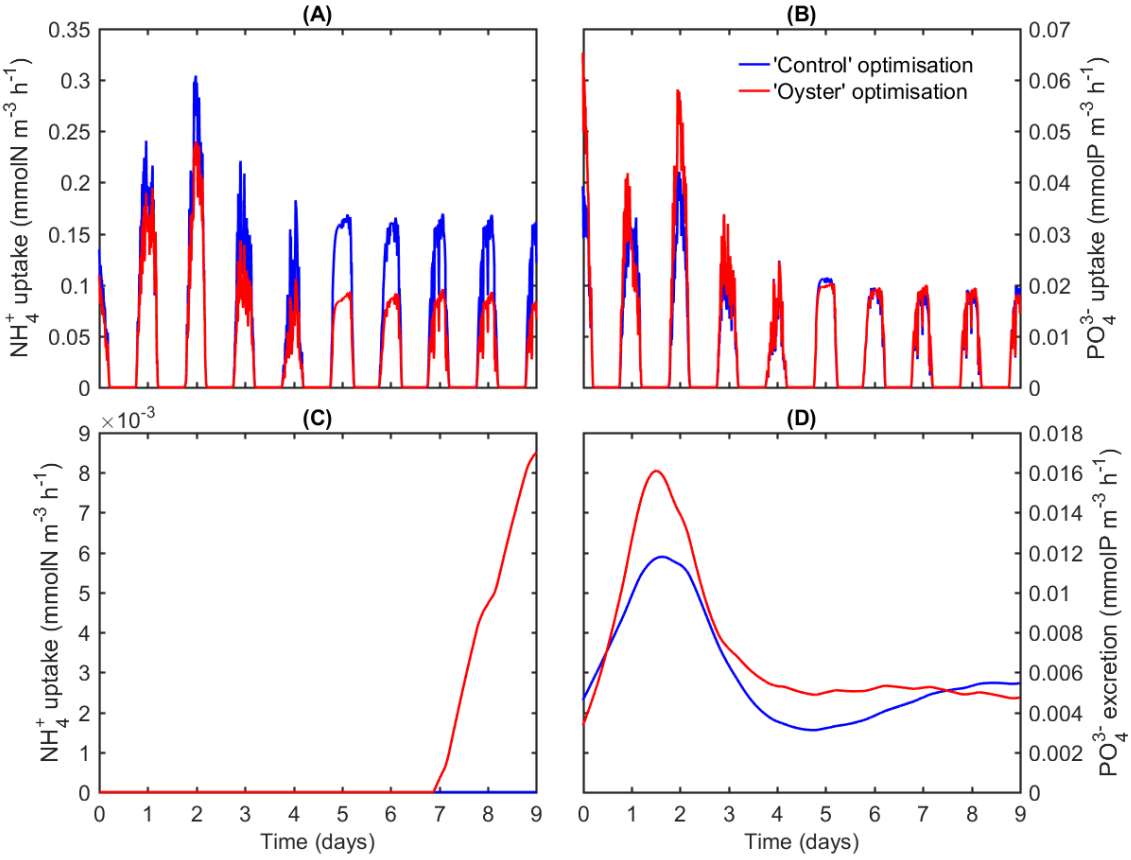


Figure 3.11 – Comparaison entre les optimisations de « Contrôle » et « Huîtres » pour (A) l'absorption d'ammonium par le phytoplancton, (B) l'absorption de phosphate par le phytoplancton, (C) l'absorption d'ammonium par les bactéries, et (D) l'excrétion du phosphate par les bactéries.

ci-dessus. Ainsi, la plus grande quantité de nutriments disponibles pour les bactéries a entraîné une augmentation de la biomasse bactérienne dans la simulation « Huîtres ».

3.4.4 Impact des huîtres sur la communauté zooplanctonique

L'augmentation de la biomasse bactérienne dans la simulation « Huîtres » a favorisé une augmentation de la biomasse zooplanctonique bactérivore (principalement Zoo1 mais aussi Zoo2 dans une proportion moindre). Cependant, la biomasse carbonée du Zoo1 a légèrement diminué avec l'ajout des huîtres (figure 3.4-B versus 3.6-B). La biomasse maximale de Zoo1 de l'optimisation « Huîtres » était de 5,46 mmol C m^{-3} et a été atteinte au début du jour 2. A la même date, dans la simulation « Contrôle », la biomasse de Zoo1 était de 4,41 mmol C m^{-3}. Ce résultat soutient l'idée que l'augmentation de la biomasse bactérienne a favorisé le zooplancton bactérivore car la croissance de Zoo1 était plus élevée en présence d'huîtres.

La biomasse carbonée élevée de Zoo1 obtenue en présence d'huîtres a entraîné une augmentation directe de la biomasse carbonée de Zoo2. Ainsi, Zoo1 a servi de lien trophique entre les bactéries et Zoo2. De plus, nos résultats ont montré une augmentation de Zoo2 dans la simulation « Huîtres » plus rapide que l'augmentation de Zoo1 (figure3.6-B). En effet, la pression de prédation de Zoo2 sur Zoo1 était plus élevée que la pression de prédation de Zoo1 sur les bactéries (non montré).

Par conséquent, en présence d'huîtres, la communauté phytoplanctonique, principale source de nourriture des huîtres, a été fortement impactée par la filtration directe des huîtres. Les bactéries ont bénéficié de la réduction de la biomasse de la communauté phytoplanctonique, en particulier grâce à la réduction de la compétition entre les bactéries et le phytoplancton pour l'assimilation des nutriments. Cette augmentation de la biomasse bactérienne a favorisé le zooplancton bactérivore (Zoo1), qui a été prédaté par Zoo2. Enfin, ce phénomène s'est traduit par une biomasse de Zoo2 plus élevée dans la simulation « Huîtres » que dans la simulation « Contrôle ». Ce résultat pourrait être comparé au « modèle minimum » de Thingstad et al. (2007) dans lequel les abondances de ciliés (Zoo2) et de bactéries étaient positivement corrélées, par le lien trophique proposé par les flagellés hétérotrophes (Zoo1). Cependant, dans le « modèle minimum », le contrôle « top-down » des copépodes (Zoo3) avait tendance

à stimuler les diatomées, alors que dans notre modèle, l'insertion d'huîtres a entraîné une réduction de la communauté phytoplanctonique.

L'approche par modélisation a fourni un réel avantage pour étudier les interactions entre les différentes composantes du réseau trophique microbien. L'utilisation d'une formulation mécaniste des processus biogéochimiques (section 3.2.2) rend possible et simple l'extraction des stocks et des flux. Cette discussion s'est concentrée sur la filtration par les huîtres (figure 3.10), la prédation par le zooplancton et la compétition entre phytoplancton et bactéries pour les nutriments (figure 3.11). Ces flux biogéochimiques, facilement extraits des résultats de la simulation, ont fourni une grande quantité d'informations nouvelles, servant notre compréhension de l'impact des huîtres en tant que prédateurs supérieurs des composantes du réseau trophique microbien.

3.5 Conclusion

Dans cette partie, des simulations numériques, utilisant le modèle Eco3m-S, ont été réalisées afin de mieux comprendre les interactions et les flux au sein du réseau trophique microbien. Une méthode d'optimisation des paramètres assimilant les observations expérimentales en mésocosmes décrite dans Mostajir et al. (2015) a été utilisée. Le modèle a reproduit efficacement les observations avec et sans huîtres. Le modèle a fourni des résultats à haute fréquence sur la période de l'expérience, et les flux au sein du réseau trophique ont été extraits et analysés. Par exemple, la comparaison de l'assimilation des nutriments par les bactéries et la communauté phytoplanctonique a mis en évidence une diminution de la compétition pour les nutriments entre ces deux composantes, en présence d'huîtres. En raison de la filtration de toute l'eau du mésocosme, y compris les organismes et les particules non-vivantes, l'impact direct et immédiat des huîtres a été principalement une réduction de la biomasse carbonée du phytoplancton. En outre, nos résultats ont montré une augmentation des biomasses zooplanctoniques et bactériennes. Le système au sein des mésocosmes est donc devenu plus hétérotrophe en présence des huîtres. La réduction de la compétition pour les nutriments entre les bactéries et le phytoplancton, comme mentionné ci-dessus, a entraîné une biomasse bactérienne plus élevée dans la simulation « Huîtres ». L'augmentation de la biomasse zooplanctonique s'explique par une forte augmentation de la biomasse simulée de Zoo2 (50-200 μm, principalement des ciliés et des grands flagellés) due au broutage du zooplancton bactérivore (Zoo1 ; 5-50

μm, principalement des flagellés et des petits ciliés), qui est apparu comme un lien trophique intermédiaire. Dans notre étude, les huîtres ont poussé le système vers un état plus hétérotrophe avec des biomasses carbonées microzooplanctoniques et bactériennes plus élevées et une biomasse carbonée phytoplanctonique plus faible.

La modélisation, l'observation et l'expérimentation sont complémentaires pour obtenir une bonne compréhension des processus écologiques. L'observation et l'expérimentation fournissent une vision réelle mais partielle des processus en jeu, et le scénario idéal dans lequel tout pourrait être observé ou suivi demeure. Les approches de modélisation fournissent des estimations plus ou moins proches de la réalité, en fonction de la qualité des hypothèses connues. Cependant, ces approches fournissent souvent des informations plus complètes et avec une plus grande résolution temporelle. Les modèles sont alimentés par des théories et des observations. L'approche de modélisation introduit un nouveau point de vue, utile pour la compréhension des mécanismes biogéochimiques, en faisant attention aux hypothèses faites au préalable. Dans notre cas, nous avons réussi à reproduire la dynamique de l'écosystème pendant les 10 jours de la période expérimentale. Des informations supplémentaires ont été fournies par le modèle, telles que les flux biogéochimiques au sein du réseau trophique microbien. Cette idée pourrait encourager la communauté scientifique à poursuivre davantage d'interactions entre les communautés de modélisation, d'observation et d'expérimentation.

L'analyse des données assimilées au cours du processus d'optimisation pourrait également être un moyen simple de définir les données les plus intéressantes requises pour l'approche par modélisation. Elle pourrait aider à gérer les efforts expérimentaux afin de mener une étude de modélisation plus réaliste. Par exemple, dans notre étude, les données disponibles pour la Chl *a* ou les bactéries étaient très importantes pour l'optimisation « Contrôle ». De plus, nos résultats étaient très similaires aux observations du mésocosme et suggéraient que les observations de l'ammonium, qui n'étaient pas disponibles, n'étaient pas essentielles dans ce cas spécifique. Les résolutions de données contiennent également des informations temporelles qui révèlent, par exemple, s'il est préférable de mesurer chaque variable une fois par jour ou de mesurer une variable à une fréquence élevée et les autres à une fréquence faible. La réponse dépend fortement de la dynamique du système et de la complexité des processus impliqués. En ce qui concerne nos résultats, un bon effort pour obtenir de nombreuses observations de Chl *a*

est nécessaire, comparé aux observations de COD, qui pourraient être mesurées seulement une fois par semaine par exemple.

Chapitre 4

Modélisation de l'épisode cévenol de novembre 2008

Dans la première partie de cette thèse, l'objectif est de valider l'approche par modélisation couplée d'événements extrêmes ayant lieu sur la zone d'étude. A la suite, il s'agira d'obtenir une modélisation réaliste et robuste sur une période longue, pendant laquelle peuvent survenir vraisemblablement plusieurs événements intenses ponctuels. Dans ce cadre, une première étape pour valider notre approche a été d'appliquer notre modèle à une période courte comprenant un seul événement particulièrement intense, pour ensuite comparer les sorties du modèle couplé à des données observées in situ dans un processus de calibration/validation.

4.1 Contexte de l'étude

Afin de répondre à ce premier objectif de thèse, nous avons ainsi fait le choix de modéliser un épisode cévenol survenu sur la zone début novembre 2008. En effet, une étude de cet événement avait déjà été menée grâce à la mise en place d'un dispositif de mesure de variables biogéochimiques déployé avant, pendant et après la crue éclair de la rivière La Vène (Fouilland et al., 2012). Un projet de master a d'abord alimenté ce travail et fait avancer la validation du modèle sur cette période (Pagès, 2016). Une partie de la démarche avait donc été initiée précédemment mais les résultats présentés ici sont originaux puisqu'ils utilisent le nouveau modèle biogéochimique dans lequel la pression par les organismes filtreurs (huîtres) est

modélisée (Caillibotte et al., 2020). Il a donc été nécessaire de valider ce nouveau modèle couplé.

Sur le pourtour méditerranéen, les épisodes de crues éclair représentent une part très importante des apports d'eau douce et rejets d'éléments biogéochimiques en mer (Cherifi et Loudiki, 1999 ; Tournoud et al., 2006 ; Fouilland et al., 2012), incluant plus de la moitié des apports de matière en suspension et 40 à 80% des apports annuels d'azote dans les zones semi-fermées telles que les lagunes (Velasco et al., 2006 ; Gouze et al., 2008). Ces épisodes sont généralement la conséquence de phénomènes météorologiques intenses, dont la durée varie entre quelques heures et quelques jours. Durant ces épisodes particuliers, une augmentation significative de la production primaire (phytoplancton et macrophytes) est généralement observée pendant et à la suite de ces événements, en particulier pour les zones lagunaires (Troussellier et Deslous-Paoli, 2001 ; Harzallah et Chapelle, 2002 ; Velasco et al., 2006 ; Fouilland et al., 2012). Cela est particulièrement le cas pour les zones situées proches des embouchures des fleuves côtiers.

Malgré les apports importants en nutriments, des effets contradictoires peuvent toutefois être observés pour les communautés phytoplanctoniques et bactériennes. En effet, Pecqueur et al. (2011) ont observés une augmentation de la biomasse phytoplanctonique et bactérienne dans les eaux de surface de la lagune de Thau pour un épisode de crue intense. Néanmoins, leurs résultats montrent aussi un effet négatif sur des espèces marines de phytoplancton, lié peut-être à la diminution de la salinité au niveau de l'embouchure du fleuve, ou encore à la diminution de la lumière en conséquence de l'augmentation de la turbidité (Fouilland et al., 2012). Cela suggère aussi que l'augmentation mesurée de la biomasse phytoplanctonique est expliquée par l'apport d'espèces dulcicoles dans la lagune.

Ces hypothèses vont pouvoir être testées par la modélisation couplée mise en place sur la période concernée. Les objectifs de cette partie sont donc :

- (1) la validation du modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique sur la zone d'étude pour un événement intense de tempête et de crue (épisode cévenol),
- (2) l'étude de l'impact d'un épisode cévenol sur l'hydrodynamisme à l'intérieur de la lagune de Thau,
- (3) la détermination des facteurs facilitant et/ou limitant le développement de la production primaire durant ce type d'événement,

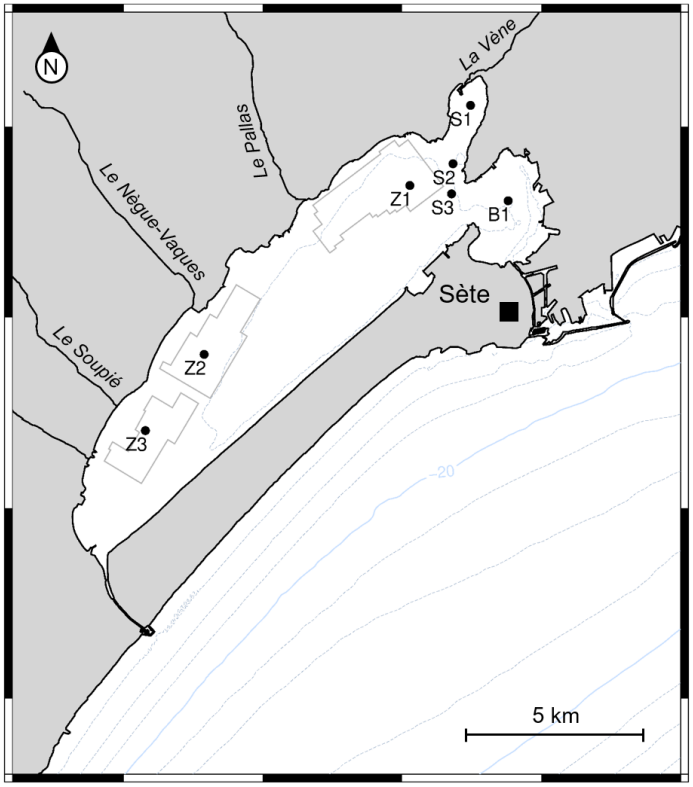


Figure 4.1 – Carte représentant la lagune de Thau et la position des stations de mesures situées à l'embouchure de La Vène (S1, S2 et S3) et des points de références pour la modélisation situés dans les parcs à huîtres (Z1, Z2 et Z3) et dans la zone du petit étang (B1).

- et (4) la quantification des bilans biogéochimiques pour un tel événement à l'échelle de la lagune de Thau.

4.2 Matériel et méthodes

4.2.1 L'épisode cévenol de novembre 2008

L'événement de novembre 2008 se caractérise par une tempête assez marquée et une crue rapide de la rivière La Vène, dont l'embouchure est située au nord-est de la lagune de Thau (figure 4.1). Cette rivière est la contributrice majeure en eau douce pour la lagune de Thau. En effet, son bassin-versant représente 25% du bassin-versant alimentant la lagune (Monna et al., 1995). D'autres rivières (par exemple Le Pallas ou Le Nègue-Vaques) ainsi que des apports diffus via les réseaux karstiques contribuent aux apports en eaux douces dans la lagune (Fouilland et al., 2012).

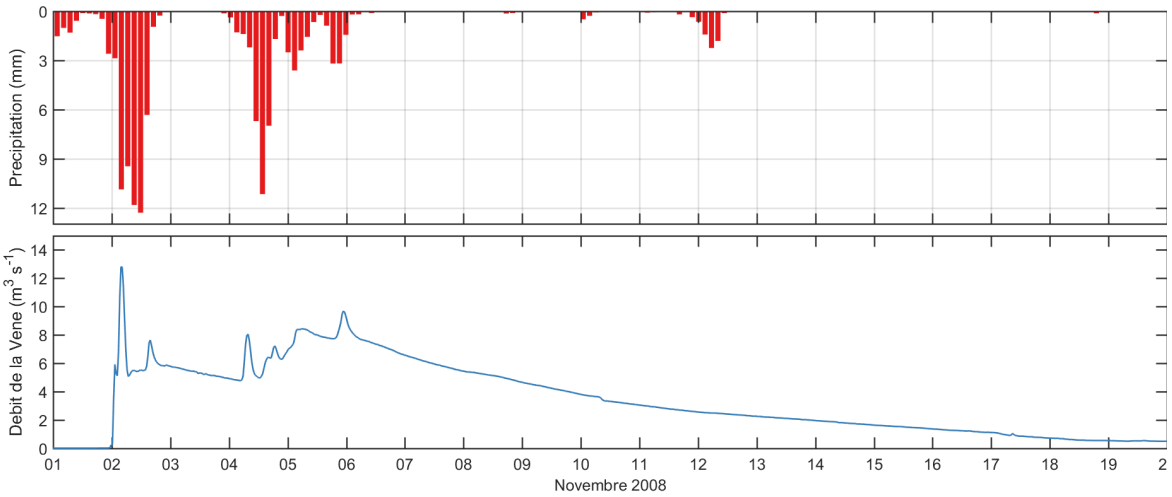


Figure 4.2 – Evolution des précipitations (mm/h) et du débit de La Vène (m^3 s^{-1}), dont l'embouchure est située au nord-est de la lagune de Thau, dans la crique de l'angle. Données mesurées pour la période de novembre 2008 (SO REC-Thau, OSU OREME).

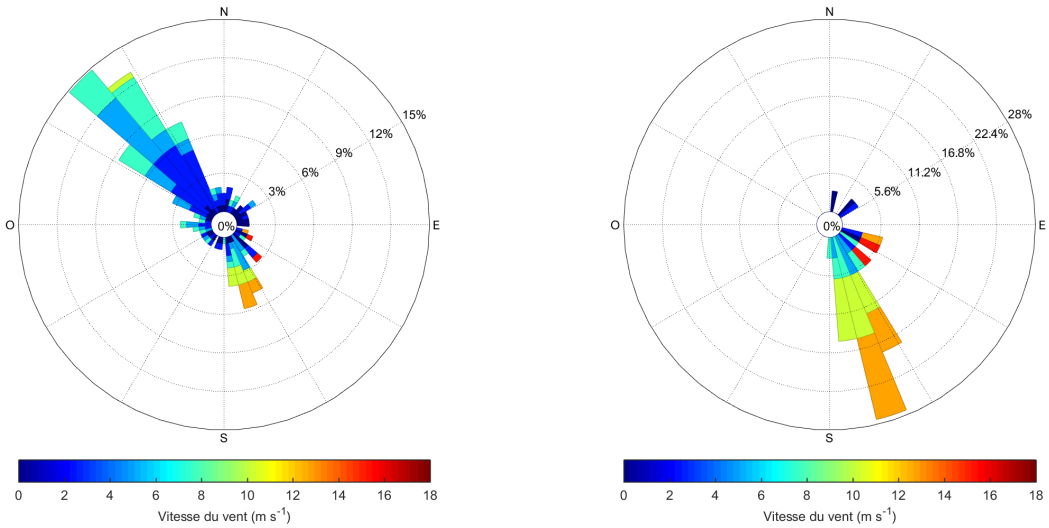
Durant cet épisode cévenol, la crue de La Vène a été observée à partir du 1er novembre et jusqu'au 17 novembre 2008 (figure 4.2). Le débit maximal atteint, ou débit de pointe de la crue, a été de 12.8 m^3 s^{-1} le 2 novembre (données SO REC-Thau, OSU OREME). Nous pouvons aussi noter un temps de montée d'environ 4h30, résultant des pluies très soutenues pendant un temps court.

Concernant les vents, nous pouvons observer à l'aide des données Météo-France (station de Sète, figure 4.3) des changements importants au cours de la période d'étude, aussi bien en intensité qu'en direction. Ce phénomène est caractéristique des épisodes cévenols, avec une alternance entre des vents de nord-ouest hors tempête et des vents de sud-est autour de l'apex de la tempête. En intensité, les rafales ont pu atteindre un maximum de 95 km h^{-1} le 2 novembre.

On peut définir trois périodes distinctes autour de cet événement :

- une période pré-tempête du 25 au 31 octobre 2008,
- une période de tempête du 31 octobre au 4 novembre 2008,
- une période de post-tempête du 4 au 20 novembre 2008.

La période de pré-tempête est caractérisée par une pluviométrie faible, n'ayant pas pour conséquence un apport fluvial à l'embouchure de La Vène. Les vents moyens sur cette période proviennent plutôt du nord-ouest (Tramontane), avec des intensités assez faibles (figure 4.3a). La pression atmosphérique diminue progressivement pour atteindre 990 hPa le 30 octobre (figure 4.4).



(a) Du 25/10 au 20/11 **(b)** Du 31/10 au 04/11

Figure 4.3 – Roses des vents, indiquant la provenance et l'intensité (m s-1), pour (a) la totalité de la période de l'événement et (b) la période de tempête. Les données présentées correspondent aux observations Météo-France (station de Sète) pour l'événement de novembre 2008.

La période de tempête est caractérisée par une pluviométrie plus intenses intervenant sur de courtes périodes (fig. 4.2). La crue de La Vène se déclenche le 1er novembre. La pression atmosphérique est basse en début de période et remonte progressivement durant la période. Les vents moyens proviennent essentiellement du sud-est (fig. 4.3b) avec des intensités assez fortes autour de 18 m s^{-1} à l'apex de la tempête.

La période de post-tempête est caractérisée par une diminution des précipitations (figure 4.2) et de l'intensité des vents. Les observations concernant le vent indiquent d'abord des changements fréquents de direction puis un retour à un régime nord-ouest, correspondant au régime observé avant la tempête. L'intensité moyenne des vents redevient assez faible pendant cette période. La pression atmosphérique continue d'augmenter tout au long de la période (figure 4.4).

Les observations de Fouilland et al. (2012) ont montré qu'une telle crue pouvait avoir des conséquences rapides sur la dynamique des bactéries et producteurs primaires planctoniques (phytoplancton) dans la lagune de Thau. Bien que la crue apporte une quantité importante de matière particulaire et dissoute dans la lagune, les observations de Fouilland et al. (2012) montrent une diminution de la production bactérienne nette à partir du début de la crue et pendant les 6 jours suivants. De même, l'étude montre que les temps de « turnover » du carbone phytoplanctonique sont plus grands dans les zones de salinité forte que dans les zones

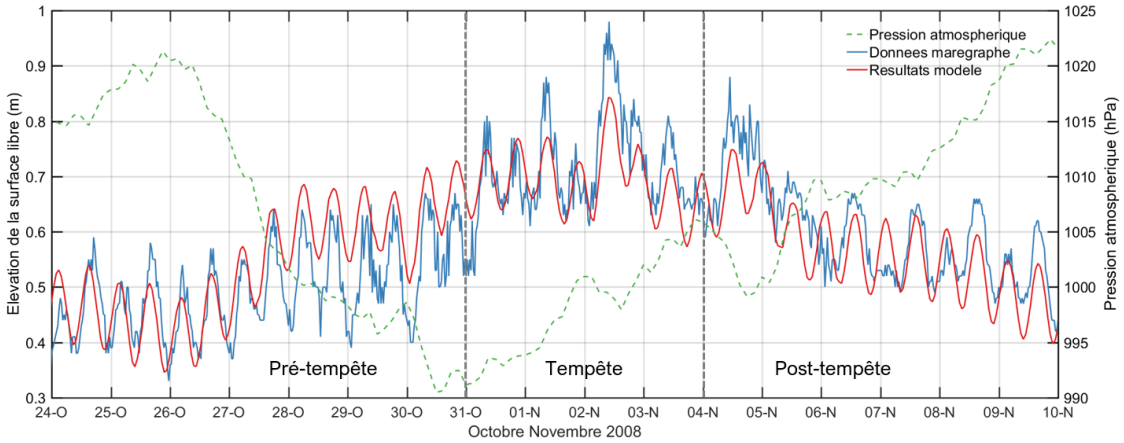


Figure 4.4 – Evolution de la pression atmosphérique (vert) et de l'élévation de la surface libre mesurée par le marégraphe de Sète (bleu) et calculée par le modèle couplé (rouge) sur la période d'octobre- novembre 2008. Les différentes périodes (pré-tempête, tempête et post-tempête) définies précédemment sont indiquées.

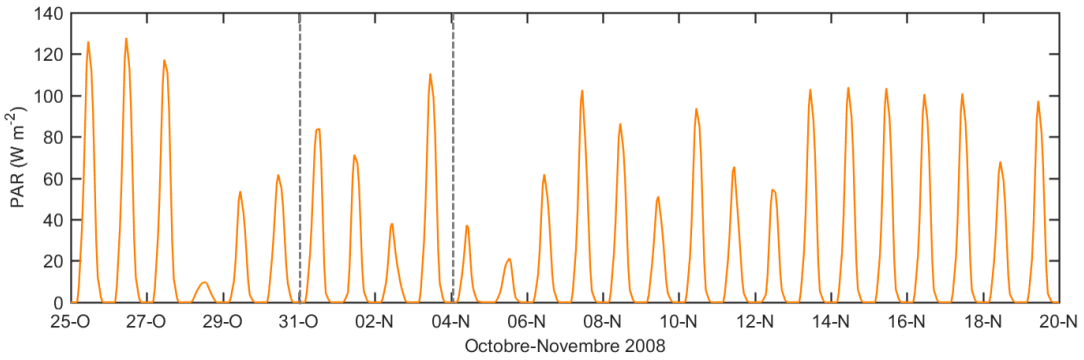


Figure 4.5 – PAR (Photosynthetically Active Radiation) à la station M3 sur la période de l'événement.

directement impactées par la crue. Fouilland et al. (2012) proposent plusieurs explications : l'effet du choc osmotique subi par les organismes marins (Pecqueur et al., 2011), l'augmentation de la turbidité limitant ainsi la lumière disponible pour le phytoplancton, ou encore la forte pression exercée par les organismes filtreurs présents dans lagune.

Enfin, la figure 4.5 montre l'évolution de la lumière PAR (« Photosynthetically Active Radiation » ; 400-700 nm), disponible pour la photosynthèse des producteurs primaires. En raison de la couverture nuageuse importante durant l'événement, cette quantité évolue au cours de l'événement. Cela est observable en particulier avant la période définie comme période de tempête, pendant et juste après cette même période.

4.2.2 Mise en œuvre du modèle

Le modèle utilisé est le modèle couplé hydrodynamique-biogéochimique SYMPHONIE - ECO3M-S, décrit dans les sections 2.1et 2.2. Le modèle est forcé en surface par les composantes atmosphériques (vents, flux de chaleur et précipitation/évaporation ; produits du modèle météorologique européen ECMWF). Au niveau des embouchures de fleuves, il est forcé par les apports fluviaux (débits, conditions hydrographiques et biogéochimiques). Les produits du modèle NEMO-MED12, déployé sur l'ensemble de la Méditerranée, sont utilisés comme conditions initiales et aux frontières latérales du domaine Golfe du Lion (composantes du courant, pression, densité, température, salinité, niveaux d'eau, . . .). Le modèle est forcé par les composantes de marées (produits FES 2012), ainsi que par les variables biogéochimiques calculées sur l'ensemble de la Méditerranée (modèle grande échelle SYMPHONIE – ECO3M-S). La bathymétrie est interpolée sur la grille de calcul à partir des données du SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine) et du Conseil Régional pour l'intérieur de la lagune. La grille 3D utilisée est une grille bipolaire, dont les deux pôles sont disposés de part et d'autre de la lagune de Thau, et a une emprise sur l'ensemble du Golfe du Lion mais possède une résolution plus fine sur notre zone d'étude (voir figure 2.3). Le modèle biogéochimique fournit sur cette grille 3D les concentrations en nutriments, MOP (non-vivante), MOD, bactéries, phytoplancton (trois classes de taille) et zooplancton (trois classes de taille). Ces variables sont détaillées dans la section 2.2. Au niveau des tables à huîtres, dans la lagune de Thau, l'influence des huîtres est prise en compte aussi bien sur la partie hydrodynamique que biogéochimique. Pour la partie hydrodynamique, un coefficient de rugosité est ajouté pour prendre en compte l'abattement des courants dans les tables à huîtres, ce qui se traduit par une modification de la traînée. De plus, en tant que prédateur supérieur des organismes du réseau trophique microbien, l'influence des huîtres sur les cycles biogéochimiques de la lagune est pris en compte selon les équations détaillées en section 2.2 et annexe A1.

La modélisation est mise en place sur une période de plus d'un mois s'étalant du 15 octobre au 25 novembre 2008. Une période de « spin-up » du modèle de 10 jours est prise en compte. En sortie du modèle, nous avons fait le choix de représenter plus particulièrement :

- des résultats 3D spatialisés de variables physiques et biogéochimiques pour certaines dates prédéfinies : avant, pendant, et après la tempête,

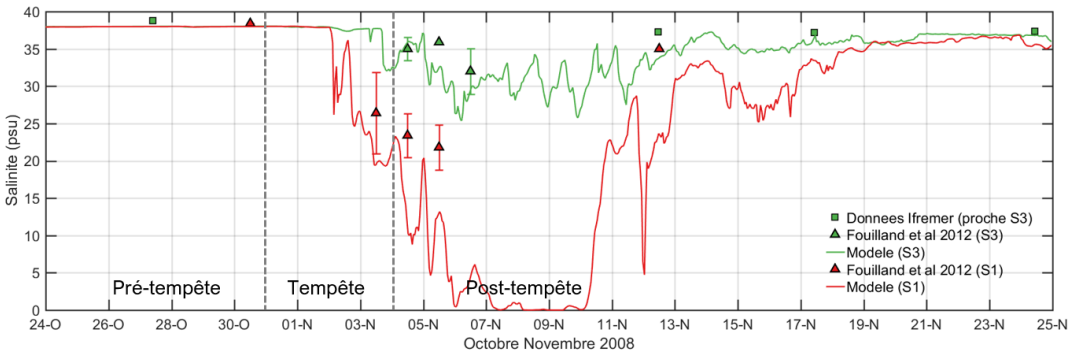


Figure 4.6 – Comparaison entre la salinité calculée par le modèle couplé aux points S1 et S3, et les observations effectuées par Fouilland et al. (2012) (triangles) et l'Ifremer (carrés).

- l'évolution temporelle de ces mêmes variables en plusieurs points fixes situés proches des stations d'observation afin d'effectuer plus facilement une comparaison avec les données *in situ* disponibles,
- l'évolution des flux entrants et sortants dans la lagune de Thau ainsi que de la variation du stock total dans la lagune de Thau des différentes variables du modèle biogéochimique afin d'effectuer les bilans sur les différents cycles biogéochimiques.

4.2.3 Inventaire des données de validation

Les résultats du modèle ont été comparés à des observations de variables physiques et biogéochimiques disponibles sur la période d'étude. Ces données proviennent de plusieurs sources. Tout d'abord, les données d'observation obtenues avant, pendant et après la crue par Fouilland et al. (2012) nous ont permis de comparer le résultats du modèle couplé en terme de salinité (figure 4.6) et de variables biogéochimiques. Parmi ces données observées, nous disposons des concentrations en nutriments (ammonium, nitrate et nitrite, phosphate et silicate), en carbone organique dissout (COD), en biomasse carbonée de bactéries et phytoplanctons, et en chlorophylle a en surface. Ces observations ont été effectuées le long d'un gradient de salinité mais sont comparées avec un point fixe proche dans la grille du modèle (points identifiés S1, S2 et S3 sur la figure 4.1).

Sur la période d'étude, des données d'observations des variations de hauteur d'eau au niveau du port de Sète ont été observées par le marégraphe de Sète (SHOM, figure 4.4). Les résultats du modèle couplé en termes de hauteurs d'eau au niveau du port de Sète ont ainsi pu être comparés à ces données.

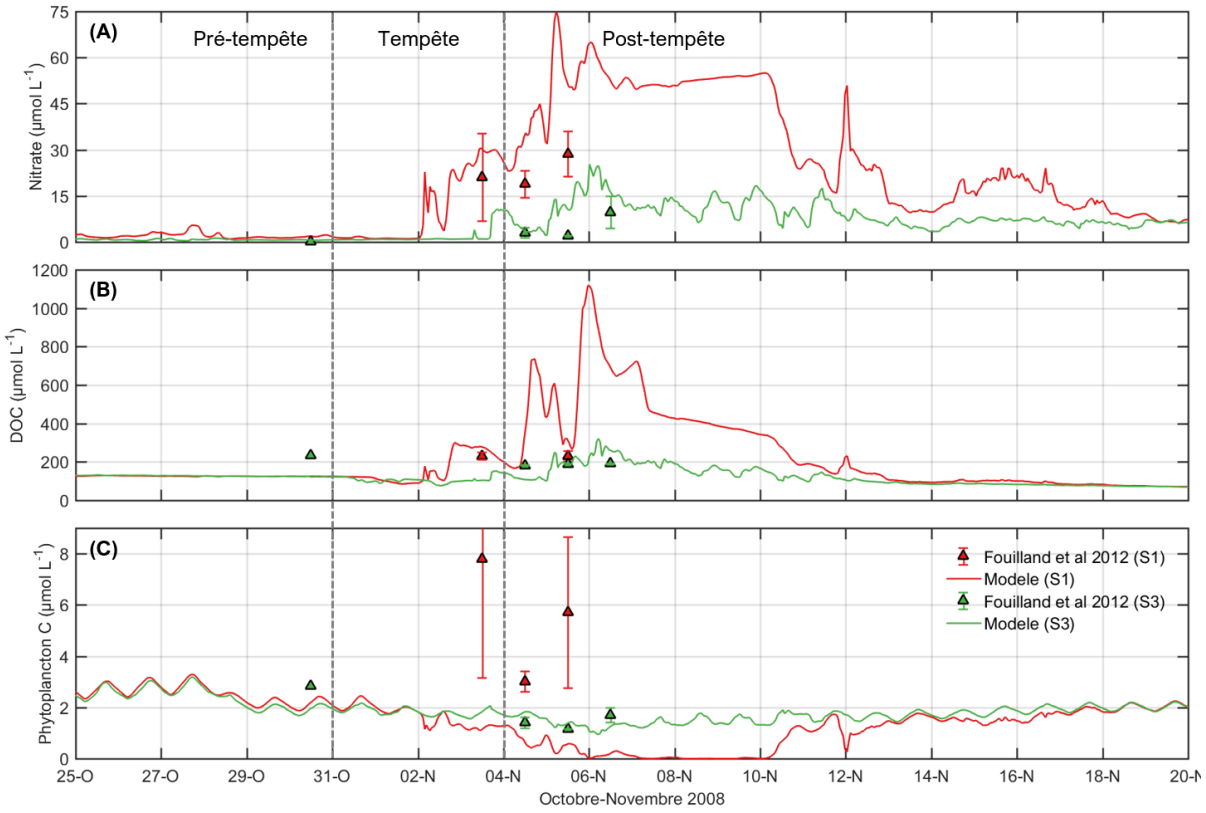


Figure 4.7 – Comparaison entre les résultats du modèle aux points S1 et S3 et les observations effectuées par Fouilland et al (2012) (triangles) pour les concentrations en (A) nitrate, (B) COD et (C) biomasse carbone du phytoplancton.

4.2.4 Définition de tests de sensibilité

Le modèle mis en œuvre suivant les modalités décrites précédemment produit des résultats de simulation que l'on qualifiera de simulation de référence. Ces résultats sont décrits et validés dans la section 4.3. Cette simulation sera ensuite exploitée dans la section 4.4 pour répondre à certaines questions posées lors des études précédentes concernant cet événement (Pecqueur et al., 2011 ; Fouilland et al., 2012). Ces auteurs ont proposés des hypothèses afin d'expliquer la réaction de la communauté phytoplanctonique à cet événement. En effet, malgré un apport conséquent de matières fluviales provenant de la crue, la communauté phytoplanctonique n'a pas réagi positivement. Dans ce cadre, plusieurs tests de sensibilité sont effectués afin d'estimer les limitations par la lumière, la température et la disponibilité en nutriments.

Une première hypothèse concerne la limitation par la lumière disponible pour la croissance des micro-organisme. En effet, avec une couverture nuageuse importante due à l'événement météorologique et à une turbidité élevée, conséquence des mouvements hydrodynamiques et des apports fluviaux, la valeur du PAR est logiquement diminuée. Ce deuxième point, concernant la turbidité, n'est pas pris en compte par notre modèle. Néanmoins, afin de tester cette hypothèse, une simulation disposant d'un apport de lumière PAR multiplié par deux a été réalisée. Ceci dans le but de comparer les résultats de notre simulation de référence avec les résultats de cette nouvelle simulation et ainsi conclure sur l'influence de la disponibilité en PAR sur l'évolution des producteurs primaires.

Une seconde hypothèse concerne la température. En effet, durant l'événement, la crue apporte des eaux plus froides que les eaux déjà présentes dans la lagune de Thau. Les processus biologiques des producteurs primaires sont fortement dépendants de la température (section 2.2 ; par exemple Caillibotte et al., 2020 ; Courboules, 2020) et la diminution de la température aurait pu engendrer un limitation de la croissance des groupes phytoplanctoniques. La fonction de limitation par la température utilisée dans le modèle ECO3M-S est une fonction exponentielle utilisant classiquement la formulation Q_{10} (par exemple Sherman et al 2016), s'exprimant sous la forme :

$$f(T) = Q_{10}^{\left(\frac{T-T_{\text{ref}}}{10}\right)} \tag{4.1}$$

Dans ce cadre, une simulation consistant à appliquer une hausse de la température de 2 degrés à la sortie de La Vène a été réalisée. Cette dernière sera comparée à la simulation de référence dans la section 4.4.3.

Une troisième hypothèse concerne la disponibilité des nutriments dans la lagune de Thau, bien que la crue apporte une quantité importante de matière. Les fonctions de limitation par les nutriments dans le modèle ECO3M-S suivent une loi Michaelis-Menten dépendant du rapport suivant :

$$R = \frac{[X]}{[X] + k_X} \tag{4.2}$$

[X] correspond à la concentration en nutriment (ammonium, nitrate, phosphate ou silicate) et k_X correspond à la constante de demi-saturation pour ce nutriment. Cette dernière est spécifique à chaque classe de taille du phytoplancton. Si ce rapport se rapproche de 1, le nutriment n'est pas limitant pour les organismes. Au contraire, si ce rapport est petit, le nutriment en question est limitant. Pour cette troisième hypothèse, nous avons calculé ce rapport pour le phytoplancton le plus gros, c'est-à-dire disposant de les constantes de demi-saturation les plus hautes. Le résultat est discuté en section 4.4.4.

4.3 Résultats

4.3.1 Validation qualitative du modèle couplé

Hydrodynamique

Pour la partie hydrodynamique, des travaux précédents ont été effectués sur la zone afin de garantir une bonne modélisation des courants (Leredde et Michaud 2008, Michaud 2011). Des observations de courants effectuées à la station BESSète, située en 2008 sur l'avant-côte à Frontignan (à l'est de la lagune), ont été confrontées aux résultats du modèle et ce dernier représente correctement la direction des courants mais sous-estime légèrement leurs intensités ; ce qui rejoint les résultats de Michaud et al. (2013). Dans le travail présenté dans cette thèse, les résultats du modèle ont été comparés aux observations de hauteur d'eau mesurée au niveau du marégraphe de Sète, et de température et salinité disponibles en plusieurs points sur la zone

d'étude grâce à certaines observations menées par l'Ifremer et aux observations de l'étude de Fouilland et al. (2012).

Pour la hauteur d'eau, la figure 4.4 représente la comparaison entre l'élévation de la surface libre calculée par le modèle et la hauteur d'eau mesurée par le marégraphe de Sète, situé dans le port de Sète. On superpose à cette comparaison l'évolution de la pression atmosphérique. Sur cette figure, on constate que les résultats du modèle sont proches des observations du marégraphe. En revanche, les maxima ne sont pas atteints par le modèle. Ceci peut être expliqué par le calcul de la hauteur d'eau dans le modèle qui ne prend pas en compte l'effet de « set-up » par les vagues (par exemple Rétif, 2015) qui pourrait expliquer les différences ponctuelles observées sur les maximas locaux.

La figure 4.6 présente la comparaison entre le modèle et les données de salinité disponibles pour deux stations situées dans la lagune de Thau. Les sorties du modèle correspondent à un point fixe alors que les observations essaient de suivre un gradient de salinité. Malgré cela, on constate que la salinité calculée par le modèle est proche des observations menées durant l'étude de Fouilland et al (2012).

Biogéochimie

Pour la partie biogéochimique, la validation des résultats de modèle couplé a été effectuée à l'aide des observations ponctuelles de l'étude citée précédemment (figure 4.7). Nous montrons sur cette figure l'évolution de la concentration en nitrate, en carbone organique dissout (COD) et biomasse carbonée du phytoplancton.

Pour le nitrate et pour le carbone dissout, on constate que l'évolution calculée par le modèle est proche des observations *in situ*. Le point S1 étant situé proche de l'embouchure de la Vène, on observe facilement l'impact des apports fluviaux dans cette zone directement après le début de la crue, autour du 2 novembre. Au 2 novembre, on constate une augmentation très rapide de la concentration en nitrate, passant de 1.2 à 22.8 μmol L−1 en seulement 3h. Puis, on constate une augmentation progressive de cette concentration pour atteindre un maximum de 74.8 μmol L−1 le 5 novembre. De même, la concentration en DOC atteint un maximum de 1112 μmol L−1 le 6 novembre. Une fois que les apports fluviaux diminuent, les concentrations reviennent progressivement à des valeurs plus faibles. Dans le cas du COD, les concentrations sont légèrement plus faibles qu'avant l'événement.

Au point S3, les observations sont elles aussi assez proches des résultats du modèle. L'influence de la crue est perçue avec un décalage temporel d'environ 1.5 jours, ce qui correspond au décalage temporel observé pour la salinité. Les concentrations en nitrate et en COD restent bien plus faibles qu'au point S1, avec au maximum 25.3 μmol L−1 et 308 μmol L−1 respectivement au 6 novembre.

En ce qui concerne la biomasse carbone du phytoplancton, on observe des différences importantes entre le modèle et les observations au point S1 tandis que ces différences sont faibles au point S3. Au point S1, les résultats du modèle donne une diminution de la biomasse phytoplanctonique au point S1 avec des valeurs proches de 0 μmol L−1 à partir du 7 novembre et jusqu'au 10 novembre. Les observations en ce même point donnent des valeurs bien plus élevées. Ceci peut être expliqué par le fait que le modèle ne prend en compte que les espèces marines. Ainsi, les apports fluviaux, dans le modèle, n'apportent pas de carbone phytoplanctonique pendant la crue. Au contraire, en réalité la crue apporte une certaine quantité d'espèces dulcicoles, ce qui peut expliquer l'écart entre les observations et le modèle. Ces espèces subissent généralement un choc osmotique important à cause des eaux salées de la lagune et participent à l'augmentation de la matière organique particulaire organique non-vivante (MOP). Cependant, les protocoles de mesures ne permettent pas de différencier les espèces de phytoplancton et les observations en carbone phytoplanctonique prennent en compte ces espèces dulcicoles. A l'inverse, le modèle couplé ne prend en compte que les espèces marines.

On peut remarquer sur la figure 4.7-C que, pour les deux stations S1 et S3, la biomasse carbone du phytoplancton après la crue n'augmente pas significativement et reste à des valeurs proches de 2 μmol C L−1. Ceci est légèrement plus faible que les concentrations calculées avant la crue (environ 2.4 μmol C L−1).

4.3.2 Description de l'hydrodynamisme pendant un épisode cévenol

Suite à cette première validation du modèle couplé sur un événement bref, réalisée à l'aide d'observations uniques mises en place avant, pendant et après la crue, certains résultats concernant l'impact de cet épisode cévenol sur les mouvements hydrodynamiques et sur les différentes variables biogéochimiques dans la lagune de Thau peuvent être analysés.

On constate que l'élévation de la surface libre (figure 4.4) varie tout au long de l'événement avec d'abord une augmentation pendant la période pré-tempête jusqu'à l'apex de la tempête passant de 40 cm à presque 1 m au niveau du marégraphe, puis une diminution progressive de la hauteur d'eau pendant la période de post-tempête pour revenir à une élévation de 42 cm le 10 novembre. Dans le même temps, la pression atmosphérique subit une diminution drastique pendant la période pré-tempête, passant de 1021 hPa le 26 octobre à 990 hPa le 30 octobre. Ainsi, selon l'équation de baromètre inverse (équation 4.3), on peut estimer que cette diminution de pression devrait engendrer une élévation de la surface d'environ 30 cm. Cela correspond aux observations du marégraphe et aux sorties du modèle couplé. Le modèle reproduit donc bien cet effet.

$$\Delta\eta = \frac{-\Delta p}{\rho g} \tag{4.3}$$

Avec $\Delta\eta$ la surélévation de la surface libre, ρ la masse volumique de l'eau, $\mathbf{\Delta p}$ la différence de pression et $\mathbf{g}$ l'accélération de la pesanteur. Enfin, on peut distinguer sur cette figure que l'oscillation de la hauteur d'eau correspond, au premier ordre, au forçage de la marée semi-diurne. On peut en déduire que l'influence de la marée méditerranéenne est très importante pour la création des échanges entre la mer et la lagune, dus en grande partie à la différence de hauteur d'eau entre la lagune et la mer.

Concernant la salinité, on observe un comportement différent de la salinité de surface pour les points S1 et S3 (figure 4.6). Pour le point S1, très proche de l'embouchure de la Vène, dans de très petits fonds autour de 3m, on constate une diminution drastique de la salinité à partir du 2 novembre pour atteindre une salinité nulle le 8 novembre. Ceci est expliqué par les apports d'eau douce provenant de la crue de la Vène. Au point S3, la diminution est plus faible et intervient seulement à partir du 3 novembre. Ceci est le résultat de la dilution du panache de la Vène dans la crique de l'angle (nord-est de la lagune). Après la tempête, la salinité remonte progressivement, via un mélange avec les eaux salées de la lagune de Thau, pour atteindre des valeurs proches des valeurs obtenues avant l'épisode cévenol.

Comme nous l'avons mentionné précédemment, l'épisode cévenol de novembre 2008 est caractérisé par un régime de vents moyens provenant du nord-ouest et ponctué d'une période de vents intenses provenant du sud-est. Ces vents intenses créent des courants plus intenses sur l'avant-côte et dans la lagune de Thau. De plus, cette tempête modifie les échanges entre la lagune et la mer, modifiant ainsi la circulation dans la lagune durant l'événement. Enfin, la

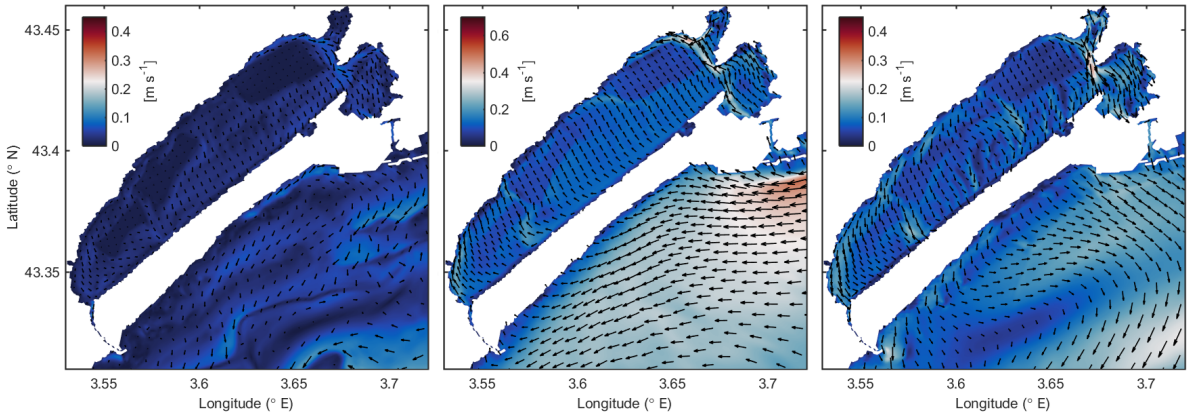


Figure 4.8 – Intensité et direction du courant en surface pour trois dates : avant (26/10), pendant (02/11), et après (13/11) la tempête.

crue démarrant au moment de l'apex de la tempête modifie aussi la circulation dans la lagune de Thau. Ces phénomènes sont illustrés par la figure 4.8 représentant les courants en surface en trois dates distinctes avant, pendant et après la tempête.

Avant l'événement, les courants sont faibles et le milieu est assez calme d'un point de vue hydrodynamique. Les courants de surface dans la lagune ne dépassent pas 0.15 m s^{-1}. Durant cette période, les vents proviennent généralement du nord et provoquent des courants de surface se dirigeant vers le sud dans la lagune. L'impact des parcs à huîtres sur la circulation dans la lagune est visible grâce à la modification de la condition de limite au fond (équation 2.16) comme évoqué précédemment. En effet, ces parcs freinent les courants et créent des zones dans lesquelles la circulation est plus faible.

Pendant l'épisode cévenol, à l'apex de la tempête, on constate que la circulation sur l'avant-côte devient plus intense et les courants de surface sont supérieurs à 0.5 m s−1. Cette circulation est dirigée d'est vers l'ouest, le long de la côte (ou courant « longshore »). Elle résulte des vents provenant du sud-est durant cette période. On constate une forte entrée des eaux de l'avant-côte vers la lagune. Ce phénomène résulte de l'influence des vents mais aussi de la différence de niveau d'eau entre la lagune et la mer (figure 4.9). Ce courant entrant va avoir pour effet un remplissage de la lagune avant et pendant la tempête. De plus, dans la lagune, à l'image de ce qui se produit sur l'avant-côte, les vents de sud-est génèrent un courant côtier longshore isolant la crique de l'angle (nord-est) du reste de la lagune ; ce qui réduit considérablement les

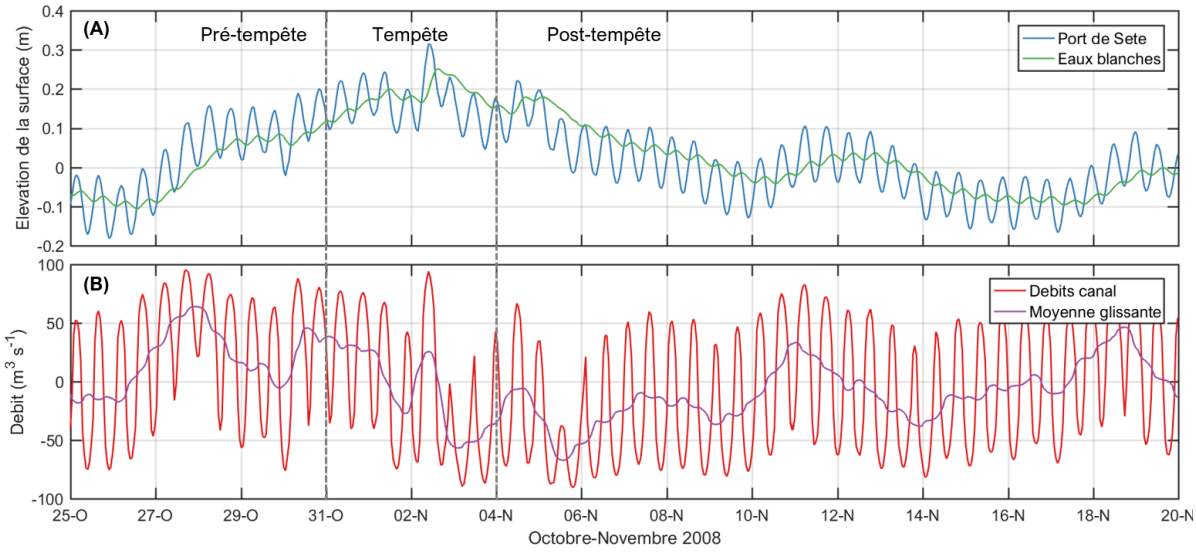


Figure 4.9 – (A) Elévation de la surface libre en deux stations situées dans le port de Sète (bleu) et dans les eaux blanches (verts), à l'intérieur de la lagune (station B1). (B) Débits instantané (rouge) et moyenné sur une période glissante (violet) dans le canal de Sète. Résultats de la modélisation couplée.

échanges entre cette crique et la lagune. Ceci intervient donc au début de la crue de la Vène, commençant le 2 novembre.

Après l'épisode cévenol, les vents basculent de nouveau et proviennent désormais du nord-ouest. Ceci crée à nouveau une circulation en surface dans la lagune dirigée vers le sud. Dans la lagune, on observe un courant opposé à celui que l'on avait le 2 novembre, dirigé vers l'avant-côte. Ce courant résulte à la fois des vents sur la zone, de la différence entre les niveaux d'eau dans la lagune et sur l'avant-côte, mais aussi de la crue de La Vène. Ce phénomène va avoir pour effet une « vidange » des eaux de la lagune qui vont se déverser sur l'avant-côte durant la période post-tempête. Sur l'avant-côte, les courants de surface sont dirigés vers le sud et l'est. Sur notre zone d'étude, les courants de surface les plus intenses restent plus faibles que pendant la tempête (autour de 0.3 m s^{-1}).

La figure 4.9 montre la comparaison entre l'élévation de la surface libre dans la lagune et sur l'avant-côte sur la période du 25 octobre au 20 novembre 2008. Il y est représenté aussi les débits instantanés dans le canal de Sète, résultant en grande partie de cette différence de niveau, ainsi que la moyenne glissante (ou mobile) sur 12 h qui rend compte du phénomène de remplissage/vidange de la lagune de Thau pendant ce type d'événement.

Les niveaux d'eau calculés à l'intérieur et à l'extérieur de la lagune de Thau sont différents en terme d'amplitude et sont décalés dans le temps. En effet, le décalage temporel est estimé à un retard d'environ 2h entre le moment où l'élévation atteint un maximum local dans les eaux blanches (partie située directement au nord de Sète), à l'intérieur de la lagune de Thau, et lorsque ce maximum local est atteint dans le port de Sète, à l'extérieur de la lagune. On peut en déduire que le signal de marée, expliquant les oscillations de période 12h25mn du niveau d'eau, est filtré et retardé par les canaux de Sète. Comme nous avons pu l'observer précédemment, le niveau d'eau augmente avant et pendant la période de tempête, puis diminue après. En comparant l'intérieur et l'extérieur de la lagune, on constate que, avant l'apex de la tempête (le 2 novembre), le niveau d'eau à l'extérieur de la lagune est légèrement supérieur en moyenne au niveau d'eau à l'intérieur. Ceci force un remplissage de la lagune précédemment à l'événement. Après l'apex, on observe le phénomène inverse avec, en moyenne, une hauteur d'eau à l'intérieur plus importante qu'à l'extérieur de la lagune. Ceci force une vidange de la lagune vers l'avant-côte.

Par ailleurs, on constate que la variation des débits est très étroitement corrélée aux variations de hauteur d'eau et on estime qu'ils ont une période semi-diurne, correspondant au signal de marée. En effectuant la moyenne glissante sur 12h, on filtre ces variations périodiques dues à la marée. On observe que sur la période précédant l'apex de la tempête, le flux traversant les canaux de Sète est orienté plutôt vers la lagune de Thau. Au contraire, après l'apex, ce flux est orienté vers l'extérieur de la lagune. Ceci corrobore le phénomène hydrodynamique de remplissage/vidange de la lagune de Thau durant un événement de ce type, comme expliqué précédemment. Le remplissage intervient au début de la période de tempête et la vidange intervient après l'apex.

4.3.3 Evolution des producteurs primaires

Un des objectifs du présent travail mais aussi des observations de Fouilland et al. (2012) est l'étude de l'impact de la tempête et de la crue sur le phytoplancton dans la lagune de Thau. Pour cela, nous nous sommes à la fois intéressés à la concentration en chlorophylle *a* et à la biomasse phytoplanctonique.

La figure 4.7 présentait déjà l'évolution de la biomasse carbone en deux points fixes proches de l'embouchure de La Vène. Sur cette figure, nous avons noté une diminution de la biomasse

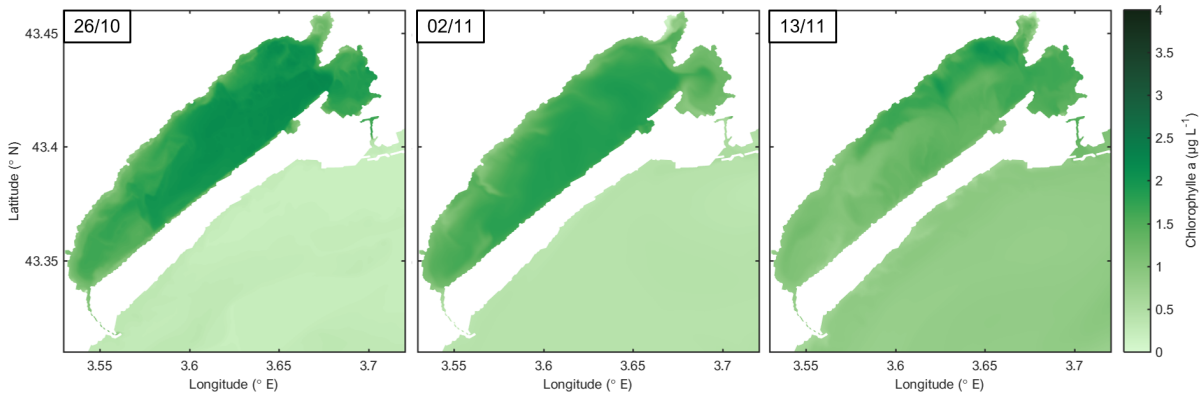


Figure 4.10 – Concentration de chlorophylle *a* en surface pour trois dates : avant (26/10), pendant (02/11), et après (13/11) la tempête.

sur la période de l'événement, expliquée aussi par les apports fluviaux dans le modèle qui ne prennent pas en compte les apports de matière vivante correspondant à des espèces d'eaux douces, mais surtout une concentration 20 jours après l'épisode cévenol proche, voire plus faible, que la concentration calculée par le modèle une semaine avant l'épisode cévenol.

La figure 4.10 présente des images instantanées de concentration en chlorophylle *a* en surface pour trois dates : avant, pendant et après l'événement.

On peut observer que la concentration en chlorophylle *a* de surface dans la lagune de Thau varie peu entre ces trois dates. Le résultat obtenu au 26 octobre montre des concentrations en chlorophylle *a* légèrement plus élevées que pour le 2 ou le 13 novembre. On remarque néanmoins l'impact du mélange dû à la circulation crée par le vent, par les échanges mer-lagune et par le panache de la Vène. En revanche, pour l'avant-côte, on constate une augmentation de la chlorophylle *a* en surface, passant d'environ 0.2 μg L_{-1} le 26 octobre à environ 0.8 μg L_{-1} le 13 novembre. Ces concentrations restent néanmoins plus faibles que les concentrations calculées en surface pour la lagune de Thau.

4.3.4 Evolution des nutriments

Comme nous l'avons vu sur la figure 4.7, la crue de la Vène apporte une grande quantité de nutriments, ainsi que de la matière organique dissoute (MOD) et particulaire non-vivante (MOP). De plus, les échanges avec la mer ont été facilités par la tempête, comme nous l'avons détaillé dans la section précédente.

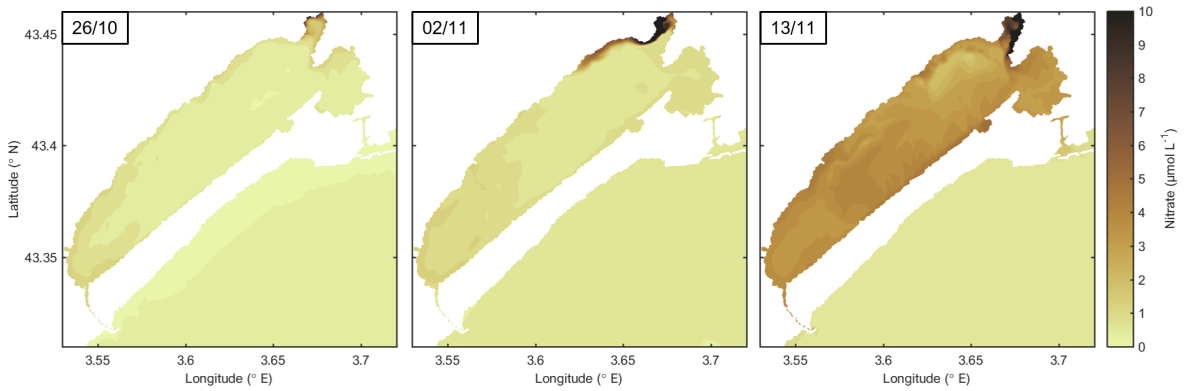


Figure 4.11 – Concentration de nitrate en surface pour trois dates : avant (26/10), pendant (02/11), et après (13/11) la tempête. La borne maximale de la l'échelle de couleur a été saturée par soucis de visualisation. Il se peut que la concentration soit ponctuellement supérieure à 10 mmol m^{-3} en particulier à l'embouchure de la Vène.

La quantité de nitrate en surface (figure 4.11) dans la lagune de Thau est assez faible avant l'événement. Le 26 octobre, on trouve des valeurs proches de 0.4 μmol L$_{-1}$ au milieu de la lagune de Thau. On retrouve les mêmes gammes de valeur sur l'avant-côte.

A l'apex de la tempête, le 2 novembre, les échanges entre la mer et la lagune sont intenses et orientés vers l'intérieur de la lagune de Thau. Un courant isole la crique de l'angle du reste de la lagune de Thau (figure 4.8). Il remonte depuis les canaux vers la côte nord-ouest de la lagune. La crue se déclenche le 2 novembre, apportant avec elle une grande quantité de matière. Ces apports fluviaux ont donc tendance à rester dans la crique de l'angle et le panache suit le courant côtier créé par la tempête en longeant la côte nord-ouest. La concentration au milieu de la lagune de Thau n'a pas augmenté mais les concentrations de nitrate en surface au niveau de l'embouchure de la Vène sont très importantes, atteignant 42 μmol L^{-1} au 2 novembre et pouvant atteindre des valeurs supérieures par la suite (voir figure 4.7-A).

A la suite de l'événement, le 13 novembre, on constate que le panache de La Vène s'est propagé dans toute la lagune. Les échanges mer-lagune orientés vers l'avant-côte pendant cette période indiquent qu'une partie des apports fluviaux sera ensuite transporté sur l'avant-côte. Les concentrations de nitrate en surface 11 jours après le début de la crue sont comprises entre 3.4 et 4.2 μmol L^{-1} au milieu de la lagune de Thau. La concentration en surface sur l'avant-côte a légèrement augmenté avec des valeurs proches de 0.8 μmol L−1. Les changements de concentration en nutriment sur l'avant-côte résultent certes des échanges entre la mer et la lagune, mais la dilution en mer est importante et cette légère augmentation des concentrations

en nutriments en mer est surtout due aux apports fluviaux du Rhône (à l'est) et de l'Hérault (à l'ouest) selon la direction des courants côtiers.

Les autres nutriments, DOM et POM apportés par la crue de la Vène suivent la même dynamique que le nitrate en surface (non montré).

4.3.5 Evolution des bilans biogéochimiques

L'épisode cévenol étudié modifie les bilans des différents éléments biogéniques (carbone, azote, phosphore et silice). Les résultats de modélisation ont permis d'accéder aux stocks de ces éléments dans la lagune de Thau, ainsi qu'aux différents flux entrants/sortants dans la lagune de Thau. En particulier, nous pouvons citer les échanges avec la mer, les apports fluviaux, ou encore les échanges avec le compartiment sédimentaire. Grâce aux sorties du modèle 3D, il est possible de calculer ces différentes composantes, en terme de carbone, azote, phosphore ou silice, et ainsi d'effectuer un bilan sur une période donnée. Les apports fluviaux constituent un flux entrant de matière. Les échanges avec la mer via le canal de Sète (est) ou le grau de Pisse-Saumes (ouest) constituent des flux entrants ou sortants selon la direction du transport. Il en va de même pour les échanges avec le compartiment sédimentaire.

Par exemple, on peut constater sur la figure 4.12 que les échanges en azote avec la mer ne sont pas toujours dirigés dans le même sens pendant la période d'étude. On peut déterminer une période pendant laquelle la lagune va recevoir de la matière depuis la mer via le canal de Sète et le grau de Pisse-Saumes. Puis, juste après l'apex de la tempête, les flux sont sortants (c'est-à-dire dirigés vers l'extérieur de la lagune de Thau) avec un maximum atteint le 5 novembre avec 2.4 tonnes d'azote rejeté vers l'avant-côte, comprenant les organismes vivants et les matières dissoutes et particulaires.

Enfin, la figure 4.13-D représente les bilans en azote obtenu sur la période du 25 octobre au 20 novembre 2008 pour la lagune de Thau. Les calculs effectués sur les différentes périodes de l'événement (avant, pendant et après la tempête) nous donne plus d'indications concernant l'évolution du bilan pendant l'événement (figure4.13-A, B et C).

On constate que, malgré un apport fluvial de 13.6 tonnes d'azote dans la lagune de Thau, celle-ci perd 1.5 tonnes d'azote sur la période considérée. Cette perte est répartie entre les échanges avec la mer et les échanges avec le compartiment sédimentaire. Ces flux jouent un rôle très important dans les bilans calculés. En effet, on observe que, sur la période de l'événement, le

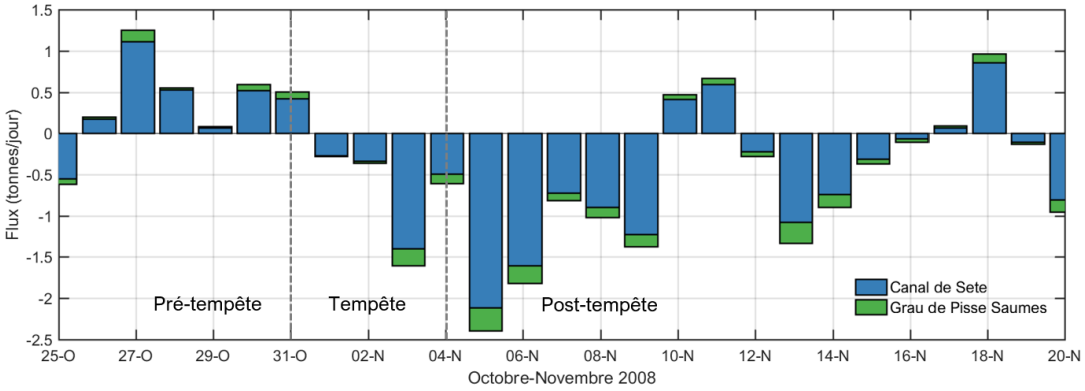


Figure 4.12 – Flux d'azote échangé avec la mer ouverte par le canal de Sète (bleu) et par le grau de Pisse-Saumes (vert), exprimés en tonnes par jour, sur la période de l'événement.

stock d'azote dans les sédiments augmente de 6.5 tonnes d'azote grâce à un dépôt important de matière (16.7 tonnes) non compensé par un important relargage de matière dissoute dans la colonne d'eau (10.2 tonnes). Les échanges avec la mer sont stimulés par la différence de hauteur d'eau entre la lagune de Thau et la mer, mais également la circulation hydrodynamique. On estime un export de 13.9 tonnes d'azote vers l'avant-côte et un import de 5.3 tonnes d'azote. Ainsi, sur la période de l'événement, il y a un export net d'azote depuis la lagune de Thau, vers l'avant-côte de 8.6 tonnes, ce qui correspond à environ 64% des apports de la Vène.

4.4 Discussion

L'approche par une modélisation couplée, basée sur un modèle numérique représentant les processus physiques et biogéochimiques, offre la possibilité de tester de nouvelles hypothèses concernant ces processus pris en compte. Dans cette discussion sur les résultats présentés dans ce chapitre, différents points seront abordés. Tout d'abord, l'impact différencié de l'événement de tempête et de la crue sera discuté. Ensuite, dans l'optique d'une continuité avec les études précédentes concernant cet événement (Pecqueur et al., 2011 ; Fouilland et al., 2012), la discussion sera axée sur les limitations possibles à la croissance du phytoplancton durant ce type d'événement. En effet, ces dernières études ont mise en évidence que la communauté phytoplanctonique ne réagissait pas positivement à ce type d'événement, bien que les apports fluviaux soient importants.

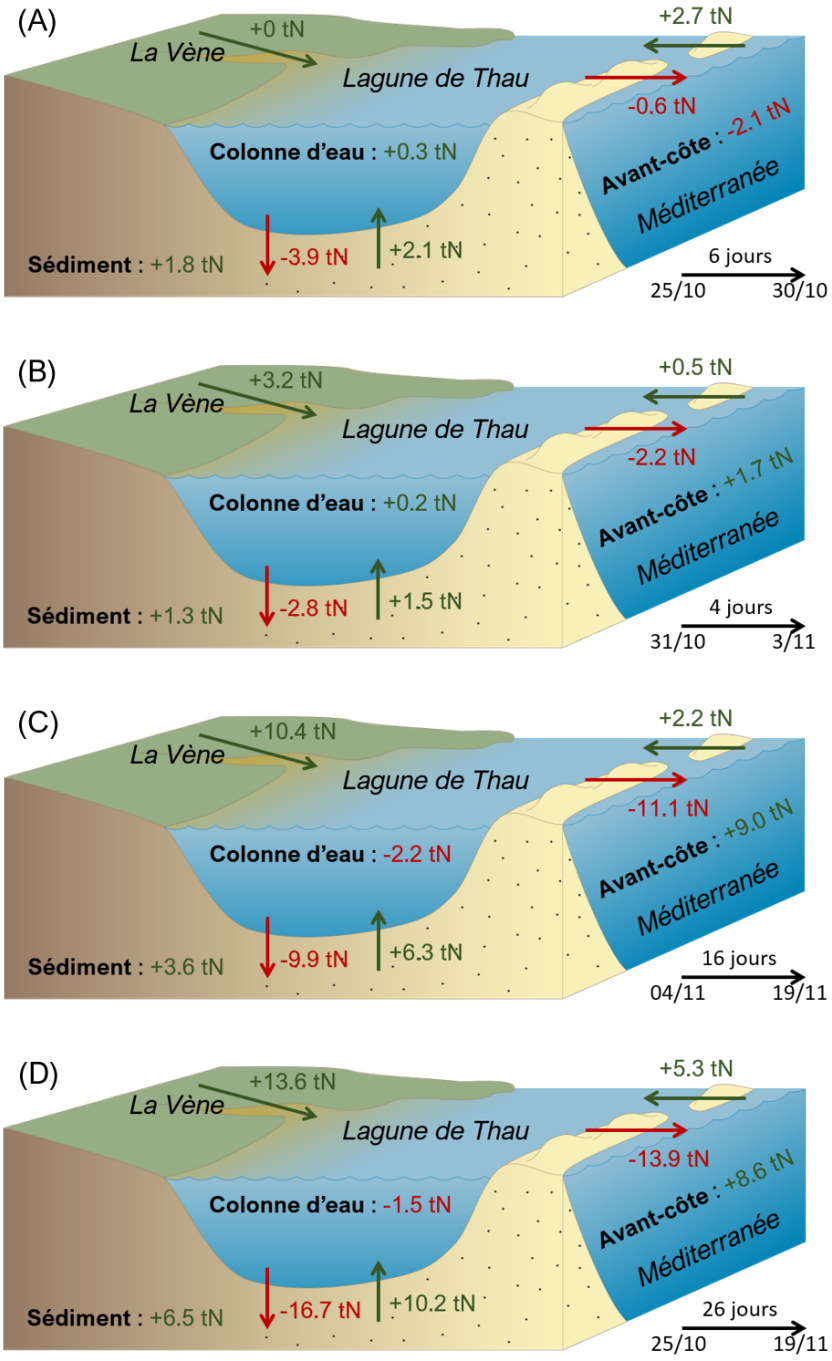


Figure 4.13 – Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau. Ce bilan est calculé pour les trois périodes définies précédemment : (A) pré-tempête du 25 au 31 octobre, (B) tempête du 31 octobre au 4 novembre, (C) post-tempête du 4 au 20 novembre. Enfin, le bilan est aussi calculé sur l'ensemble de la période de l'événement (D), c'est-à-dire entre le 25 octobre et le 20 novembre 2008.

4.4.1 Découplage de la tempête et de la crue

Tout d'abord, l'approche par modélisation a permis de distinguer les effets liés à la crue et ceux dus à la tempête. En effet, en effectuant une seconde simulation sans crue et en comparant les résultats à ceux détaillés précédemment, on peut identifier les processus liés à la tempête uniquement.

A travers nos résultats, nous avons pu distinguer que la crue était responsable, de fait, d'un apport de matière important, provoquant un enrichissement de la lagune en nutriments. De plus, les eaux plus froides provenant de la Vène ont diminué la température de l'eau dans la lagune. Enfin, cette matière en excès a aussi été exportée vers la mer.

La tempête, quant à elle, engendre un phénomène de remplissage et vidange de la lagune respectivement avant et après la tempête. Ce phénomène est responsable d'un apport de matière avant la tempête et d'un export par la suite. La tempête crée également un jet côtier allant de l'est vers l'ouest sur l'avant-côte. La combinaison des échanges mer-lagune avec la création d'un jet côtier dans la lagune génère un courant qui isole la crique de l'angle (nord-est) du reste de la lagune pendant la tempête.

4.4.2 Limitation par la lumière

Une première hypothèse concerne la disponibilité de la lumière pendant l'événement. En effet, durant l'événement, la pluviométrie a été importante et la couverture nuageuse était de fait importante. Ainsi, la lumière disponible, nécessaire au développement des communautés phytoplanctoniques, a été diminuée en raison de cette couverture nuageuse. Sur la figure 4.5 on peut observer qu'entre le 28 octobre et le 6 novembre, la lumière disponible pour le développement des organismes est assez faible, par rapport aux jours précédents, même si la couverture nuageuse du 3 novembre fait exception.

La diminution de la quantité de lumière disponible a un impact direct sur les producteurs primaires, limitant leur développement pendant les périodes à faible luminosité. Dans le but de visualiser ce phénomène, le PAR a été doublé afin d'assurer une quantité de lumière non limitante pour les processus biogéochimiques (voir section 4.2.4). Les résultats obtenus pour notre simulation de référence ont été comparés avec les résultats de cette nouvelle simulation en quatre stations sur la zone (figure 4.14).

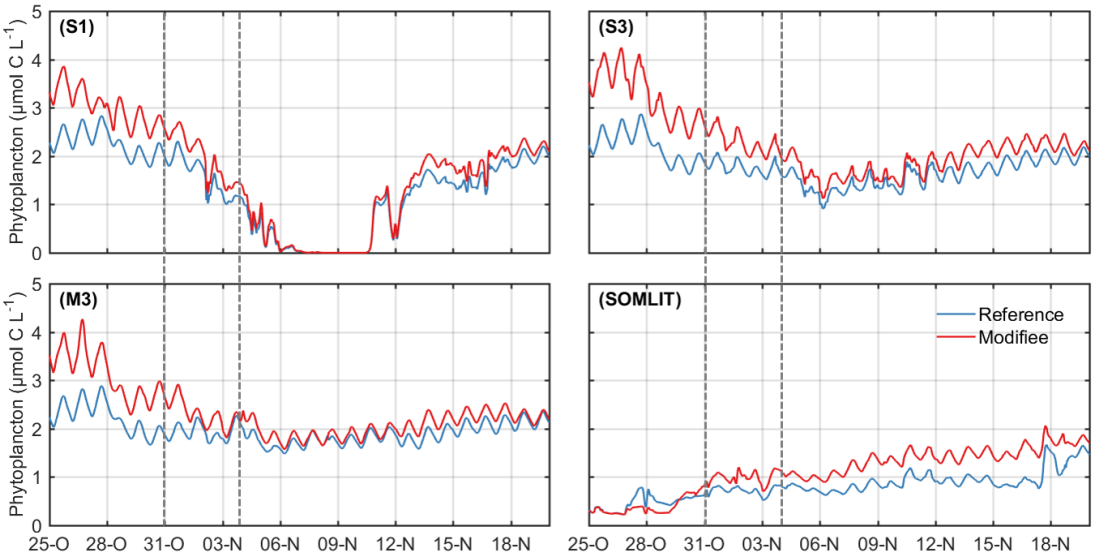


Figure 4.14 – Comparaison entre la simulation de référence (bleu) et la simulation test (rouge) pour la biomasse phytoplanctonique en quatre stations : S1, S3, M3 et SOMLIT. La simulation test correspond ici à un PAR doublé sur toute la période de simulation.

Avant l'événement, on peut estimer que la disponibilité plus importante du PAR a permis de créer un écart important entre les deux simulations. Pour les trois stations situées dans la lagune de Thau (S1, S3 et M3), l'écart entre les deux simulations en terme de biomasse phytoplanctonique au 25 octobre est d'environ 1 μmol C L^{-1}. Cet écart diminue entre le début et la fin de la période de tempête, c'est-à-dire de 0.7 à 0.3 μmol C L^{-1} en moyenne sur les trois stations. A la fin de la simulation cet écart est d'environ 0.1 μmol C L^{-1}. La simulation avec une disponibilité plus grande du PAR produit possède donc une biomasse de phytoplancton plus importante mais l'écart entre les deux simulations diminue avec l'intervention de l'événement. Ainsi, nous pouvons conclure que la lumière était certainement un facteur limitant la hausse de la biomasse phytoplanctonique durant cet événement.

Sur l'avant-côte, la disponibilité plus grande de la lumière a un impact positif sur la biomasse du phytoplancton.

4.4.3 Limitation par la température

Une seconde hypothèse concerne la température. En effet, la crue importe des eaux plus froides que les eaux de la lagune de Thau. La température du mélange résultant pourrait peut-être expliquer la réaction du phytoplancton à cet événement. La figure 4.15 affiche la valeur de la

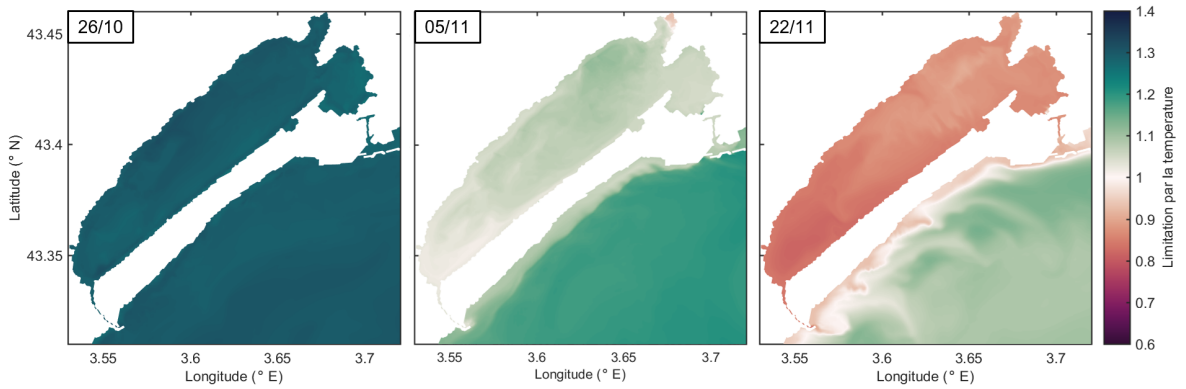


Figure 4.15 – Fonction de limitation par la température intervenant dans les processus biogéochimiques du phytoplancton. Carte représentant la moyenne de cette fonction sur la verticale en trois dates : le 26 octobre, le 5 novembre et le 22 novembre. Si la fonction est inférieure à 1, les processus sont limités par un température trop faible.

fonction de limitation par la température (équation 3.1) sur la zone d'étude en différente date avant (le 26 octobre), en fin de tempête (le 5 novembre), et 20 jours après le début de la crue (le 22 novembre).

Les valeurs supérieures à 1 indiquent que la température stimule les processus biogéochimiques des phytoplanctons. Des valeurs inférieures à 1 indiquent une limitation de ces processus par une température trop faible. On constate très nettement une évolution de cette limitation au cours du temps. Avant la tempête, la température n'est pas limitante pour les processus biogéochimiques. Elle est même stimulante, aussi bien pour l'avant-côte que pour la lagune de Thau. Après la crue, la température est limitante dans la lagune de Thau mais pas sur l'avant-côte. Ainsi, les températures basses provenant de la crue pourraient expliquer la dynamique observée de la communauté phytoplanctonique.

La figure 4.16 représente l'anomalie de biomasse phytoplanctonique entre la simulation de référence et la nouvelle simulation provenant du deuxième test de sensibilité exposé dans la section 4.2.4. Les valeurs positives indiquent que la biomasse du phytoplancton de la nouvelle simulation est supérieure à celle de la simulation de référence.

Dix jours après le début de la crue, le 13 novembre, on constate une anomalie positive dans la lagune de Thau. Les écarts entre les deux simulations sont néanmoins assez faibles, de l'ordre de 0.02 μmol C L^{-1}. Sur l'avant-côte, cet écart est généralement très faible avec ponctuellement des écarts plus importants, certainement expliqués par les mouvements hydrodynamiques des eaux provenant de la lagune de Thau.

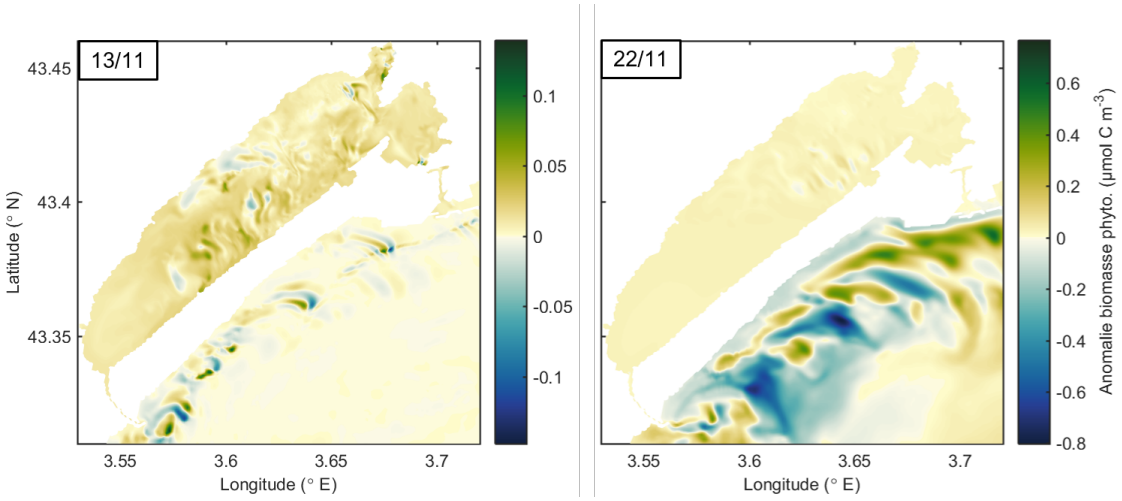


Figure 4.16 – Anomalie de biomasse phytoplanctonique entre la simulation test et la simulation de référence. La simulation test correspond ici à un apport d'eau douce provenant de la Vène plus chaud de 2 degrés par rapport à la référence.

Le 22 novembre, on observe néanmoins que ces écarts n'ont pas évolués pour la lagune de Thau (environ 0.02 μmol C L^{-1}) avec toujours une biomasse plus importante dans la nouvelle simulation par rapport à la simulation de référence. En revanche, sur l'avant-côte, les écarts sont parfois assez importants, atteignant par endroit 0.6 μmol C L_{-1}, aussi bien en faveur qu'en défaveur de la nouvelle simulation.

4.4.4 Limitation par les nutriments

Nous discutons ici la troisième hypothèse, concernant la disponibilité en nutriments au cours de la période d'étude. La figure 4.17 représente le résultat obtenu après calcul du rapport Michaelis-Menten pour le phytoplancton, comme expliqué section 4.2.4, pour notre simulation de référence. Si on compare les différents rapports limitants pour l'ammonium, le nitrate et le phosphate, avec les constantes de demi-saturation les plus hautes (c'est-à-dire correspondant au phytoplancton de plus grande taille), on constate que leurs évolutions au cours de la période ne sont pas similaires.

Pour la lagune de Thau, avant la période de tempête et de crue, seul le nitrate est limitant pour le développement de la communauté phytoplanctonique. Le phosphate est largement en excès pour les processus du phytoplancton. L'ammonium est lui aussi en quantité importante. Pour l'avant-côte, le nitrate est limitant comme dans la lagune de Thau. Le phosphate est très

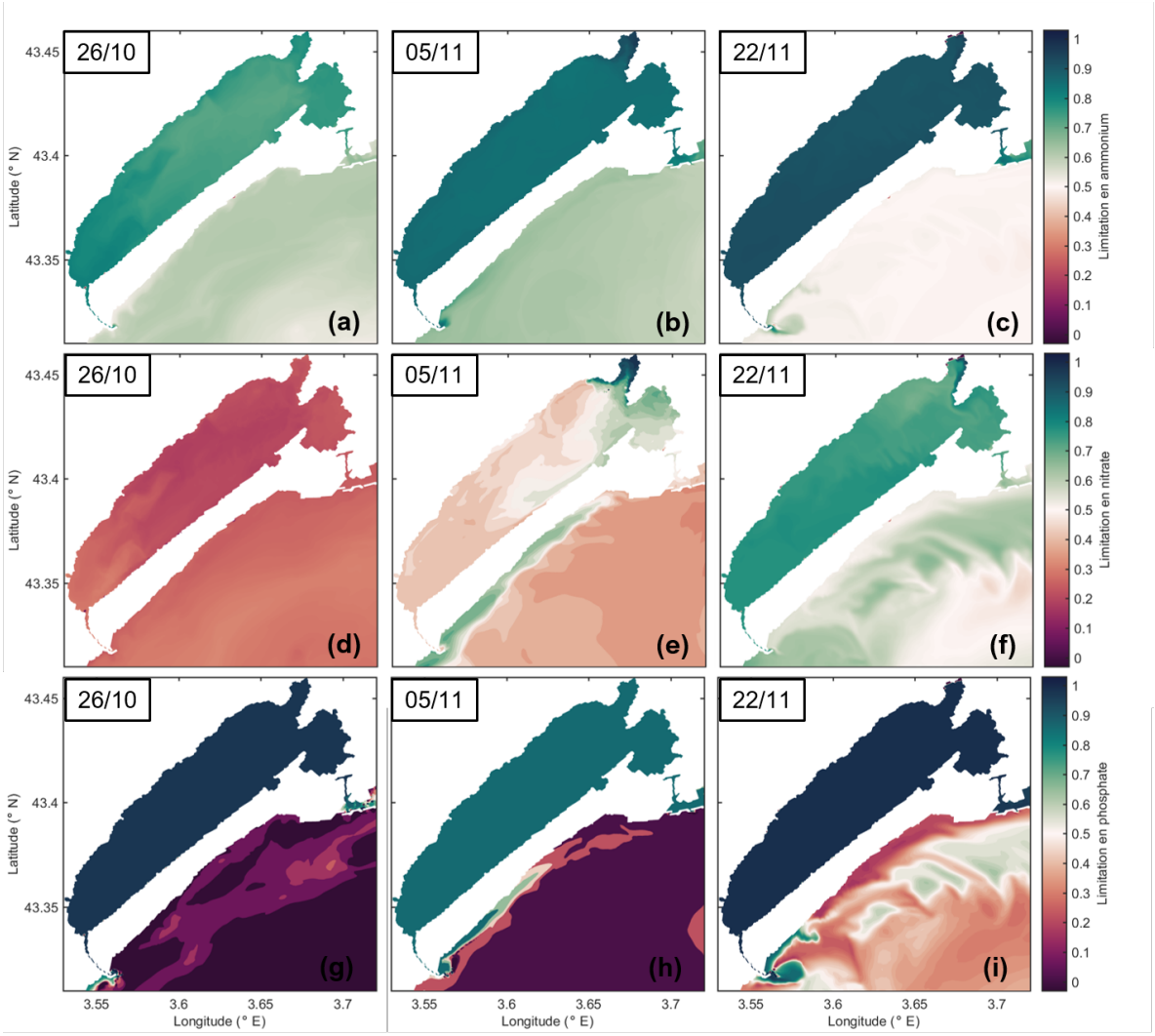


Figure 4.17 – Cartes représentant le terme de limitation pour l'assimilation en nutriment par le phytoplancton, suivant une loi Michaelis-Menten, moyenné sur la verticale. Les figures (a),(b) et (c) représentent la limitation en ammonium ; (d),(e) et (f) la limitation en nitrate ; (g),(h) et (i) la limitation en phosphate. Plus le terme est petit, plus la limitation est grande.

largement limitant, ce qui contraste avec la lagune. L'ammonium est en quantité suffisante pour ne pas limiter les processus biogéochimiques.

Le 5 novembre, juste après la tempête, on constate une augmentation du rapport pour l'ammonium dans la lagune et sur l'avant-côte. Pour le nitrate, on peut observer l'impact positif des apports fluviaux sur la limitation en nitrate, à l'embouchure de la Vène et dans les zones adjacentes. On peut aussi observer sur l'avant-côte les apports de nutriments provenant du panache de l'Hérault (sud-ouest). Le rapport limitant pour le phosphate diminue légèrement dans la lagune et augmente pour l'avant-côte.

Enfin, le 22 novembre, bien après la fin de la période de tempête, la concentration en ammonium est proche de la constante de demi-saturation pour l'avant-côte (rapport égal à 0.5). Dans la lagune de Thau, l'ammonium n'est pas limitant. Le nitrate n'est lui non plus pas limitant dans la lagune, certainement grâce aux apports fluviaux. Le phosphate est de nouveau, largement en excès dans la lagune de Thau. Sur l'avant-côte, la limitation en phosphate est plus faible, c'est-à-dire que le rapport limitant a augmenté et nous pouvons observer des zones pour lesquelles le phosphate n'est pas limitant pour les processus liés au développement du phytoplancton. Ainsi, d'après les résultats de modélisation, une limitation de la croissance de la communauté phytoplanctonique par les nutriments peut être écartée.

4.5 Conclusion

Cette partie a décrit une première expérience de modélisation, mise en place pour étudier l'impact d'un épisode cévenol sur l'écosystème de la lagune de Thau. Cette approche par modélisation couplée, ainsi que le modèle couplé lui-même, ont d'abord été validée par comparaison aux observations disponibles durant l'événement. L'impact de l'épisode cévenol dans le modèle se traduit par une évolution du bilan biogéochimique de la lagune de Thau mettant en évidence des échanges importants entre la lagune et la mer durant ce type d'événement, un apport fluvial important et également un échange avec le sédiment. En ce qui concerne l'évolution de la biomasse phytoplanctonique pendant l'épisode cévenol, la modélisation rejoint les observations *in situ* effectuées par Fouilland et al. (2012).

Les observations de Fouilland et al. (2012) indiquaient une absence d'accroissement de la biomasse phytoplanctonique malgré un apport en nutriment par la crue important. En

conclusion des résultats et de la discussion présentée ici, nous ne pouvons pas mettre en évidence un seul facteur limitant la hausse de biomasse phytoplanctonique. En revanche, plusieurs facteurs couplés peuvent en être la cause. Nous avons mis en évidence une limitation par la lumière et la température des eaux de crue mais ces deux effets n'interviennent pas au même moment. A court terme, la disponibilité en nutriments semble être suffisante pour permettre le développement de la communauté phytoplanctonique.

Chapitre 5

Modélisation de la période 2015-2016

5.1 Contexte de l'étude

5.1.1 Contexte

La première partie de cette thèse a mis en avant la capacité du modèle à reproduire une période courte contenant un événement intense : l'épisode cévenol de novembre 2008. La comparaison des résultats du modèle aux observations disponibles sur la zone permet la validation de la démarche par modélisation couplée sur une telle zone côtière. De plus, les résultats associés à cette première expérience sur la zone tendent à montrer que les événements intenses ont un impact non-négligeable sur les producteurs primaires et les bilans d'éléments biogéochimiques pour la lagune de Thau.

Afin d'obtenir une modélisation couplée réaliste pour notre zone d'étude, un second objectif technique réside dans la modélisation d'une période longue, pluriannuelle, contenant ponctuellement des événements intenses. Ces événements peuvent avoir un impact fort sur les résultats du modèle et le challenge technique réside dans l'obtention d'une simulation robuste aussi bien pendant les périodes calmes que pendant les périodes d'événements intenses.

Cette modélisation couplée sur une période d'une durée de deux années (2015 et 2016) nous permet d'obtenir des résultats de modélisation concernant l'évolution des producteurs primaires et des bilans biogéochimiques pour la lagune de Thau et son avant-côte au cours des deux années modélisées.

Le modèle couplé hydrodynamique - biogéochimie (SYMPHONIE - ECO3M-S) est utilisé dans le but de modéliser une période longue de deux années : 2015-2016. Sur cette période, plusieurs événements intenses ont eu lieu ponctuellement, aussi bien en fin d'hiver que pendant la période automnale. Chaque événement correspond à un type d'événement extrême pouvant être décrit par des métriques (se référer à l'introduction). Cette période concorde aussi avec la mise en place des observations SOMLIT sur l'avant-côte, ainsi que des observations haute-fréquence à l'intérieur de la lagune de Thau (Trombetta et al 2019).

5.1.2 Objectifs

Les objectifs de cette partie sont les suivants :

- (1) Mettre en place une modélisation réaliste et robuste sur une période de deux années comprenant plusieurs événements intenses.
- (2) Etudier l'évolution des producteurs primaires au cours de ces deux années.
- (3) Etudier l'évolution des bilans biogéochimiques pour la lagune de Thau et son avant-côte au cours de la période.
- (4) Caractériser les conséquences des événements intenses sur les producteurs primaires et les bilans biogéochimiques calculés.

5.2 Description de la période et événements

5.2.1 Climatologie globale

La période 2015-2016 est caractérisée par des températures supérieures aux normales saisonnières (données Météo France, station de Sète). En effet, par rapport aux normales calculées sur la période 1981-2010, les températures sur les années 2015-2016 ont globalement été plus hautes que ces normales. La figure 5.1 montre l'évolution des températures mensuelles vis-à-vis des normales saisonnières. On constate que l'hiver 2015-2016 est particulièrement doux avec des écarts par rapport aux normales compris entre +3 °C / +4.6 °C (minimales / maximales) en décembre 2015 et +2 °C / +2.1 °C en février 2016 (figure 5.1). Sur l'année 2015, la moyenne des températures est supérieure de 1.2 °C par rapport aux normales de saisons. En 2016, elle est supérieure de 1.0 °C par rapport aux normales.

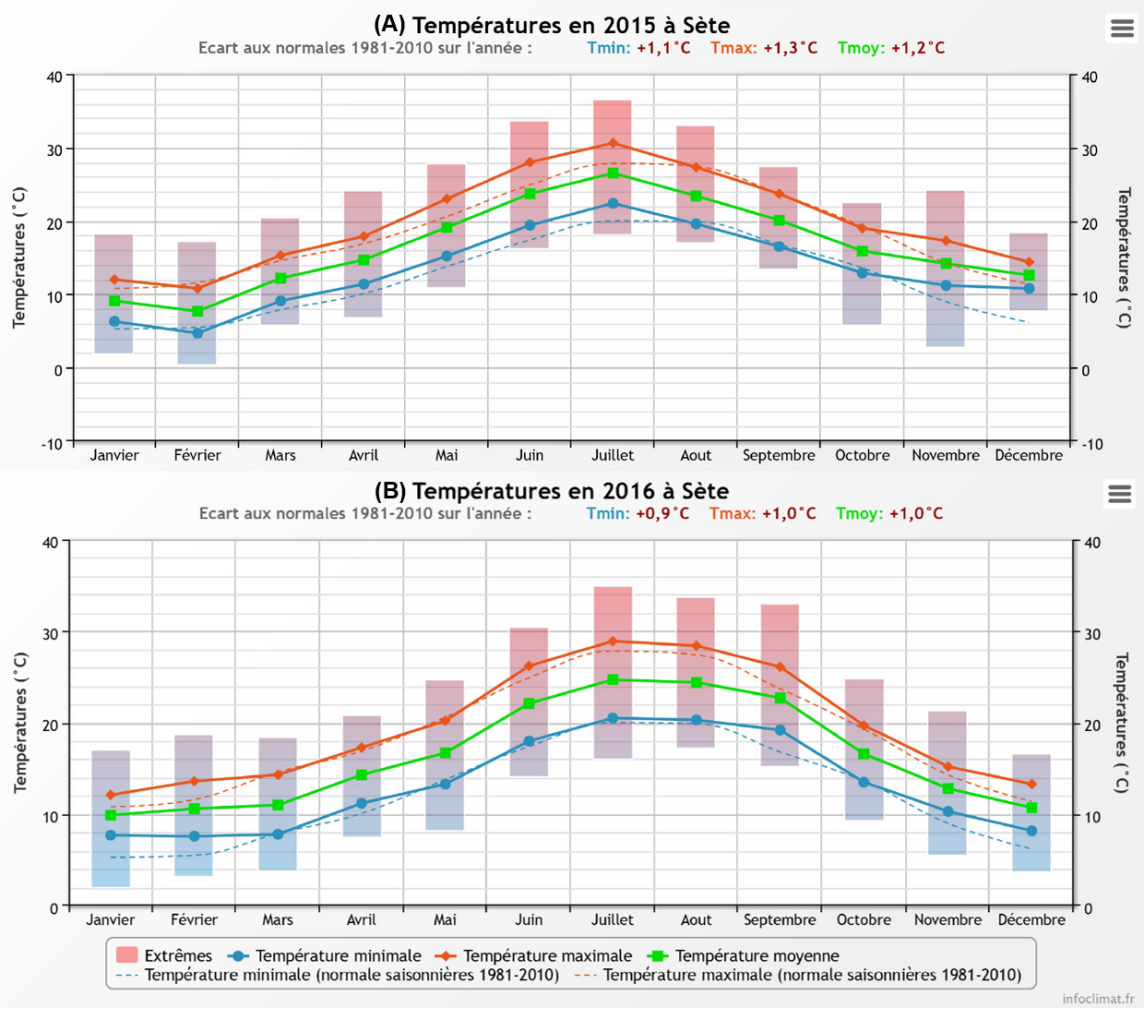


Figure 5.1 – Evolution de la température au cours des années (A) 2015 et (B) 2016 en terme de minimale, maximale et moyenne mensuelle à Sète (données Météo France, source Info-Climat).

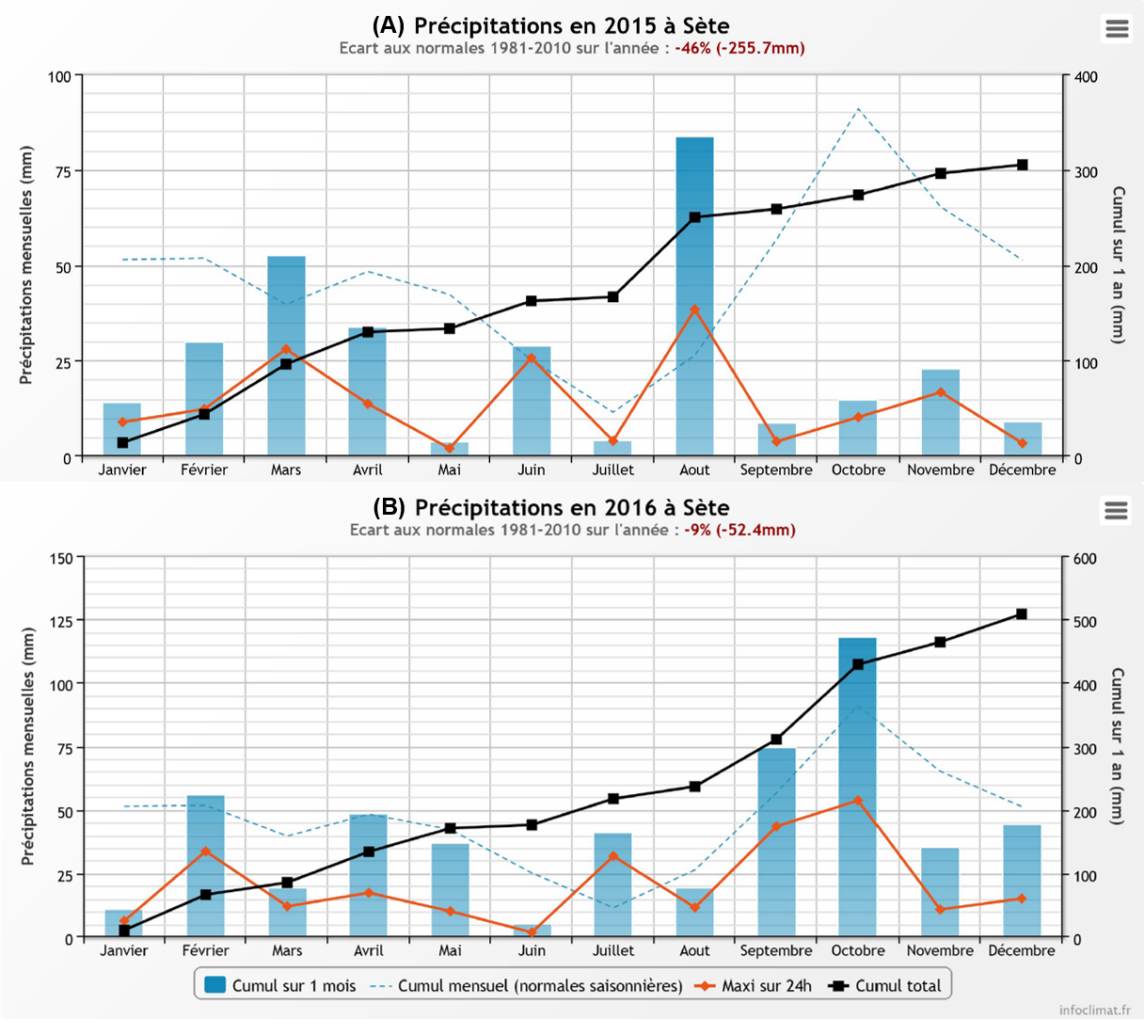


Figure 5.2 – Evolution des précipitations au cours des années (A) 2015 et (B) 2016 en terme de cumul mensuel à Sète (données Météo France, source Info-Climat).

Sur 2015-2016, les précipitations sont plus faibles que les normales (figure 5.2), surtout concernant l'automne 2015. En 2015, les précipitations ont été relativement importantes en mars et en août, tandis qu'elles ont été très faibles sur la période automnale, période normalement la plus humide. Par exemple, la normale pour octobre est située à 91 mm de pluie cumulée tandis que ce cumul atteignait 15 mm en octobre 2015. Le déficit pluviométrique en 2015 vis-à-vis des normales est estimé à 256 mm de pluie. Au contraire, l'année 2016 est très proche des normales de saison avec un léger déficit de 53 mm de pluie sur l'année.

En conclusion, la période 2015-2016 à Sète se caractérise par un hiver doux, avec des températures supérieures aux normales, et un automne 2015 sec. Le début de l'automne 2016 (septembre et octobre) est quant à lui caractérisé par une pluviométrie supérieure aux normales de saison.

Le choix de cette période a avant tout été dicté par des aspects pratiques de disponibilité de données de forçage et de validation. La particularité climatique de ces deux années, plus chaudes et plus sèches, n'a été étudiée qu'à posteriori. Il conviendra toutefois de bien en tenir compte dans nos analyses.

5.2.2 Evénements intenses sur la période

Durant les deux années 2015-2016, nous avons pu observer des événements intenses touchant régulièrement le littoral de la région étudiée. Les figures 5.3 et 5.4 montrent l'évolution de variables atmosphériques (pluviométrie, vent et pression, sorties du modèle ECMWF (Météo-France) au point de grille le plus proche de Sète) et de la hauteur significative de vagues mesurée par la bouée CANDHIS au large de Sète pour les années 2015 et 2016, respectivement.

En 2015, nous avons identifié deux événements notables ayant eu lieu en automne. Le premier a eu lieu autour du 17 septembre et le second autour du 3 novembre 2015. Ces deux événements sont relativement secs avec une faible pluviométrie sur la zone. Pour l'événement de septembre, on observe néanmoins une pluviométrie atteignant 55 mm h^{-1} (figure 5.3), mais elle reste de courte durée et ne provoque pas de crue dans la lagune.

Pour ces deux événements, les vents sont plutôt intenses et provoquent des coups de mer observables via les données CANDHIS, avec des vagues atteignant une hauteur significative de 3.1 m en septembre et 4.2 m en novembre (une hauteur maximale de 5.7 m et 8.2 m respectivement).

Les vitesses des vents moyens atteignent au maximum 11.2 m s^{-1} en septembre et 15.5 m s^{-1} en novembre (figure 5.3). D'après les observations Météo France à la station de Sète, les rafales maximales atteintes durant ces événements ont été de 22.6 m s^{-1} (81 km h^{-1}) et 26.8 m s^{-1} (96 km h^{-1}), respectivement. Concernant la direction de ces vents (donnée non montrée), pour l'événement de septembre, les vents sont très instables et oscillent entre des vents faibles à moyens provenant du nord-ouest et des vents moyens à intenses provenant du sud (ou sud-sud-est). Cela a pour effet la création d'un front de houle provenant du sud-est puis du sud. Pour l'événement de novembre, la période avec des vents de mer provenant d'est-sud-est est plus marquée. Les vents plus faibles avant et après cette période viennent du nord-ouest. En lien avec ces conditions de vents, le front de houle mesurée à la bouée CANDHIS est très marqué.

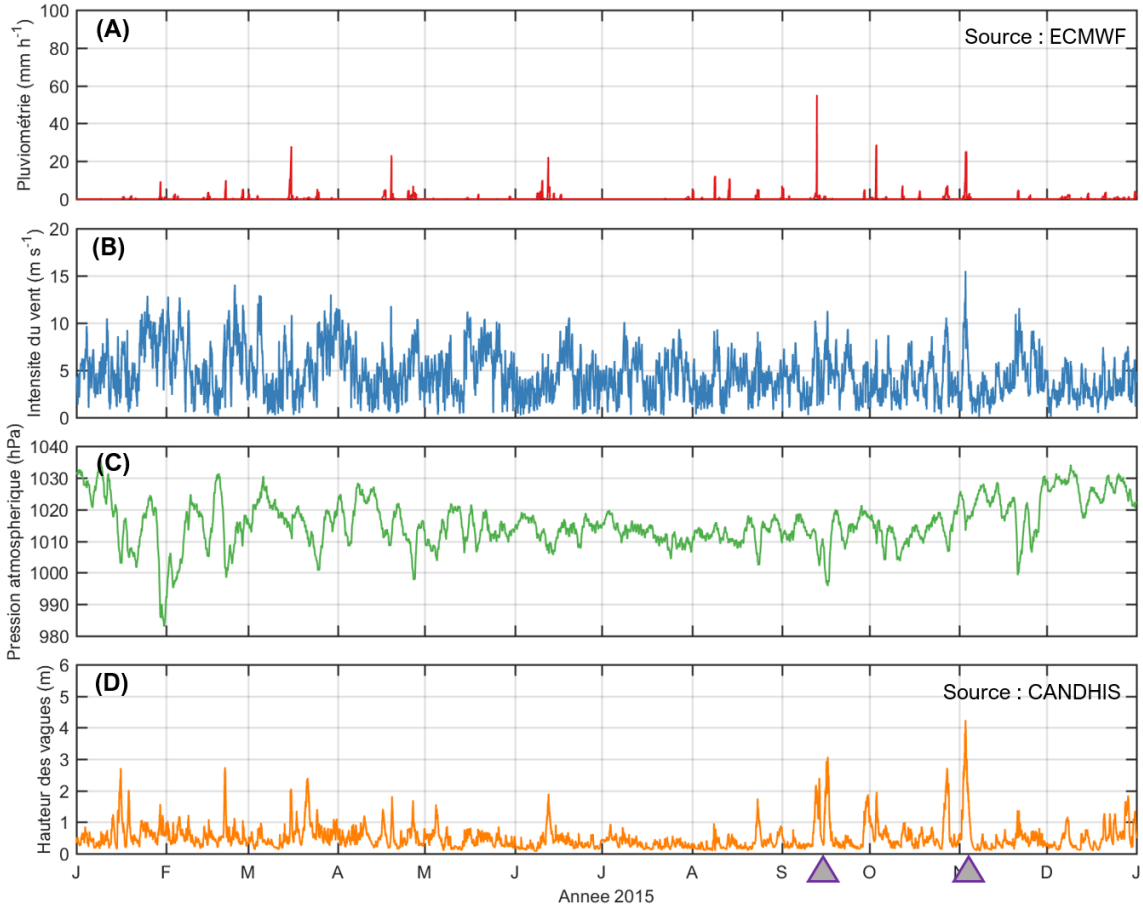


Figure 5.3 – Evolution de certains forçages atmosphériques (A : pluviométrie, B : intensité du vent moyen, C : pression atmosphérique) (modèle ECMWF, Météo-France, au point de grille le plus proche de Sète) et des données de houles CANDHIS (D : hauteur significative) durant l'année 2015. Les triangles indiquent la position de l'apex des événements intenses identifiés pour la période.

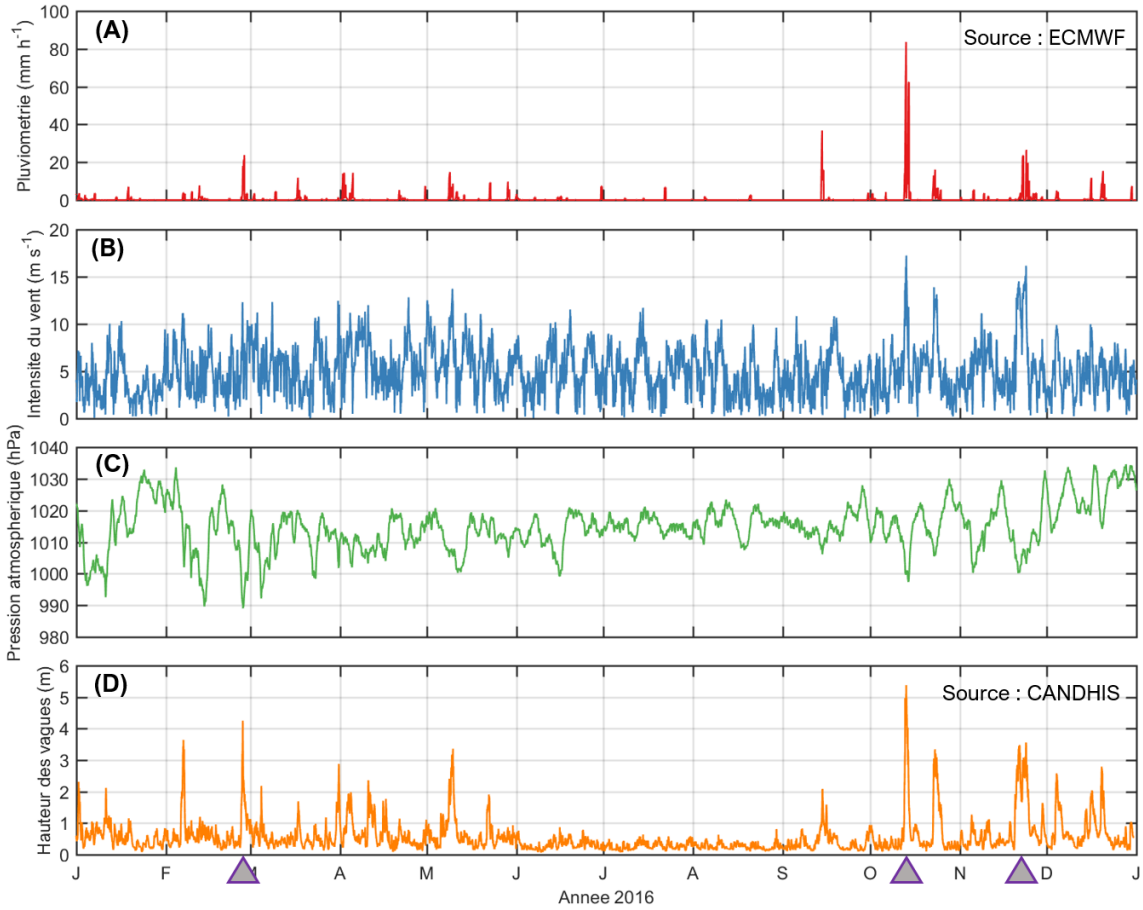


Figure 5.4 – Evolution des forçages atmosphériques (A : pluviométrie, B : intensité du vent, C : pression atmosphérique) (modèle ECMWF, Météo-France) et des données de houles CANDHIS (D) durant l'année 2016. Les triangles indiquent la position de l'apex des événements intenses identifiés pour la période.

En 2016, nous pouvons noter plusieurs événements intenses. L'année 2016 est plus mouvementée que l'année 2015. Nous avons identifié trois événements sur cette période. Le premier est situé en fin d'hiver, à la fin du mois de février. Le second est un événement très intense ayant eu lieu autour du 13 octobre. La description de cet événement est faite de façon plus détaillée en section 5.2.3. Le troisième événement a eu lieu autour du 24 novembre 2016.

L'événement de fin février est accompagné d'une pluviométrie assez importante. Le modèle ECMWF au point le plus proche de la lagune donne une pluviométrie maximale le 28 février de 24 mm h^{-1} (figure5.4). Cette pluviométrie provoque une légère crue de la Vène, dont l'embouchure est située dans la lagune de Thau, avec un débit maximal de 3.9 $m^3\ s^{-1}$ le 28 février. On observe aussi une crue du fleuve Hérault, dont l'embouchure est située directement en mer plus à l'ouest de la lagune de Thau. Durant cet événement, les vents proviennent très majoritairement du nord-ouest avec des vents jusqu'à 11.2 m s^{-1} et nous observons des vents intenses (max. 12.3 m s^{-1}) d'est-sud-est du 26 au 28 février. On observe un front de houle bien marqué qui atteint un maximum le 27 février avec une hauteur significative de 4.2 m (figure 5.4).

L'événement de novembre est un événement plus sec que celui de février ou celui d'octobre. Le débit à la sortie de la rivière Vène reste très faible. Nous observons des vents majoritairement d'est à sud durant la période du 20 au 27 novembre. Durant ce laps de temps, nous pouvons observer deux périodes de vents intenses successives atteignant 16.2 m s^{-1}. Les vents proviennent du sud au moment des maxima. La houle provient, quant à elle, du sud pendant une période s'étalant sur 11 jours, avec deux fronts successifs atteignant une hauteur significative de 3.6 m le 24 novembre (figure 5.4).

Le tableau 5.1 récapitule les différents événements identifiés sur la période 2015-2016, détaillés ci-dessus.

5.2.3 L'épisode cévenol d'octobre 2016

L'événement d'octobre 2016 est un événement ayant des caractéristiques classiques de la région d'étude mais ayant une intensité remarquable. C'est un événement couplant une tempête marine avec une pluviométrie importante entraînant des crues intenses. C'est l'événement le plus intense sur la période étudiée. Cet événement fait partie des événements nommés épisodes cévenols. Ces épisodes sont des phénomènes naturels qui surviennent généralement au début

Table 5.1 – Récapitulatif des cinq événements intenses identifiés sur la période 2015-2016. Ces événements sont identifiés par le débit de la Vène, l'intensité et la direction des vents maximum et la hauteur significative et la direction des vagues les plus hautes.

Evénement n°	1	2	3	4	5
Date de l'apex	17 sept. 2015	3 nov. 2015	27 fév. 2016	13 oct. 2016	24 nov. 2016
Débit Vène ($m^3\ s^{-1}$)	0.6	0.1	3.9	20.2	0.2
Intensité vent ($m\ s^{-1}$)	11.2 (SSE)	15.5 (ESE)	12.3 (ESE)	17.2 (ESE)	16.2 (ESE)
Hauteur significatives des vagues(m)	3.1 (S)	4.2 (ESE)	4.3 (ESE)	5.3 (ESE)	3.5 (SSE)
Caractéristique	Tempête sèche	Tempête sèche	Tempête humide	Episode cévenol	Tempête sèche

de l'automne et qui couple des vents forts provenant du sud à sud-est avec des pluies intenses. Ces pluies sont créées par des flux de sud amenant un air chaud et humide qui se confronte avec un air continental plus froid, en particulier sur les reliefs des Cévennes (figure 5.5). Ces flux résultent d'une grande dépression atmosphérique se formant sur l'océan Atlantique et située plus au sud (au niveau de l'Espagne) qu'à l'habitude (figure 5.5).

Du fait de son intensité, nous avons caractérisé cet événement en estimant son temps de retour, c'est-à-dire la probabilité d'un tel événement à se produire chaque année. L'événement est aussi caractérisé par son intensité sur les différentes échelles classiques de Douglas et Beaufort. Afin de caractériser la tempête marine liée à cet événement, nous nous sommes intéressés aux séries temporelles de houle, mesurée à la station CANDHIS-Sète, et de vent, observé par Météo France. Selon les données de houles mesurées entre 2003 et 2018, le temps de retour est estimé à 10 ans, selon un rapport technique CANDHIS (analyse du CEREMA à la bouée n°03404, 2018). Le même temps de retour est obtenu par comparaison aux résultats de Guizien (2009). Ullmann (2008) s'est intéressé de près à l'estimation des temps de retour des surcotes sur le littoral languedocien. D'après la formule de Dean & Walton (2009), nous pouvons estimer la surcote liée aux vagues en connaissant la hauteur significative au large (d'après Kergadallan 2015). En appliquant cette formule aux surcotes décennale, cinquantennale et centennale estimées par Ullman (2008) à Sète, nous pouvons donner un temps de retour pour l'événement d'octobre 2016 supérieur à 10 ans. Cela va donc dans le même sens que les résultats précédents.

La tempête d'octobre 2016 s'est déroulée durant une période relativement calme, avant et après l'événement. Les ré-analyses du modèle météorologique ECMWF (Météo France) indiquent un pic d'intensité de la vitesse de vent atteignant 17.2 m s^{-1} et une provenance d'est-sud-est

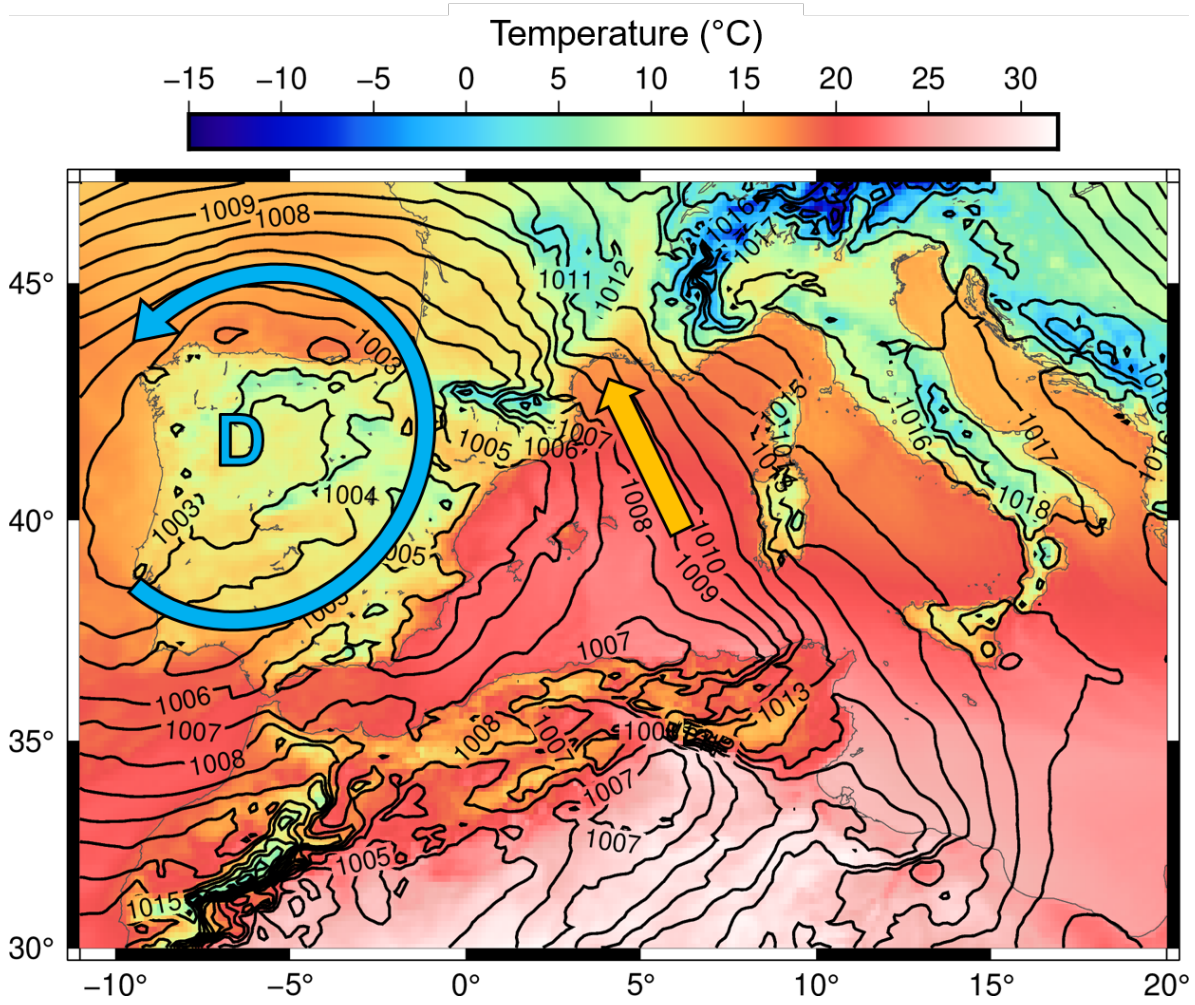


Figure 5.5 – Carte de la température au-dessus du sol (couleurs) et isobares de la pression atmosphérique au niveau du sol le 12 octobre 2016 à 20h (données du modèle ECMWF, Météo-France). La dépression (bleue) formée sur l'Atlantique, au nord-ouest de l'Espagne, engendre des vents de sud ou sud-est au niveau du Golfe du Lion. Cela provoque un flux d'air chaud provenant des zones chaudes au nord du Maghreb.



Figure 5.6 – Intensité et direction du vent entre le 7 et le 20 octobre 2016 (données du modèle ECMWF en un point au milieu de la lagune de Thau, Météo France).

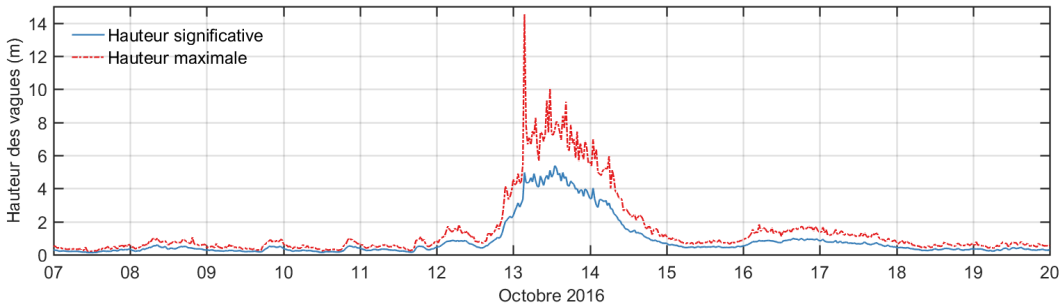


Figure 5.7 – Hauteur maximale et significative de la houle entre le 7 et le 20 octobre 2016 (données CANDHIS, Sète).

(figure 5.6). A la station Météo-France à Sète, des rafales atteignant 30.3 m s^{-1} (109 km h^{-1}) ont été mesurées le 13 octobre. Avant et après cette période , les vents moyens viennent du Nord-Ouest, avec des intensités moindres (autour de 5 m s^{-1}). Cela est typique des régimes de vents rencontrés dans la région. Sur l'échelle de Beaufort, cela correspond à un état de Coup de vent (Beaufort 8/12).

Grâce aux données de la bouée CANDHIS de Sète, on peut observer un front de vague unique avec une hauteur significative maximale de 5.6 m et une hauteur maximale mesurée de 10 m (Une vague a été mesurée à 14 m mais cette mesure ne semble pas réaliste) (figure 5.7). Selon l'échelle de Douglas, cette houle correspond à un état de mer d'intensité 6 dit mer très forte. De plus, selon un rapport du BRGM (2011), ce type d'événement correspond à une tempête extrême pouvant causer des dégâts considérables pour le littoral.

Durant cet événement, la pluviométrie sur la zone d'étude a été conséquente. La station Météo-France de Sète a mesuré 54 mm de cumul total de pluie pour la journée du 13 octobre. Les sorties du modèle ECMWF indiquent une pluviométrie maximale de 77.8 mm h^{-1} le même jour, bien supérieure à la mesure effectuée à la station de Sète. Enfin, les observations menées par la tâche d'observation BV-Thau (SO REC-Thau, OSU OREME) en trois stations autour de la

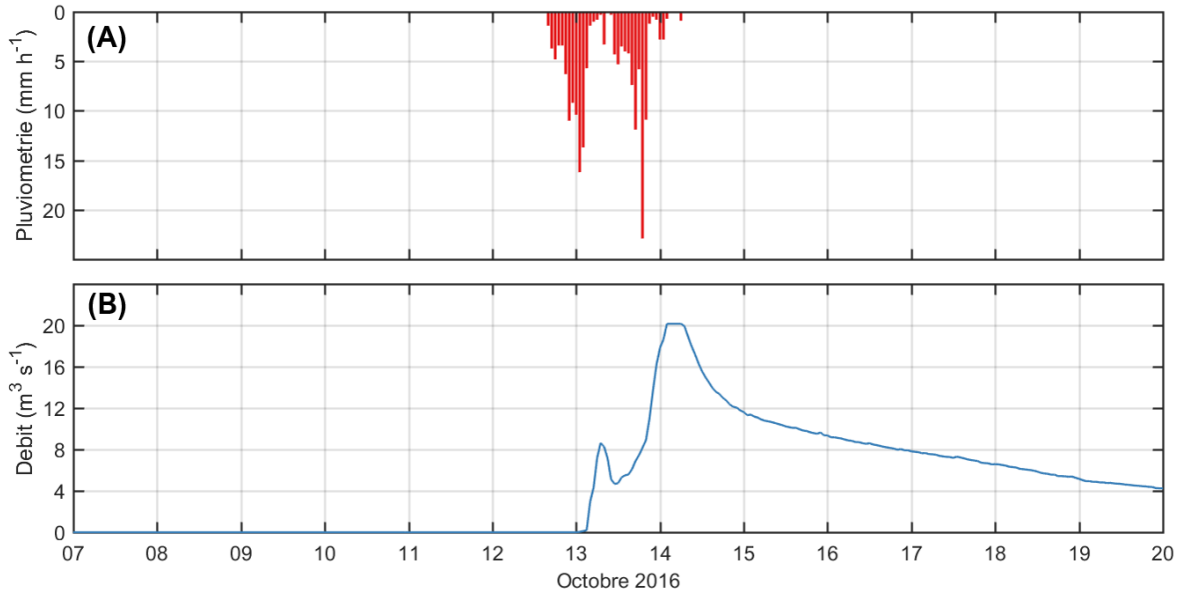


Figure 5.8 – (A) Pluviométrie sur l'étang de Thau et (B) débit de la Vène entre le 7 et le 20 octobre 2016 (données REC-Thau, OSU OREME).

lagune de Thau donnent une pluviométrie de 135 mm (cumul journalier) sur la journée du 13 octobre (figure 5.8). Cette pluviométrie intense déclenche la crue de la rivière Vène, se jetant dans la lagune de Thau, ainsi qu'une crue du fleuve Hérault. Le débit maximal atteint par la Vène durant cet événement est de 20 m^3 s^{-1} . Ainsi, un fort apport d'eau douce et de matières particulaires et dissoutes ont été déversées dans la lagune pendant l'événement.

Cet événement met donc en jeu une tempête marine très intense et une crue de la rivière Vène, se jetant dans la lagune de Thau, provoquée par la forte pluviométrie. Cet événement est d'une ampleur particulière, avec une période de retour d'environ 10 ans, et nous a permis par la suite d'imaginer des scénarios d'événements extrêmes. De plus, cet événement, faisant intervenir de façon concomitante une tempête et des précipitations intenses, a les caractéristiques d'un épisode cévenol et pourra donc être comparé à l'événement étudié dans le chapitre 4.

5.3 Validation qualitative et évaluation statistique

Sur la période 2015-2016, de nombreuses observations ont été effectuées. La lagune de Thau est une zone à forts enjeux économiques, sociaux et écologiques et pour ces raisons, le nombre de données d'observations disponibles est important. Comme expliqué dans la section 2.3, un

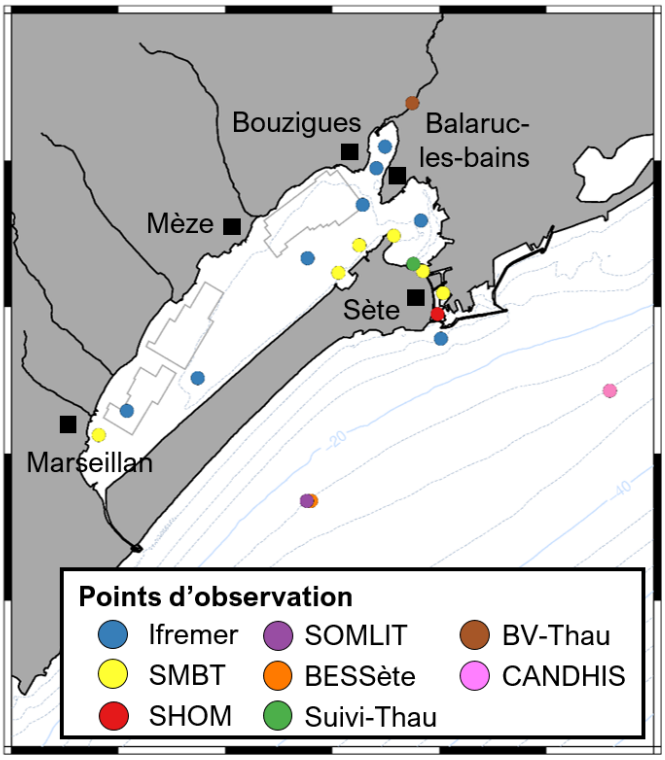


Figure 5.9 – Carte représentant les points d'observation dont les données ont été utilisées durant cette thèse.

inventaire des données disponibles sur la zone a été effectué et ces données proviennent de sources diverses. La figure 5.9 représentent la disposition de ces points d'observation sur notre zone d'étude, ainsi que les organismes et services d'observation en charge des mesures *in situ*.

Les résultats du modèle ont été confrontés à ces observations afin d'estimer la validité du modèle. Dans ce contexte, la validité du modèle représente d'abord sa robustesse vis-à-vis de l'objectif technique qui est de modéliser les caractéristiques hydro-biogéochimiques d'une zone côtière sur une période longue et subissant des événements intenses. La validité du modèle réside aussi dans sa capacité à reproduire avec réalisme l'évolution des variables hydrodynamiques et biogéochimiques. Pour cette raison, les résultats du modèle doivent rester proches des observations effectuées *in situ*. Cet exercice de confrontation des résultats de modèle et des données observées peut reposer sur des indicateurs statistiques (section 5.3.3) mais aussi et surtout sur des comparaisons qualitatives plus ou moins empiriques. Ces deux approches sont mises en œuvre.

5.3.1 Validation du modèle hydrodynamique

Afin de valider le modèle hydrodynamique pour la lagune de Thau et sur la zone d'avant-côte, les résultats du modèle 3D ont été comparés à des observations de hauteur d'eau, de débits dans les canaux de Sète, de température et de salinité.

Concernant la hauteur d'eau, nous avons utilisé les données du marégraphe de Sète, situé dans le port de Sète, et les données issues d'un ADCP situé au niveau de la station BESSète sur l'avant-côte (figure 5.9, proche du point SOMLIT).

Sur la figure 5.10, nous comparons les résultats du modèle avec les données du marégraphe de Sète sur 2015-2016. La figure 5.10-A, représentant les séries temporelles des résultats du modèle et des observations sur les deux années entières, peut sembler difficile à analyser a priori. Pour cette raison, un focus sur une période plus courte est présentée en figure 5.10-B. Bien que les maxima locaux mesurés par le marégraphe ne soient pas atteints par le modèle, l'évolution de la hauteur d'eau suit l'évolution générale mesurée par le marégraphe. En effectuant un zoom sur une période présentant un tel maximum local (figure 5.10-B), nous pouvons remarquer que les résultats sont très proches des observations sur les périodes entourant ces maxima. On observe un écart de 0.07 m entre le modèle (0.34 m) et les observations (0.41 m) au niveau du maximum le 16 septembre 2015. La surcote induite par les vagues peut être à l'origine de ces différences de niveaux extrêmes bien que cet effet soit majeur sur les plages mais moins prononcé dans les zones portuaires comme celle où se trouve le marégraphe. Pour une meilleure précision, l'effet des vagues sur la circulation côtière et le niveau marin aurait pu être intégré (Denamiel, 2006 ; Michaud, 2011 ; Rétif, 2015). Cela fait partie des pistes de développement et des perspectives de ce travail de thèse pour le modèle hydrodynamique.

A la station BESSète, située au même point d'observation que le SOMLIT-Sète (OSU OREME), les résultats du modèle ont été comparés à des observations de hauteur d'eau déduites des mesures d'un ADCP de fond disposant d'un capteur de pression (figure 5.11). Les différences entre le modèle et les observations sont plus grandes au point SOMLIT qu'au niveau du marégraphe de Sète. La périodicité est respectée par le modèle. On observe que le modèle reproduit aussi bien les périodes durant lesquels les variations de hauteur d'eau sont faibles que les périodes plus intenses comme par exemple autour du 28 février 2016. En revanche, ponctuellement, nous pouvons observer des écarts importants qui atteignent par exemple

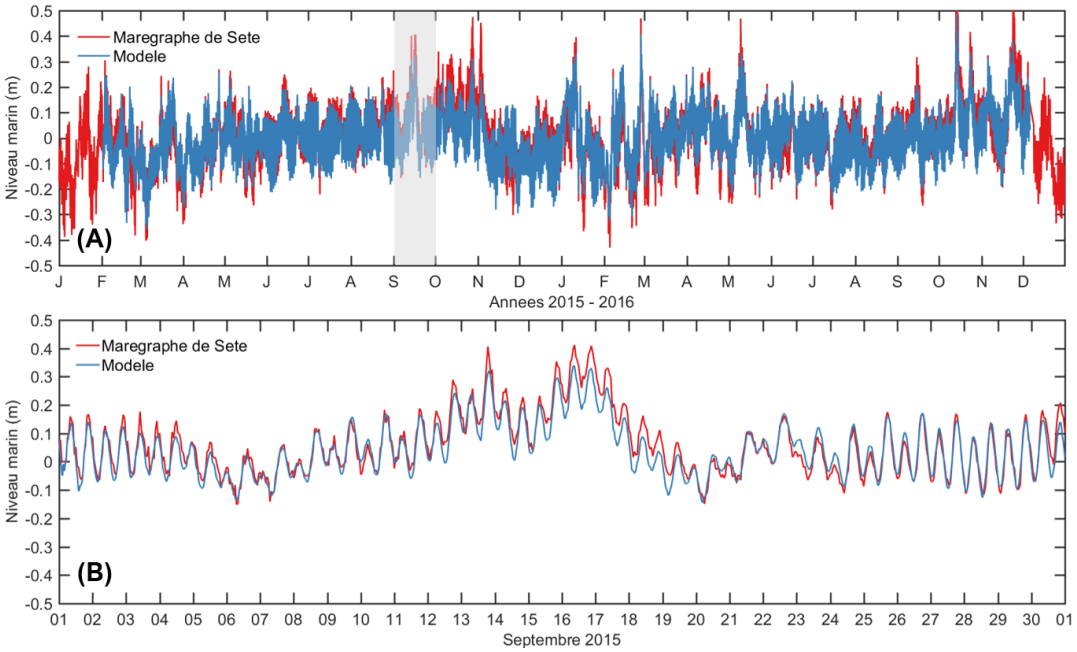


Figure 5.10 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de hauteur d'eau au niveau du marégraphe de Sète (données SHOM) sur (A) la période 2015-2016 et sur (B) le mois de septembre 2015.

0.33 m le 14 février 2016 ou encore 0.29 m le 23 mars 2016. Sur la période de mesure 2015 (figure 5.11-A), les résultats du modèle sont plus proches que pour la période de mesure en début d'année 2016 (figure 5.11-B). Cette comparaison pose aussi la question de la qualité des mesures de niveau d'eau par ADCP déduit de la pression (p) en supposant la masse volumique (ρ) et la pression atmosphérique (p_{atm}) comme constants (formulation $p = p_{atm} + \rho_0 gh$ où h est la hauteur totale de la colonne d'eau entre l'ADCP posé sur le fond et la surface). Les écarts entre le modèle et les observations peuvent être expliqués par les variations de masse volumique et de pression atmosphérique. On a ici un exemple où le modèle peut permettre de remettre en cause la mesure et son traitement.

La validation des débits dans les canaux de Sète sur la période 2015-2016 est très importante car ceux-ci déterminent les échanges entre la mer et la lagune. En effet, notre modélisation ne s'intéresse pas seulement à l'avant-côte ou seulement à la lagune de Thau, nous avons souhaité reproduire avec réalisme la dynamique de ces deux milieux ensemble. Les débits dans les canaux sont principalement induits par la différence de hauteur d'eau entre la lagune de Thau et l'avant-côte. Ces différences de niveaux d'eau sont avant tout semi-diurnes et sont dues à la marée astronomique. Les modifications de la pression atmosphérique (phénomène de baromètre inverse) ont également un rôle majeur. Les autres effets sont liés à la circulation

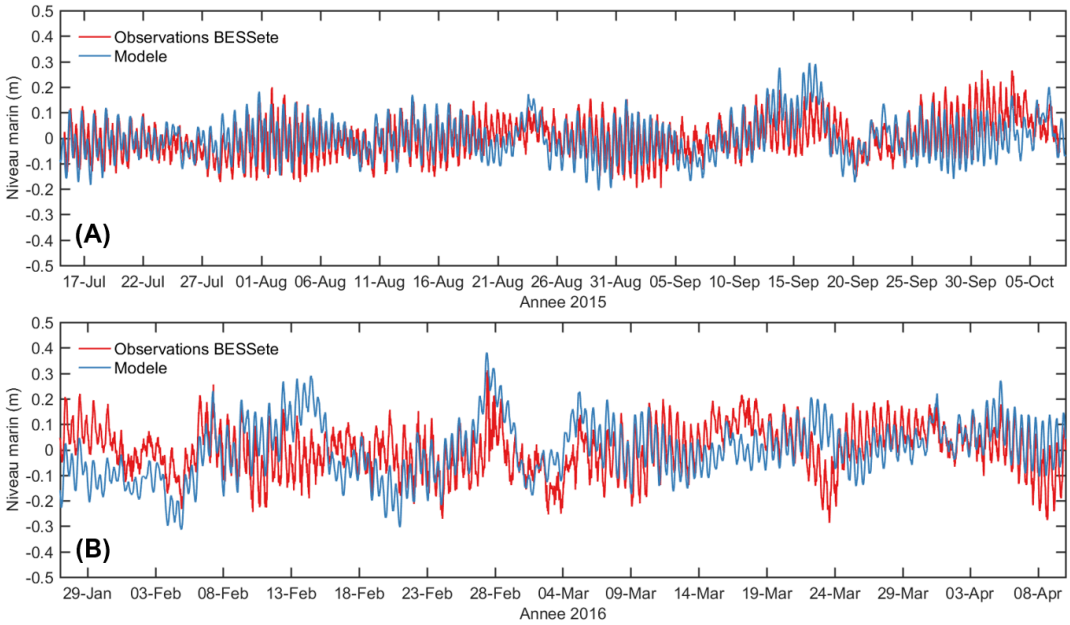


Figure 5.11 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de hauteur d'eau au niveau du point SOMLIT (données SOMLIT), (A) de juillet 2015 à octobre 2015 et (B) de janvier à avril 2016.

côtière, géostrophique et induite par les vents. Comme dit précédemment, le seul effet non pris en compte est celui des vagues. La modélisation des niveaux étant toutefois très bonne, cela devait permettre une très bonne modélisation des débits dans les canaux. Ces débits dépendent également de la géométrie même des canaux, géométrie qui n'est que grossièrement représentée dans le modèle. Il a ainsi été nécessaire de pratiquer un exercice de calibration des dimensions des canaux. Les dimensions des canaux dans le modèle, en largeur et en profondeur, ont ainsi été ajustés (par essais et erreurs successifs) afin que les débits calculés correspondent aux observations.

La figure 5.12 représente la comparaison entre les résultats du modèle et les observations de débits effectuées dans le canal de Sète. Un débit positif correspond à un échange s'effectuant depuis la lagune vers la mer.

Sur la figure 5.12(B) on obtient des écarts compris entre 10 et 50 $m^3\ s^{-1}$ pour les maxima ou minima locaux atteints, sur le mois de février 2016 au sein d'une période agitée. Les débits calculés par le modèle et les observations ont la même période d'oscillation correspondant à la marée semi-diurne. A chaque marée (deux fois au cours d'une journée), il y a un volume, entrant puis sortant, d'environ 5 millions de m^3 qui transite entre la lagune de Thau et son avant-côte. Sachant que le volume de la lagune de Thau est environ 250 millions de m^3, ces

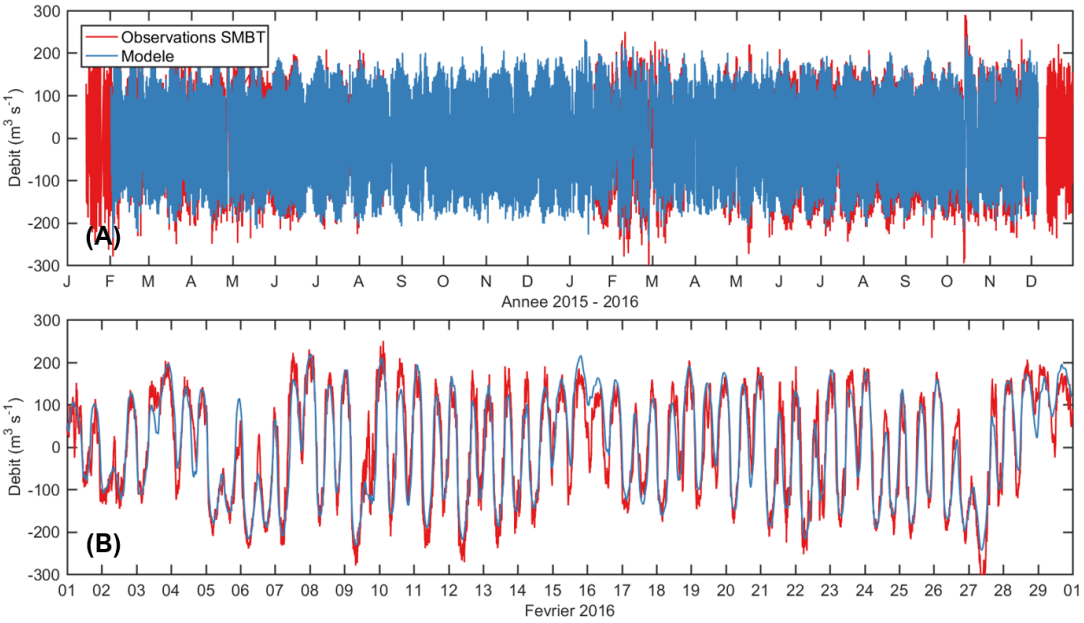


Figure 5.12 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de débits au niveau du canal de Sète (données fournies par le SMBT) pour (A) les années 2015-2016 et (B) le mois de février 2016.

échanges participent bien au caractère marin de la lagune. En une seule journée, le volume entrant (et sortant) représente environ 2% du volume total de la lagune de Thau, ce qui rejoint les résultats de Fiandrino et al. (2012).

En ce qui concerne la température et la salinité, il existe de nombreuses observations sur les deux années 2015-2016 provenant de sources diverses. En effet, nous avons d'abord utilisé les données collectées par le SMBT (Syndicat Mixte du Bassin de Thau, figure 5.13) ayant installé quatre bouées, nommées SIRENE, afin de mesurer certains paramètres physico-chimiques dans la lagune de Thau. Ensuite, nous avons utilisé les données d'observation de l'Ifremer (figure 5.14), accessibles via la plateforme internet « Surval ». Sept points d'observation à l'intérieur de la lagune de Thau et un point sur l'avant-côte ont été identifiés pour la période 2015-2016. De plus, au niveau de la station marine de Sète, la tâche d'observation Suivi-Thau (REC-Thau, OSU OREME) a permis d'obtenir d'autres données haute-fréquence. Enfin, sur l'avant-côte, le service national d'observation SOMLIT effectue régulièrement des relevés des variables physico-chimiques (figure 5.15). Les figures 5.13, 5.14 et 5.15 montrent la comparaison entre ces observations et les résultats du modèle pour certaines stations parmi les données d'observation à notre disposition.

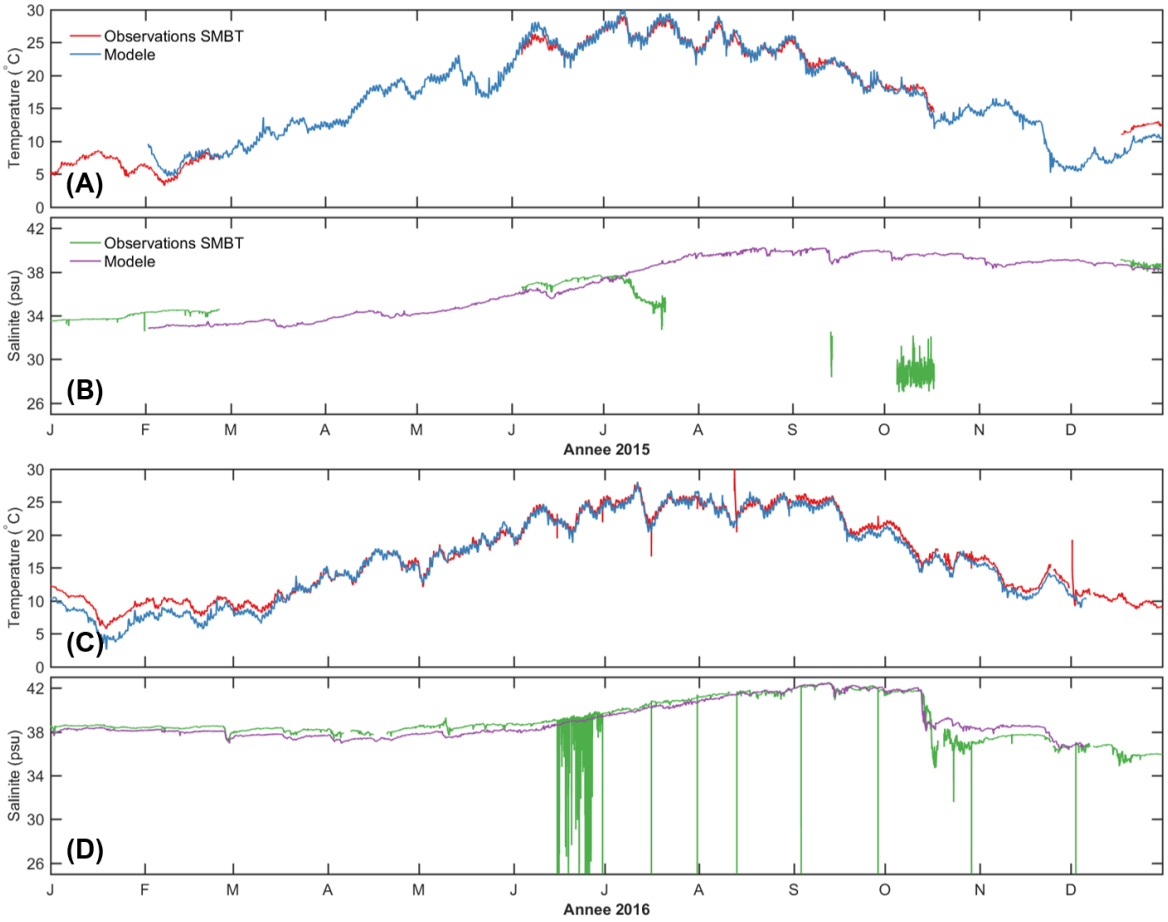


Figure 5.13 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de température (A et C) et de salinité (B et D) récoltées par la bouée SIRENE à Marseillan sur les années 2015 (A et B) et 2016 (C et D) (données fournies par le SMBT).

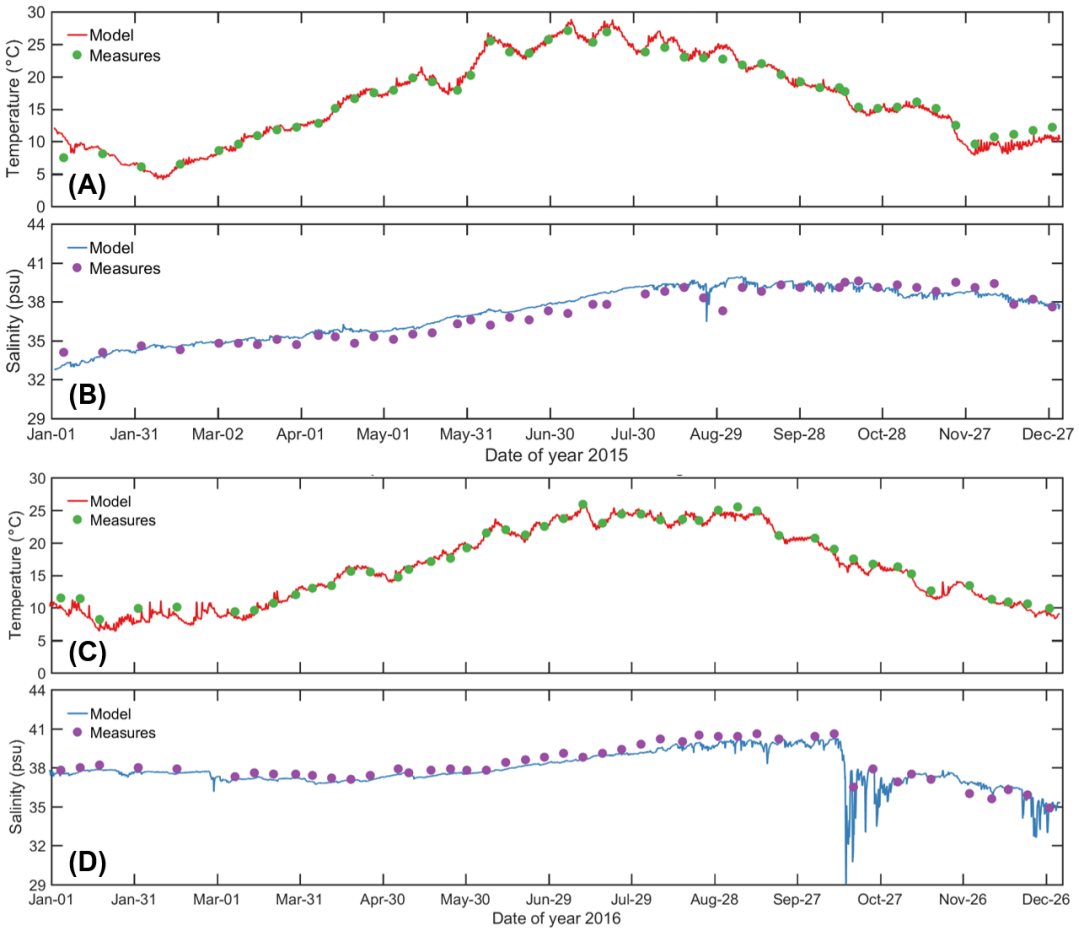


Figure 5.14 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de température (A et C) et de salinité (B et D) récoltées par l'Ifremer à Bouzigues sur les années 2015 (A et B) et 2016 (C et D) (données Ifremer).

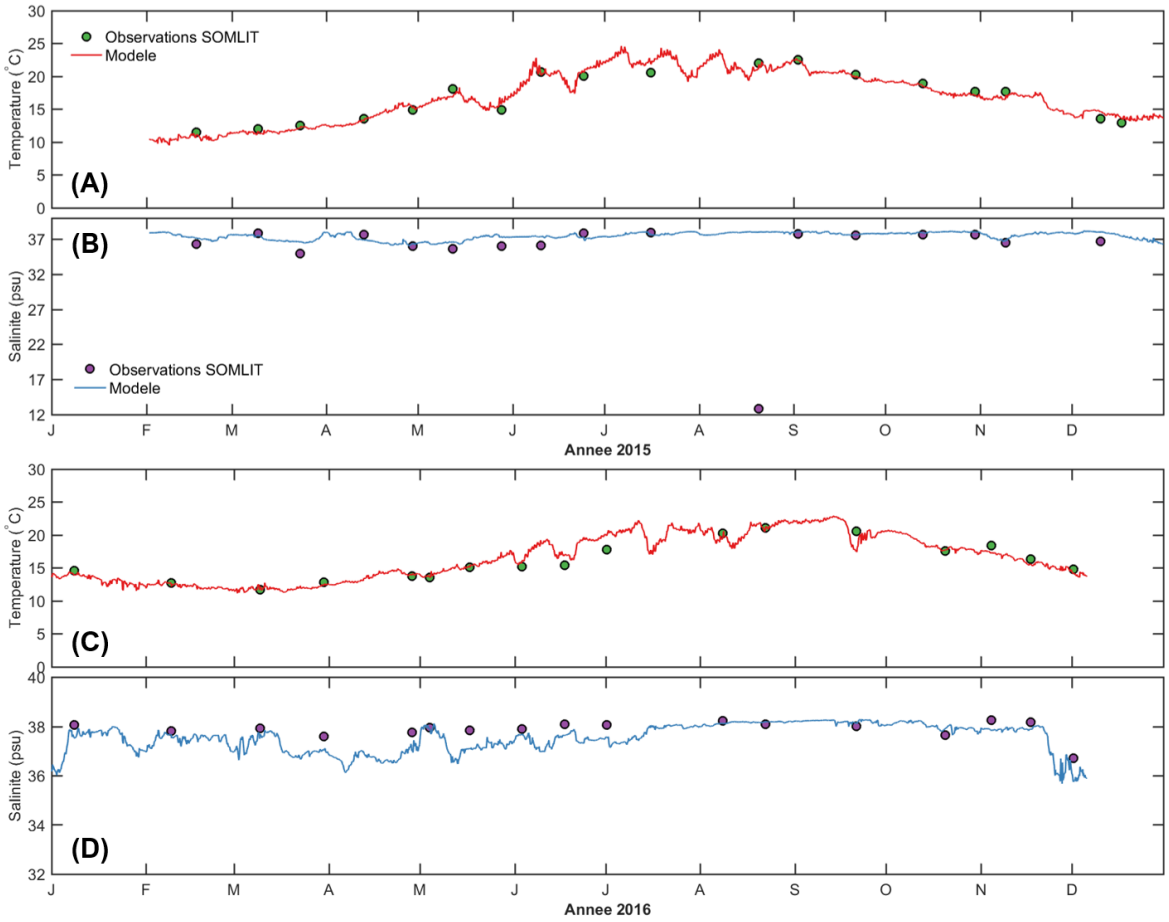


Figure 5.15 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de température (A et C) et de salinité (B et D) récoltées à la station SOMLIT sur les années 2015 (A et B) et 2016 (C et D) (données SOMLIT).

D'une façon générale, les résultats du modèle restent proches des observations bien que celles-ci soient effectuées par des organismes différents et en des positions différentes dans la lagune ou sur l'avant-côte. Concernant la comparaison avec les données des bouées SIRENE (fig. 5.13), nous observons que l'évolution de la température est très bien représentée par le modèle excepté l'hiver 2015-2016 pendant lequel la température est plus faible dans le modèle que pour les observations. Cela est aussi vrai pour les autres stations SIRENE (non montrées). Concernant la salinité, les résultats du modèle sont proches des observations. Nous avons estimé que les écarts importants obtenus sur certaines périodes, comme par exemple en juillet et en octobre 2015, sont dus vraisemblablement à un problème de mesure et non de modélisation. Début 2016, nous pouvons observer un écart constant inférieur à 1 psu entre le modèle et les observations. Ce phénomène n'est pas observé sur les autres stations SIRENE (non montré). Il est aussi important de noter la dessalure observée en octobre 2016 qui est remarquablement bien représentée par le modèle. Celle-ci est due à la crue de la Vène durant l'événement détaillé précédemment.

Concernant la validation vis-à-vis des observations Ifremer (fig. 5.14), nous observons sur plusieurs stations que les résultats du modèle restent très proches des observations *in situ*. De même, la dessalure d'octobre 2016 est très bien suivie par le modèle. Cela conforte l'idée que la crue de la Vène en octobre 2016 est bien représentée par le modèle hydrodynamique.

Enfin, hormis un écart très important entre les résultats du modèle et les observations SOMLIT fin août 2015 (fig. 5.15), le modèle représente de façon précise l'évolution de la température et de la salinité sur l'avant-côte.

La comparaison avec les données d'observation nous a permis de corriger les valeurs initiales de salinité et de température dans la lagune de Thau, ainsi que les apports fluviaux émergeant dans la lagune de Thau. En effet, les apports d'eau douce et froide provenant des rivières se jetant dans la lagune de Thau, comme la Vène, ont un impact direct sur la salinité et la température de l'eau dans la lagune de Thau.

5.3.2 Validation du modèle biogéochimique

Les observations disponibles sur la période 2015-2016 en terme de variables biogéochimiques ont été très diverses. En raison de la difficulté dans la mesure de certaines variables biogéochimiques sur le terrain, toutes les variables calculées par le modèle ne sont pas

disponibles pour validation. Leur disponibilité dans le temps varie aussi d'une variable à l'autre. Par exemple, il est possible d'obtenir des données de concentration en chlorophylle *a*, potentiellement déduite à partir de la mesure de fluorescence dans un premier temps, régulièrement en certains points d'observation, mais il est parfois difficile d'obtenir des données en sels nutritifs sur une période longue. Les observations de concentrations en chlorophylle *a*, ammonium, nitrate, phosphate, silicate, et oxygène, effectuées par l'Ifremer, ont été récoltées en sept stations situées dans la lagune de Thau. La tâche d'observation Suivi-Thau (REC-Thau, OSU OREME) a aussi pu fournir des données sur la période 2015-2016. Enfin, sur l'avant-côte, les relevés effectués par le SOMLIT ont permis de collecter des observations de concentrations en surface de nitrate, ammonium, phosphate, silicate, oxygène, chlorophylle *a*, et carbone et nitrate organique particulaire.

Concernant les sels nutritifs, la figure 5.16 montre la comparaison entre les résultats du modèle couplé et les observations effectuées par l'Ifremer pour l'ammonium, nitrate, le phosphate et le silicate. Ces données d'observation nous ont permis d'ajuster les valeurs initiales dans la lagune de Thau pour le modèle biogéochimique. Nous observons que les résultats du modèle sont proches des relevés Ifremer pour l'ammonium (figure 5.16-A) et le nitrate (figure 5.16-B). Pour le phosphate, les relevés Ifremer effectués en 2016 donnent des valeurs supérieures au modèle, avec une différence moyenne de 0.15 µmol L^{-1} sur le dernier semestre 2016 (figure 5.16-C). Pour le silicate, les différences sont notables et le modèle ne reproduit pas les variations observées par les relevés Ifremer durant les étés 2015 et 2016. Au point situé dans la zone du petit étang (point Ifremer numéro 104-P-113, situé au nord de Sète à l'est de la lagune), nous observons un écart très important de 18 µmol L^{-1} en août 2016 (figure 5.16-D).

Sur l'avant-côte, les observations SOMLIT en sels nutritifs sont comparées aux résultats du modèle couplé (fig. 5.17).

Nous pouvons observer que les concentrations en sels nutritifs durant les deux années sont plus importantes dans la lagune de Thau que sur l'avant-côte. Pour l'avant-côte, les résultats du modèle en terme de nitrate et de silicate restent proches des tendances observées au point SOMLIT. Nous pouvons constater que le nitrate (fig. 5.17-B) est sous-estimé, par rapport aux observations, à partir d'octobre 2015 et jusqu'à avril 2016. Les augmentations ponctuelles calculées par le modèle n'atteignent pas les valeurs très importantes observées à la station SOMLIT. Pour l'ammonium (fig. 5.17-A), à l'inverse, le modèle a une tendance à surestimer les

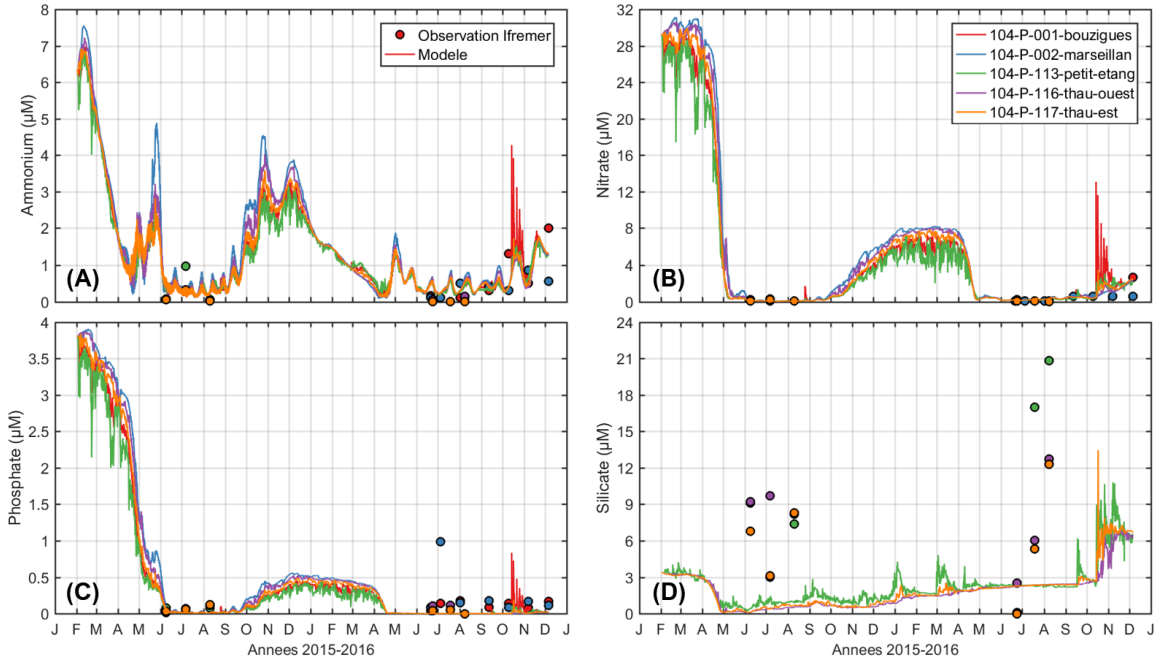


Figure 5.16 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de nutriments sur les années 2015-2016 pour différentes stations situées à l'intérieur de la lagune de Thau : (A) ammonium, (B) nitrate, (C) phosphate, (D) silicate. Données Ifremer.

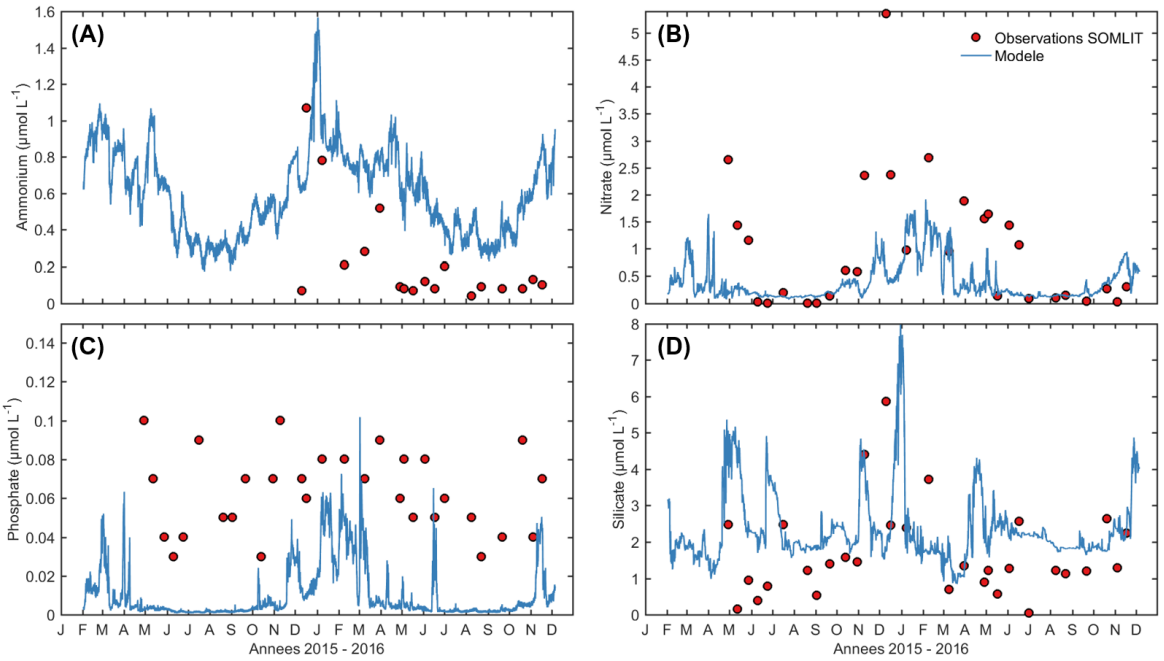


Figure 5.17 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de nutriments sur les années 2015-2016 à la station SOMLIT sur l'avant-côte : (A) ammonium, (B) nitrate, (C) phosphate, (D) silicate. Données SOMLIT.

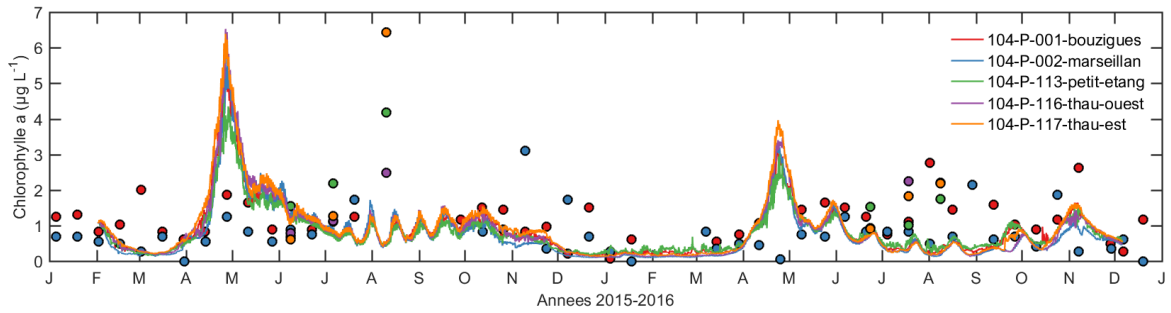


Figure 5.18 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de chlorophylle *a* sur 2015-2016 en différentes stations dans la lagune de Thau, en surface. Données Ifremer.

valeurs en surface, vis-à-vis des observations. Comme pour les observations, nous pouvons néanmoins observer une diminution de l'ammonium au printemps. Concernant le phosphate (fig. 5.17-C), les valeurs calculées par le modèle sont très faibles et inférieures aux observations SOMLIT. Les résultats du modèle en phosphate sont proches des observations seulement sur la période de décembre 2015 à mars 2016 et ponctuellement en juillet et en novembre 2016. Enfin, le silicate calculé par le modèle est globalement proche des observations avec une légère surestimation des valeurs, par rapport aux observations SOMLIT (fig. 5.17-D). De plus, les hausses ponctuelles de silicate sur la période sont visibles à la fois sur les résultats du modèle et par les observations SOMLIT.

Cet exercice indique que le modèle doit sans aucun doute être amélioré mais aussi que les données observées peuvent comporter des incertitudes aussi bien pour le SOMLIT, qui, au large de Sète, ne s'est mis en place qu'en 2015, que pour les données de silicate mesurées par l'Ifremer dans la lagune.

La comparaison des résultats du modèle couplé avec les observations en concentration de chlorophylle *a* a été nécessaire pour la validation. Les figures suivantes montrent cette comparaison pour les observations Ifremer et Suivi-Thau à l'intérieur de la lagune (fig. 5.18 et 5.19) et SOMLIT (fig. 5.20) à l'extérieur de la lagune. Les observations ont été faîtes en surface et sont donc comparées aux résultats du modèle en surface.

La figure 5.18 montre la comparaison du modèle avec les observations Ifremer pour les différentes stations disposées dans la lagune de Thau, en surface. Pour le modèle, nous pouvons constater une certaine homogénéité horizontale de l'évolution de la concentration en chlorophylle *a* dans la lagune, même si les valeurs atteintes ne sont pas toujours identiques. Ceci n'est pas le cas pour les observations. Nous pouvons noter par exemple que le 10 août

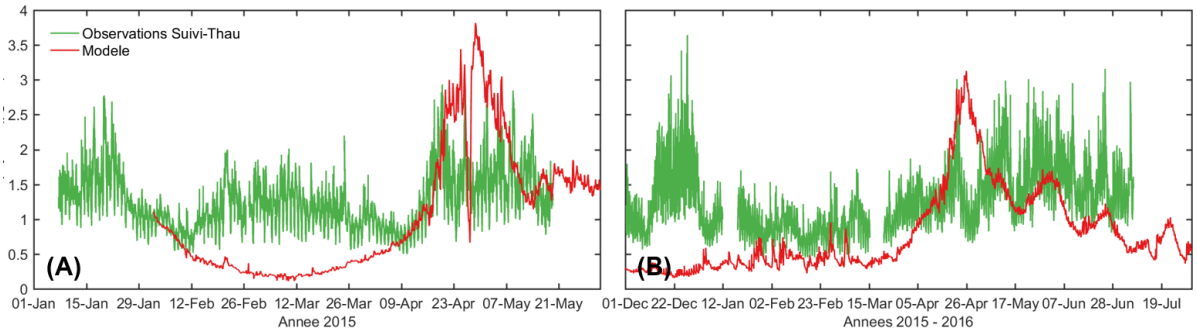


Figure 5.19 – Comparaison, en surface, entre les résultats du modèle et les observations haute-fréquence de chlorophylle *a* au niveau du ponton de la station marine de Sète dans la lagune de Thau (A) de janvier à mai 2015 et (B) de décembre 2015 à juillet 2016. Données Suivi-Thau (REC-Thau, OSU OREME ; Trombetta et al., 2019).

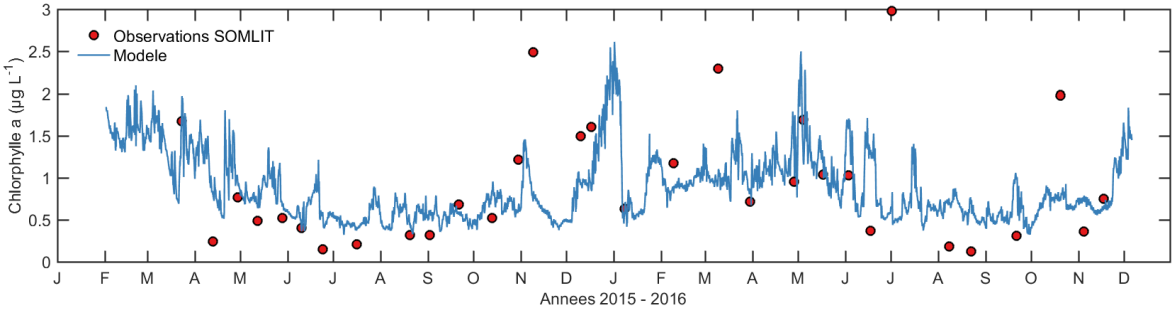


Figure 5.20 – Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de chlorophylle *a* en surface sur 2015-2016 à la station SOMLIT sur l'avant-côte. Données SOMLIT.

2015 les observations indiquent des concentrations nettement différentes entre la station 104-P-117, située dans la partie est de la lagune, avec 6.4 µg L^{-1} et la station 104-P-116, située à l'ouest, avec 2.5 µg L^{-1}. Ces valeurs pourraient correspondre à un bloom survenant en été. Le modèle ne reproduit pas ces valeurs et le maximum de chlorophylle *a* pour le modèle est situé à la fin du mois d'avril 2015. De la même façon en 2016, certaines valeurs observées en été ne sont pas atteintes par les résultats du modèle biogéochimique. En revanche, d'une façon générale, pour les deux stations 104-P-001 et 104-P-002 situées dans les parcs à huîtres en face de Bouzigues et de Marseillan respectivement, les résultats du modèle restent plutôt proches des observations tout au long de l'année. Deux périodes font exception avec des valeurs observées plus importantes que les valeurs calculées par le modèle : en fin d'automne 2015 (le 7 novembre et début décembre) et en été 2016 (de début août à début septembre).

La comparaison avec les données haute-fréquence récoltées par la tâche d'observation Suivi-Thau (fig. 5.19) montre une sous-estimation de la concentration en chlorophylle *a* durant certaines périodes de l'année. En effet, nous pouvons observer qu'en début de simulation, le modèle donne une concentration en chlorophylle *a* plus faible que les observations durant les mois de février et de mars 2015. En revanche, le déclenchement du bloom et son évolution durant le mois d'avril 2015 sont très bien représentés par le modèle. En effet, c'est un processus saisonnier typique que le modèle semble bien appréhender. Durant celui-ci, les concentrations en chlorophylle *a* calculées sont légèrement supérieures aux observations, avec un maximum atteint par le modèle de 3.8 µg L^{-1} tandis que les observations donnent 2.9 µg L^{-1} au maximum. La fin de la période d'observation est elle aussi bien représentée par le modèle. Sur la période de décembre 2015 à fin mars 2016, la concentration en chlorophylle *a* est sous-estimée par le modèle, vis-à-vis des observations. Nous pouvons observer un bloom hivernal sur les données d'observation (Trombetta et al 2019) tandis que ce bloom n'est pas représenté par le modèle biogéochimique. De la même façon qu'en 2015, le déclenchement du bloom printanier est correctement représenté par le modèle couplé. En revanche, les concentrations hautes observées perdurent dans le temps, jusqu'à la fin de la période d'observation début juillet 2016. Les résultats du modèle biogéochimique ne respectent pas exactement la même dynamique. Pour le modèle, on observe une diminution progressive de la concentration en chlorophylle *a* après le bloom avec un écart entre les observations et les résultats du modèle qui augmente à partir de début juin 2016.

Enfin, sur l'avant-côte, les résultats du modèle sont comparés aux observations SOMLIT (fig. 5.20). Les concentrations en chlorophylle *a* sur l'avant-côte sont inférieures à celles obtenues pour la lagune de Thau. Sur 2015, ces résultats sont en adéquation avec les observations jusqu'au mois de novembre. Aucun bloom n'est identifiable durant le printemps de l'année 2015. Le 9 novembre 2015, les observations donnent une concentration en chlorophylle a de 2.5 $\mu g\ L^{-1}$ tandis que la concentration calculée par le modèle reste proche de 0.8 $\mu g\ L^{-1}$. En décembre, les observations sont légèrement supérieures aux concentrations calculées par le modèle, mais il semblerait que le modèle reproduit bien la tendance à l'augmentation sur cette période avec un léger retard d'environ 1 semaine. Sur l'hiver puis le printemps, le modèle reste proche des observations, hormis pour le 9 mars 2016 (2.3 $\mu g\ L^{-1}$ observé pour 1.0 $\mu g\ L^{-1}$ calculé par le modèle). Durant l'été 2016, on observe une valeur très importante le 1er juillet 2016 qui n'est pas représentée par le modèle. Nous pouvons aussi constater sur cette série temporelle que la concentration en chlorophylle *a* calculée au point SOMLIT présente ponctuellement des variations très importantes, comme par exemple en janvier 2016 qui peuvent être expliquées par le changement brutal par advection de masse d'eau qui pourrait avoir lieu sur l'avant-côte en fonction des conditions hydrodynamiques.

5.3.3 Evaluation statistique

Suite à la validation qualitative des résultats du modèle vis-à-vis des observations disponibles sur la zone pour la période concernée, une évaluation statistique a été effectuée afin de quantifier l'écart entre le modèle couplé et les observations. Pour cela, nous avons utilisé plusieurs indicateurs, régulièrement utilisés pour classifier les modèles numériques (Ali et Abustan, 2014) :

- l'erreur moyenne quadratique (ou RMSE pour « root mean square error »en anglais) quantifiant la dispersion de la simulation par rapport aux observations,
- le biais correspondant à la différence relative entre les deux séries,
- le coefficient de corrélation de Pearson (PCC) caractérisant le degré de dépendance linéaire entre les deux séries,
- l'indice de concordance de Willmott (1982), proposé en remplacement du PCC, borné entre 0 et 1 (1 indiquant un accord parfait).

Concernant notre simulation sur les années 2015 et 2016, les valeurs de ces indices pour chaque variable comparée sont indiquées dans le tableau 5.2. Ces indices ont été choisis afin

Table 5.2 – Résultats statistiques concernant la comparaison entre les résultats du modèle et les observations *in situ* dans la lagune de Thau et sur l'avant-côte. RMSE : Root Mean Square Error (dimensionné) ; PCC : Pearson Correlation Coefficient (sans dimension) ; Biais (sans dimension) ; Index de Willmott (sans dimension).

Lagune de Thau				
2015	RMSE (unit)	PCC (-)	Bias (-)	Willmott (-)
Température (°C)	1.17	0.98	0.01	0.96
Salinité (psu)	1.01	0.85	0.00	0.87
SSH (m)	-	-	-	-
Débits ($m^3\ s^{-1}$)	40.75	0.93	-0.79	0.97
Nitrate ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.09	-0.54	-0.48	0.26
Ammonium ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.36	-0.58	0.94	0.17
Phosphate ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.07	-0.31	-0.60	0.09
Silicate ($\mu mol\ L^{-1}$)	7.07	-0.52	-0.93	0.29
Oxygène ($mg\ L^{-1}$)	1.13	0.54	0.02	0.62
Chlorophylle ($\mu g\ L^{-1}$)	1.88	-0.40	-0.42	0.42
POC ($\mu mol\ L^{-1}$)	-	-	-	-
PON ($\mu mol\ L^{-1}$)	-	-	-	-
2016	RMSE (unit)	PCC (-)	Bias (-)	Willmott (-)
Température (°C)	1.26	0.87	-0.01	0.87
Salinité (psu)	1.83	0.70	0.00	0.74
SSH (m)	-	-	-	-
Débits ($m^3\ s^{-1}$)	52.08	0.89	-0.77	0.94
Nitrate ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.14	-0.26	-0.02	0.29
Ammonium ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.26	-0.37	2.34	0.28
Phosphate ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.19	0.31	-0.97	0.45
Silicate ($\mu mol\ L^{-1}$)	9.18	0.39	-0.69	0.45
Oxygène ($mg\ L^{-1}$)	1.59	-0.64	0.20	0.25
Chlorophylle ($\mu g\ L^{-1}$)	1.22	-0.15	-0.78	0.38
POC ($\mu mol\ L^{-1}$)	-	-	-	-
PON ($\mu mol\ L^{-1}$)	-	-	-	-

Avant-côte				
2015	RMSE (unit)	PCC (-)	Bias (-)	Willmott (-)
Temp. (°C)	1.45	0.87	0.01	0.93
Sal. (psu)	4.06	0.22	0.04	0.41
SSH (m)	0.06	0.88	-0.04	0.92
Débits ($m^3\ s^{-1}$)	-	-	-	-
Nitrate ($\mu mol\ L^{-1}$)	1.63	0.74	-0.78	0.44
Ammo. ($\mu mol\ L^{-1}$)	-	-	-	-
Phos. ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.06	0.20	-0.93	0.39
Silicate ($\mu mol\ L^{-1}$)	2.17	-0.04	0.47	0.34
Oxygène ($mg\ L^{-1}$)	1.97	0.60	0.35	0.29
Chloro. ($\mu g\ L^{-1}$)	0.55	0.56	-0.11	0.61
POC ($\mu mol\ L^{-1}$)	149.06	0.37	-0.77	0.43
PON ($\mu mol\ L^{-1}$)	17.68	0.28	-0.73	0.39
2016	RMSE (unit)	PCC (-)	Bias (-)	Willmott (-)
Temp. (°C)	1.29	0.92	0.01	0.96
Sal. (psu)	0.86	0.66	0.00	0.61
SSH (m)	0.05	0.91	0.02	0.94
Débits ($m^3\ s^{-1}$)	-	-	-	-
Nitrate ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.69	0.32	-0.56	0.54
Ammo. ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.39	0.36	2.20	0.34
Phos. ($\mu mol\ L^{-1}$)	0.05	0.04	-0.88	0.25
Silicate ($\mu mol\ L^{-1}$)	1.15	-0.13	0.29	0.29
Oxygène ($mg\ L^{-1}$)	1.52	0.16	0.17	0.34
Chloro. ($\mu g\ L^{-1}$)	0.86	0.03	-0.26	0.36
POC ($\mu mol\ L^{-1}$)	103.70	0.22	-0.70	0.36
PON ($\mu mol\ L^{-1}$)	1.44	0.40	-0.69	0.41

de quantifier les écarts entre les résultats de simulation et les observations *in situ* mais aussi afin de comparer ces résultats avec d'autres modèles couplés qui pourraient être appliqués par la suite sur la même zone d'étude, par exemple. Cela permettra d'ailleurs de choisir le modèle le plus adapté à l'objectif visé et de vérifier l'amélioration des modèles utilisés.

Les résultats statistiques (tab. 5.2) corroborent la comparaison qualitative faite précédemment. En ce qui concerne la température, la salinité, le débit dans les canaux de Sète et la hauteur d'eau, l'index de Willmott est assez proche de 1 pour 2015 et 2016. Cela confirme que l'adéquation entre les résultats du modèle hydrodynamique et les observations est élevée. Le seuil permettant de trancher sur la significativité des valeurs calculées est encore difficile à définir et nécessiterait une étude plus approfondie sur des cas académiques. Pour ces mêmes variables, le PCC est positif. Cela confirme que les variations périodiques de débits et de hauteur d'eau modélisées suivent bien les variations observées sur toute la période d'étude. En ce qui concerne les résultats statistiques pour le modèle biogéochimique, nous pouvons constater que les résultats modélisés ne sont pas en accord complet avec les observations. Les variables les mieux représentées, selon l'index de Willmott, sont les concentrations en oxygène et en chlorophylle *a*. Hormis le phosphate et l'ammonium à l'intérieur de la lagune de Thau pour l'année 2015, l'index

Table 5.3 – Résultats statistiques concernant la comparaison entre les résultats du modèle et les observations *in situ* dans la lagune de Thau et sur l'avant-côte pour des observations dont la fréquence d'acquisition est supérieure à une fois par semaine.

Comparaison avec les observations haute-fréquence				
2015	**RMSE (unit)**	**PCC (-)**	**Bias (-)**	**Willmott (-)**
Température (°C)	1.19	0.98	0.01	0.96
Salinité (psu)	1.08	0.84	0.00	0.84
SSH (m)	0.06	0.88	-0.04	0.92
Débits (m^3 s^{-1})	40.75	0.93	-0.79	0.97
Oxygène (mg L^{-1})	0.58	0.69	0.01	0.82
Chlorophylle (µg L^{-1})	0.84	0.48	-0.20	0.55
2016	**RMSE (unit)**	**PCC (-)**	**Bias (-)**	**Willmott (-)**
Température (°C)	1.26	0.88	-0.01	0.88
Salinité (psu)	1.14	0.77	0.00	0.79
SSH (m)	0.05	0.91	0.02	0.94
Débits (m^3 s^{-1})	52.08	0.89	-0.77	0.94
Oxygène (mg L^{-1})	1.18	0.46	0.07	0.59
Chlorophylle (µg L^{-1})	0.63	0.48	-0.24	0.62

de Willmott des variables biogéochimiques à l'intérieur de la lagune est compris entre 0.26 (nitrate en 2015) et 0.62 (oxygène en 2015). Pour l'avant-côte, cet index est compris entre 0.25 (phosphate en 2016) et 0.61 (chlorophylle *a* en 2015). Nous constatons que le PCC sur l'avant-côte est plutôt positif, excepté pour le silicate, ce qui signifie que l'évolution des variables biogéochimiques modélisées sur la période correspond à l'évolution des observations. Ce n'est pas le cas pour l'intérieur de la lagune. En revanche, nous avons vu que les observations faîtes à l'intérieur de la lagune sont très dispersées dans le temps, tandis que les observations sur l'avant-côte sont plus régulières.

La qualité de l'observation influence le résultat statistique. En effet, si nous effectuons le même travail seulement pour les observations pour lesquelles la fréquence d'acquisition est supérieure à une fois par semaine, nous obtenons les résultats du tableau 5.3.

Dans ce tableau, nous pouvons constater que l'index de Willmott pour les six variables indiquées est toujours supérieur à 0.55 avec des valeurs très proches de 1 comme les débits (0.97 et 0.94) ou la hauteur d'eau (0.92 et 0.94). De plus, le PCC est très important ce qui confirme une bonne adéquation entre l'évolution des variables modélisées et des observations. De plus, la figure 5.21 représente les diagrammes de Taylor (Taylor, 2001) correspondant à notre simulation

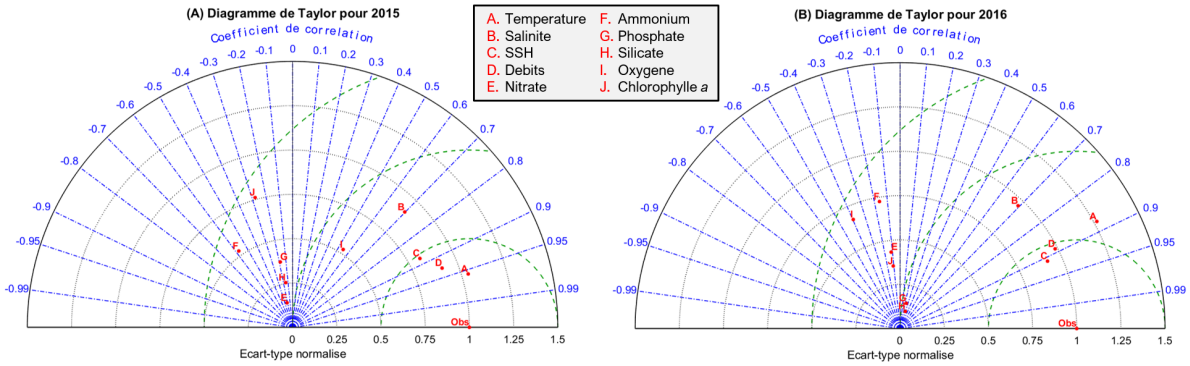


Figure 5.21 – Diagramme de Taylor pour les années 2015-2016 : écart-type normalisé (noir), coefficient de corrélation (bleu), erreur quadratique moyenne centrée (vert).

de référence pour 2015 et 2016. Sur ces diagrammes, chaque point représente une variable qui a été comparée avec des observations *in situ*. Ils sont construits en utilisant l'écart-type normalisé, le PCC, et l'erreur moyenne quadratique centré (ou CRMS pour « centered root mean square »en anglais). Si les points sont proches du point noté « Obs »(pour observations), le modèle couplé représente bien la variable en question.

Nous pouvons constater une fois de plus que le modèle hydrodynamique est plus performant que le modèle biogéochimique vis-à-vis des observations disponibles. Sur le diagramme de Taylor (fig. 5.21), les points correspondants aux variables hydrodynamiques sont proches du point de référence, dans la partie droite du cadran avec une dispersion assez faible (CRMS inférieur à 1). Il est intéressant de noter aussi un rapprochement du point correspondant à la concentration en chlorophylle *a* du point de référence entre 2015 et 2016. Cela indique une meilleure représentation de cette variable en 2016 par rapport aux observations.

En conclusion, nous pouvons noter que le modèle hydrodynamique est robuste et produit des résultats très proches des observations *in situ*. La confiance accordée aux résultats hydrodynamiques est donc grande. En ce qui concerne les résultats du modèle biogéochimique, les écarts sont plus importants avec les observations *in situ*. Plusieurs explications peuvent être conjecturées comprenant l'oubli de processus ayant un impact sur les cycles biogéochimiques ou l'absence d'une ou plusieurs espèces dont la dynamique pourrait changer le comportement de la chaîne trophique modélisée. Le travail actuel s'est focalisé sur la bonne représentation de l'évolution des producteurs primaires aussi bien dans la lagune de Thau que sur l'avant-côte, en particulier grâce aux observations de chlorophylle *a*. Malgré les écarts notés, l'évolution de la concentration en chlorophylle *a* sur l'avant-côte et dans la lagune de Thau reste assez proche

des observations. Par exemple, l'ajout du processus de remise en suspension, important pour une lagune à faible profondeur, et d'une variable représentant les macrophytes, en compétition avec le phytoplancton pour la prise de nutriments, dans le modèle biogéochimique pourrait éventuellement diminuer les écarts avec les observations dans l'avenir.

5.4 Résultats et discussion

Suite à la validation du modèle couplé sur notre zone d'étude pour la période 2015-2016, nous focalisons la présentation des résultats sur l'évolution de la biomasse de producteurs primaires et sur les bilans biogéochimiques au cours de ces deux années.

5.4.1 Evolution des producteurs primaires

L'évolution des producteurs primaires durant ces deux années a été étudiée en termes de biomasse des différentes classes de taille du phytoplancton gérées par le modèle biogéochimique. Le modèle prend en compte trois classes de taille du phytoplancton (pico-, nano- et micro-phytoplancton). Dans les résultats présentés ici, on notera Phy_1 le pico-phytoplancton, Phy_2 le nano-phytoplancton et Phy_3 le micro-phytoplancton (considéré comme principalement constitué de diatomées).

La figure 5.22 représente la moyenne de la concentration en biomasse de chaque phytoplancton sur la verticale. Sur cette figure, nous pouvons constater que la concentration en biomasse dans la lagune de Thau reste supérieure à la concentration en biomasse dans l'avant-côte. A l'intérieur de la lagune de Thau, nous pouvons donc identifier deux blooms printaniers sur ces deux années mais pas de bloom hivernal, comme cela a été évoqué lors de la validation du modèle biogéochimique. Phy_2, le nano-phytoplancton, est responsable de la majorité de la biomasse phytoplanctonique durant l'année et soutient cette biomasse durant les périodes moins productives en hiver. Ceci est visible aussi bien dans la lagune que sur l'avant-côte. La biomasse carbonée du Phy_2 en un point au milieu de la lagune atteint un maximum, en moyenne sur la profondeur, de 5.2 μmol C L^{-1} en 2015 et 4.7 μmol C L^{-1} en 2016 (figure 5.22-A). La biomasse du plus petit phytoplancton Phy_1 reste assez faible durant l'année avec des maxima printaniers de 1.2 et 1.9 mol C L^{-1} en 2015 et 2016, respectivement. En revanche, on observe une grosse différence entre 2015 et 2016 pour le plus gros phytoplancton Phy_3

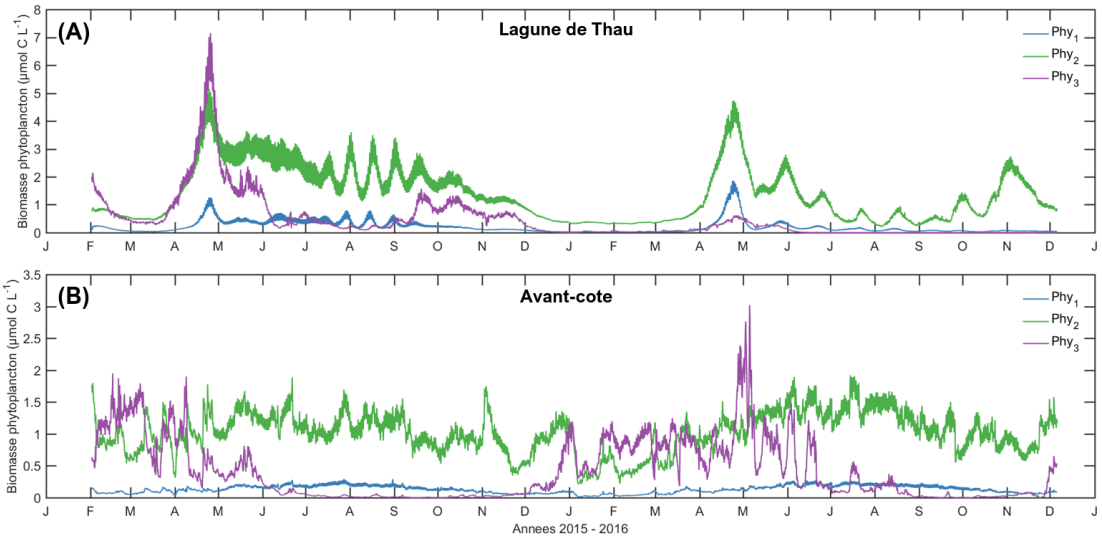


Figure 5.22 – Concentration en biomasse phytoplanctonique (1 : pico-, 2 : nano-, 3 : micro-phytoplancton), moyennée sur la verticale, au milieu de la lagune de Thau (A) et au point SOMLIT sur l'avant-côte (B) pour la période 2015-2016.

pour lequel le bloom printanier en 2016 est très faible. Sur l'avant-côte, nous observons une dynamique équivalente entre les deux années. Le nano-phytoplancton est là encore responsable de la majorité de la biomasse phytoplanctonique sur l'année, mais au moment des blooms printaniers, le micro-phytoplancton, correspondant aux diatomées, devient majoritaire (par exemple Carstensen et al., 2015).

Au point SOMLIT, dans l'avant-côte, nous pouvons observer une augmentation de la biomasse de Phy_3, ou micro-phytoplancton, à partir du mois de décembre (figure 5.22-B), ce qui pourrait correspondre à l'apparition du bloom hivernal observé au point d'observation Suivi-Thau, situé à la sortie du canal de Sète et donc sous une forte influence de l'avant-côte. En revanche, au point Suivi-Thau, la comparaison des résultats du modèle en terme de chlorophylle *a* avec les observations montrent un écart important sur le mois de décembre, dans un contexte où la température était plus élevée que la normale. Un bloom peut être initié si certaines conditions sont réunies, comme la présence d'une quantité suffisante de nutriments apportés par les rivières, une hausse de la lumière disponible pour la croissance du phytoplancton ou une pression de prédation réduite (Guinder et al., 2015). La figure 5.23 montre les concentrations en biomasse de zooplanctons et de bactéries, moyennées sur la verticale, aux mêmes points, au milieu de la lagune de Thau et au point SOMLIT sur l'avant-côte.

Concernant le zooplancton, les concentrations en biomasse dans la lagune sont encore une fois supérieures aux concentrations en biomasse pour l'avant-côte (figure 5.23). Pour la lagune de

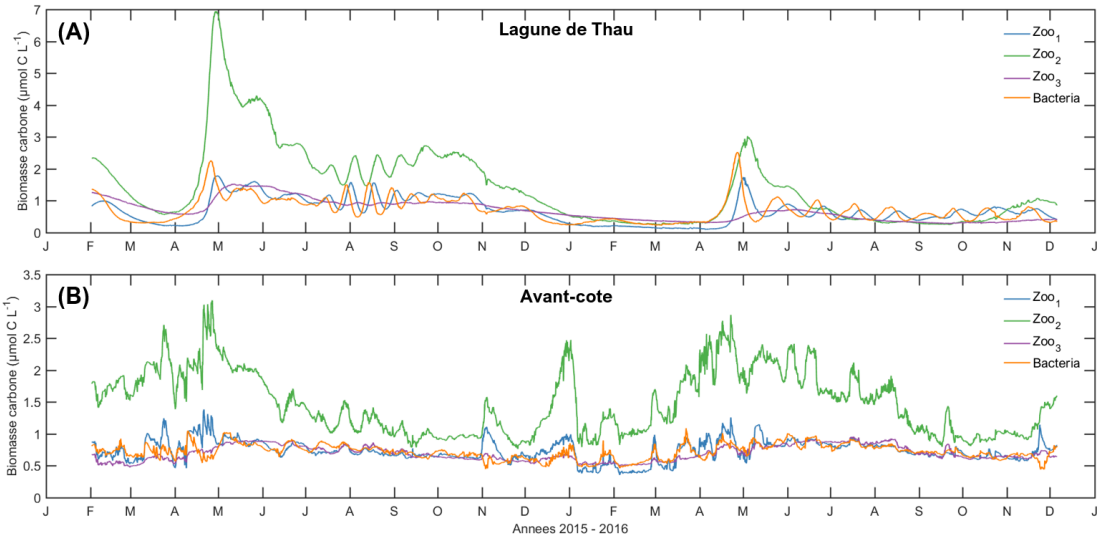


Figure 5.23 – Concentration en biomasse de zooplancton (1 : nano-, 2 : micro-, 3 : meso-zooplancton) et de bactéries hétérotrophes, moyennée sur la verticale, au milieu de la lagune de Thau (A) et au point SOMLIT sur l'avant-côte (B) pour la période 2015-2016.

Thau, nous pouvons constater des dynamiques similaires entre 2015 et 2016 pour la biomasse des différents zooplanctons. Au niveau de la fin du printemps et du début de l'été, nous pouvons observer une hausse de la biomasse de zooplancton qui peut être expliquée par la prédation sur le phytoplancton. Ensuite, nous pouvons observer une diminution de cette biomasse de l'été jusqu'au printemps suivant. En début de simulation, la biomasse du micro-zooplancton (Zoo_2) augmente drastiquement vis-à-vis des autres classes de taille du zooplancton pour atteindre 6.9 μmol C L^{-1} fin avril 2015 (figure 5.23-A). Cette augmentation peut être reliée à la biomasse importante de Phy_3 (micro-phytoplancton), proie privilégiée du Zoo_2 (micro-zooplancton) dans le modèle biogéochimique. Début décembre 2015, la biomasse de Zoo_2 était encore de 1.3 μmol C L^{-1}. Ceci contraste légèrement avec le début avril 2016, au moment de l'initiation du bloom printanier, où la biomasse de Zoo_2 était de 0.3 μmol C L^{-1}. Nous pouvons supposer que la pression de prédation au début du mois de décembre était encore trop importante pour déclencher un bloom hivernal dans la lagune de Thau. De plus, dans notre simulation, la concentration en biomasse de micro-zooplancton importante durant l'année 2015 a peut-être provoqué une pression trop forte sur le plus gros phytoplancton (Phy_3) et empêché une croissance plus importante durant les périodes productives.

Pour l'avant-côte, le micro-zooplancton (Zoo_2) est responsable de la majorité de la biomasse de zooplancton. Nous pouvons observer une augmentation forte de la biomasse de Zoo_2 au mois de décembre 2015 (figure 5.23-B), en réponse à la hausse de la biomasse de micro-phytoplancton

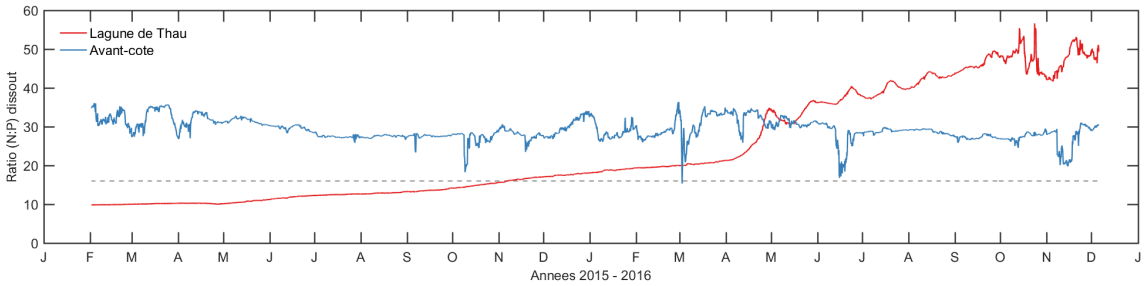


Figure 5.24 – Rapport (N:P) dissout, moyennée sur la verticale, au milieu de la lagune de Thau (rouge) et au point SOMLIT sur l'avant-côte (bleu) pour la période 2015-2016. Les pointillés correspondent au rapport de Redfield (N_{16} :P_1).

(Phy_3). En janvier, on observe une diminution très nette de cette biomasse, tout comme pour le phytoplancton (figure 5.22-B), qui pourrait être expliqué par le changement brutal de masse d'eau qui peut avoir lieu sur l'avant-côte. Sur l'avant-côte, la biomasse de zooplancton début décembre 2015 est bien inférieure à celle de début avril 2016, c'est-à-dire environ 0.9 et 1.7 μmol C L^{-1}, respectivement. Cette pression de prédation moins importante a pu permettre la croissance du phytoplancton en hiver, contrairement aux valeurs obtenues à l'intérieur de la lagune de Thau.

La concentration en nutriments peut aussi expliquer les différences en terme de dynamique phytoplanctonique entre 2015 et 2016. La figure 5.24 montre le rapport (N : P) dissous dans la lagune de Thau et sur l'avant-côte. Dans la lagune de Thau, ce rapport est en hausse tout au long de la simulation. A partir de novembre 2015, le rapport (N : P) est supérieur au rapport de Redfield (N_{16} : P_1) et atteint 3 à 3.5 fois ce rapport en fin d'année 2016. Ceci indique une possible limitation par le phosphate, sachant que le stock total d'azote dans la lagune de Thau a également tendance à diminuer au cours de la simulation (figure 5.24). Cette limitation peut expliquer une biomasse de micro-phytoplancton plus faible dans la lagune de Thau en 2016 qui peut intervenir en particulier au moment de l'initiation du bloom. En effet, une limitation en nutriment peut entraîner une compétition plus importante entre organismes et cela pourrait bénéficier plutôt aux plus petites espèces(Irwin et al., 2006). Sur l'avant-côte, le rapport (N : P) dissout reste assez constant au cours des deux années et est supérieur au rapport de Redfield (29.2 en moyenne sur les deux années).

D'autre part, dans l'étude approfondie sur l'initiation du bloom phytoplanctonique et de la composition de la communauté phytoplanctonique sur les deux périodes d'observation Suivi-Thau (Trombetta et al., 2019), l'impact d'une température d'eau plus importante durant

l'hiver favorise les petits phytoplanctons vis-à-vis des plus grosses espèces, telles que les diatomées par exemple. Les résultats de simulation présentés ici vont dans ce sens avec une biomasse de micro-phytoplancton bien moins importante en 2016 qu'en 2015, dans notre simulation. Le nano-phytoplancton représente alors une plus grande majorité de la biomasse phytoplanctonique durant le bloom printanier.

5.4.2 Evolution des bilans biogéochimiques sur les deux années

Les objectifs de ce travail sont d'étudier l'évolution des bilans biogéochimiques (carbone, azote, phosphore et silice) sur les deux années étudiées, ainsi que faire le lien entre ces bilans et les événements rencontrés durant la période. Ces bilans sont calculés pour une première zone correspondant à la lagune de Thau et une seconde correspondant à une zone de l'avant-côte (section 2.4). Pour la lagune les flux sont ceux apportés par les fleuves, ceux échangés avec le sédiment et ceux échangés avec l'avant-côte via les canaux, à l'est, celui de Sète et à l'ouest, celui de Marseillan. Pour la zone d'avant côte, les flux sont ceux échangés avec la lagune, le sédiment et les 3 frontières latérales ouvertes (sud, est et ouest). La variation du stock est le résultat de l'apport et de l'import de matière dans la zone considérée, mais aussi des processus biogéochimiques internes. Un élément biogéochimique peut en effet se trouver sous la forme de l'un des compartiments du modèle, nutriments, phytoplanctons, zooplanctons, détritus... on fait donc la somme pour l'ensemble de ces compartiments. Le calcul de ces bilans ainsi que la définition des deux zones d'intérêt sont expliqués en section 2.4.

Sur la figure 5.25 nous montrons la variation mensuelle du stock d'azote et des flux entrant/sortants sur les deux années 2015-2016 pour la lagune de Thau et l'avant-côte.

D'une façon générale, le stock en azote dans la lagune de Thau (figure 5.25-A) a tendance à diminuer au cours des deux années avec une variation largement négative en 2015 et des variations moins importantes en 2016. Les valeurs initiales en nutriments, ammonium et nitrate pour l'azote, sont relativement importantes en début de simulation et permettent cet important déstockage alors que dans le même temps on a de très faibles apports par les fleuves. Il faut attendre octobre 2016 et la crue de la Vène pour observer une ré-augmentation du stock d'azote. Les plus grandes variations sont observées en début d'année 2015, ce qui peut être

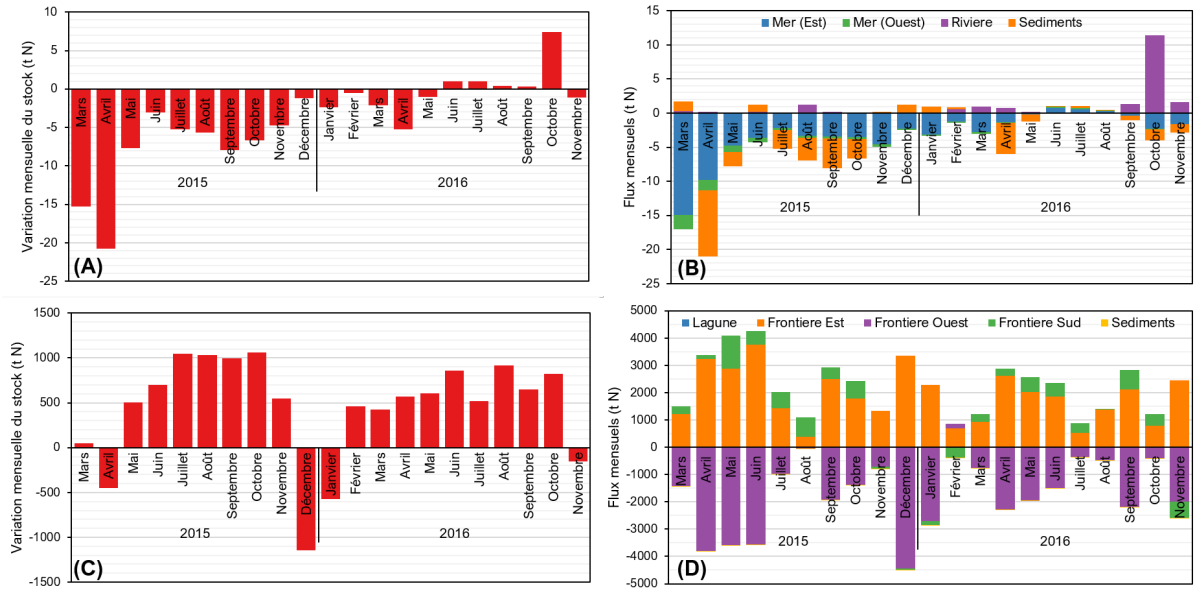


Figure 5.25 – Evolution mensuelle du stock (A et C) et des flux (B et D) d'azote pour la lagune de Thau (A et B) et pour l'avant-côte (C et D) sur la période 2015 - 2016. Les échelles verticales (exprimées en tonne d'azote, tN) sont différentes d'un graphique à l'autre.

une conséquence du bloom printanier en 2015 mais aussi une conséquence technique due à la mise en route de notre simulation. En effet, en début de simulation une période appelée spin-up, correspondant à une période d'initialisation du modèle afin que l'état de celui-ci soit bien équilibré avec les différents forçages qu'il subit, est présente. Nous estimons la durée de cette période à environ 1 mois. Les résultats durant cette période ne correspondent pas tout à fait à l'état voulu du système. Après cette période, les résultats de simulation peuvent être effectivement analysés. Cette période peut expliquer les grandes variations observées en début d'année 2015.

Pour l'avant-côte (figure 5.25-C), les variations de stock sur les deux années se ressemblent. En 2015, nous observons une augmentation du stock (c.-à-d. une variation positive) entre mai et novembre, et une diminution en décembre. En 2016, nous observons d'abord une diminution en janvier puis une augmentation du stock de février à octobre, et enfin une diminution en novembre. Nous pouvons noter aussi que les variations de stock d'azote pour l'avant-côte sont très supérieures aux variations de la lagune de Thau. Ceci est expliqué par le volume de ces deux zones, qui est d'environ 250 millions m^3 pour la lagune de Thau et environ 6 250 millions m^3 pour l'avant-côte (limitée par l'isobathe 40 m), soit presque 25 fois supérieur.

Concernant les flux sur l'année, nous pouvons observer que pour la lagune de Thau (figure 5.25-B), les échanges avec les sédiments et les échanges avec la mer ouverte via le canal de Sète (à

l'est) sont les plus importants. Nous pouvons noter un apport de 14,2 t d'azote par la crue de la Vène en octobre 2016. Concernant l'échange avec le sédiment, le dépôt semble plus important en 2015 que pendant l'année 2016. Le sédiment suit une dynamique particulière (non montré) avec un dépôt plus important que le relargage de nutriments dans la colonne d'eau durant la fin du printemps et l'été, tandis que cette tendance s'inverse en hiver. Ceci est certainement provoqué par un mélange vertical plus important au moment des événements hivernaux puisque ce relargage de nutriments depuis le compartiment sédimentaire est essentiellement forcé par la teneur en nutriments dans la masse d'eau. Si la masse d'eau est pauvre en nutriments, le relargage augmente. Les échanges avec la mer sont eux-aussi liés aux événements, mais les quantités transitant via les canaux dépendent évidemment des concentrations dans la colonne d'eau. Ainsi, nous pouvons constater que les échanges avec la mer varient finalement assez peu sur l'année, hormis pour les échanges importants retrouvés en mars et avril 2015. Tout comme la variation du stock, les échanges avec la mer sont plus faibles en 2016 que par rapport à 2015. Pour l'avant-côte (figure 5.25-D), les flux latéraux sont d'un ordre de grandeur presque 400 fois plus important que les échanges avec la lagune. Ainsi, les échanges avec la lagune sont très peu visibles sur le graphique. Sur les deux années, nous pouvons observer une corrélation négative entre les flux à travers la frontière est et les flux à travers celle à l'ouest. Les quantités mensuelles d'azote transitant par l'est sont généralement positifs, ce qui indique un import de matière vers l'avant-côte ; tandis que les quantités transitant par l'ouest sont généralement négatives, indiquant un export de matière vers l'ouest. Les quantités transitant par le sud sont assez faibles par rapport aux frontière est et ouest. On observe donc un transport majoritairement *longshore*, le long de la côte, orienté d'est vers l'ouest. Le mois de février 2016 fait exception à cette observation avec des flux latéraux est et ouest positifs et un flux latéral sud négatif. Sur cette zone, les échanges latéraux dans la colonne d'eau sont d'un ordre de grandeur bien supérieur aux échanges avec le sédiment, eux-mêmes 1.5 à 8 fois plus importants que les échanges avec le sédiment calculés pour la lagune de Thau. Cette différence entre l'avant-côte et la lagune de Thau peut être expliquée par les surfaces de ces deux zones. En effet, la surface de la lagune de Thau pour la grille de notre modèle est d'environ $65 km^2$, tandis que la surface de notre zone avant-côte est de 257 km^2 (soit environ 4 fois plus que la lagune de Thau).

Les tableaux 5.4 représentent les bilans annuels et automnaux pour la lagune de Thau. Ces bilans sont calculés en sommant les valeurs obtenues pour les bilans mensuels (voir figure 5.25).

	2015	2016
Période	Entre Mars 2015 et Dec 2015	Entre Jan 2016 et Nov 2016
Est	-52.37	-11.25
Ouest	-6.82	-0.40
Fleuve	2.20	16.77
Sédiments	-21.13	-7.40
Dstock (tN)	**-78.12**	**-2.28**

	Automne 2015	
	Période Sept - Dec 2015	% sur l'année
Est	-13.83	26%
Ouest	-1.06	15%
Fleuve	0.19	9%
Sédiments	-5.79	27%
Dstock (tN)	**-20.49**	**26%**

	Automne 2016	
	Période Sept - Nov 2016	% sur l'année
Est	-4.27	38%
Ouest	-0.03	7%
Fleuve	14.30	85%
Sédiments	-3.41	46%
Dstock (tN)	**6.61**	**-290%**

Table 5.4 – Bilans biogéochimiques (exprimés en tonnes d'azote tN) pour la lagune de Thau, calculés pour les années 2015 et 2016, ainsi que pour les périodes automnales. Le tableau représente la somme de tous les flux (est, ouest, fleuve et sédiments), ainsi que le bilan pour le stock présent dans la masse d'eau de la lagune de Thau. Pour les périodes automnales, les flux et stocks sont aussi exprimées en pourcentages sur l'année concernée afin de représenter la part de ces périodes automnales dans le bilan annuel.

Afin de représenter l'importance des périodes automnales dans le bilan annuel, le rapport entre le total obtenu pour la période et le bilan annuel de l'année considérée est calculé. Néanmoins, pour les flux qui peuvent être positifs et négatifs, le pourcentage calculé est difficile à interpréter. En l'occurrence, pour les échanges avec la mer par exemple, durant certains événements nous pouvons avoir des flux très importants orientés vers la lagune de Thau avant l'événement (donc positif pour la lagune) puis des flux équivalents orientés vers l'avant-côte (donc négatifs pour la lagune de Thau). Ainsi, le bilan pour ce flux sur une période de temps plus longue et englobant l'événement ne serait pas représentatif de l'importance des échanges causés par l'événement. Dans ce cas, la part calculée serait minime, bien que l'événement soit d'une intensité importante.

Sur l'année 2015, on constate une perte de 78 tN dans la masse d'eau de la lagune de Thau. 21 tN ont été stocké dans le compartiment sédimentaire, tandis que les échanges avec la mer

représentent un export net d'azote vers l'avant-côte de presque 59 tN. Les apports fluviaux sont assez faibles avec 2 tN sur l'année environ. L'année 2015 est une année particulièrement sèche, comme cela a été évoqué précédemment.

Sur l'année 2016, la perte est très faible en comparaison avec seulement 2 tN de moins dans la masse d'eau de la lagune. Ceci est en partie expliqué par un apport très important de matière par la rivière d'environ 17 tN sur l'année. Ces apports sont essentiellement dus aux événements ponctuels survenus en automne. La saison représente 85% des apports fluviaux sur l'année 2016. Enfin, 7 tN est stocké dans les sédiments en 2015 et 11 tN est exporté vers l'avant-côte. Une différence notable entre les deux saisons automnales 2015 et 2016 est en effet les apports fluviaux bien plus importants en 2016, ce qui se traduit par un bilan positif sur la saison 2016 avec 7 tN supplémentaire dans la masse d'eau de la lagune, tandis que le bilan était de -20 tN pour la saison 2015.

5.4.3 Contribution des événements intenses aux bilans biogéochimiques

Nous pouvons regarder de plus près le lien entre les événements qui ont lieu ponctuellement et ces bilans. Pour cela, nous avons calculés les flux entrants/sortants et les variations de stock dans la colonne d'eau et dans le sédiment, pour les deux zones, autour des événements intenses. Ces périodes ont été définies en repérant d'abord l'apex de la tempête rencontrée. Ensuite, nous avons défini les périodes de pré-tempête, tempête, et post-tempête, tel que cela avait été effectué pour l'épisode cévenol de novembre 2008 (voir chapitre 4).

Les figures 5.26 et 5.27 montrent la variation du stock et des flux pour la lagune de Thau durant les événements de novembre 2015 et d'octobre 2016, respectivement.

Sur la figure 5.26, nous nous intéressons à l'impact d'une tempête sèche, ayant eu lieu en octobre - novembre 2015, et qui présente la particularité d'avoir deux événements intenses successifs avec des vents provenant du sud-est au moment des maxima locaux (voir fig. 5.3). La variation du stock durant cette période est largement dépendante des échanges avec la mer via les canaux de Sète (à l'est). L'apport fluvial est nul durant cette période car il n'y a pas de crue de la Vène. L'échange avec le sédiment varie durant la période. Avant le 21 octobre, nous pouvons observer que l'échange est orienté vers un export important depuis la colonne d'eau

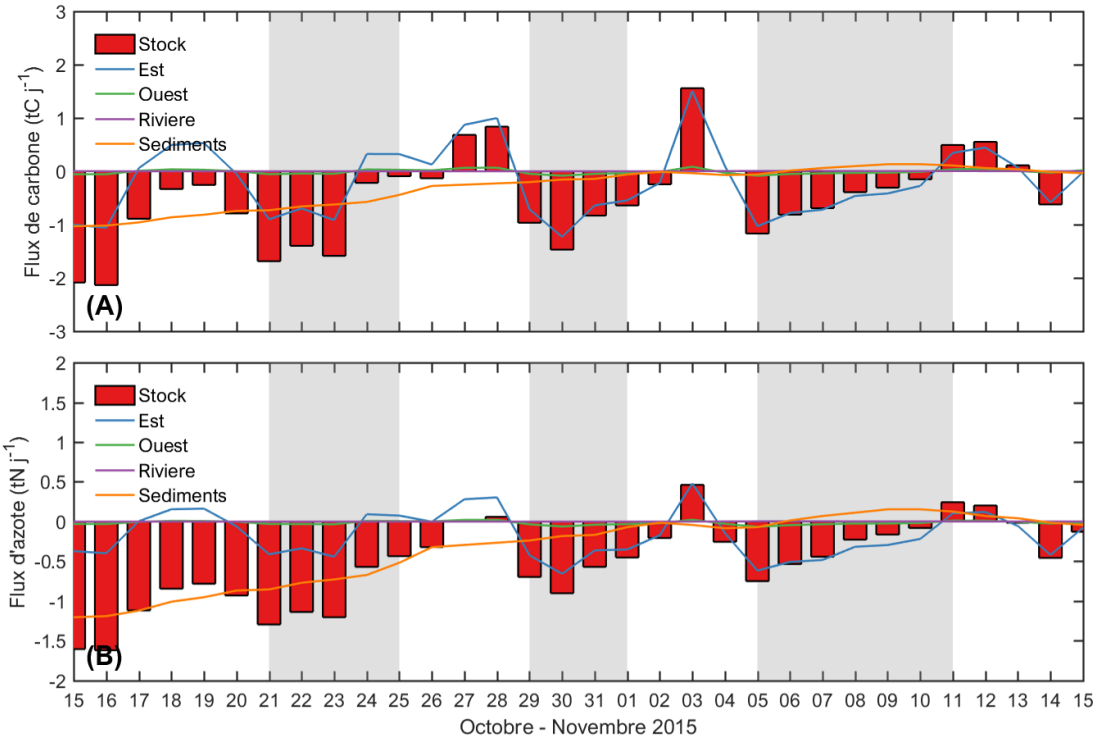


Figure 5.26 – Evolution journalière du stock (barres) et des flux (lignes) de carbone (A) et d'azote (B) pour la lagune de Thau lors de l'événement d'octobre - novembre 2015. Les bandes grises et blanches découpent les deux tempêtes sèches successives en plusieurs périodes : pré-évenement, événement 1, inter-événement, événement 2 et post-événement.

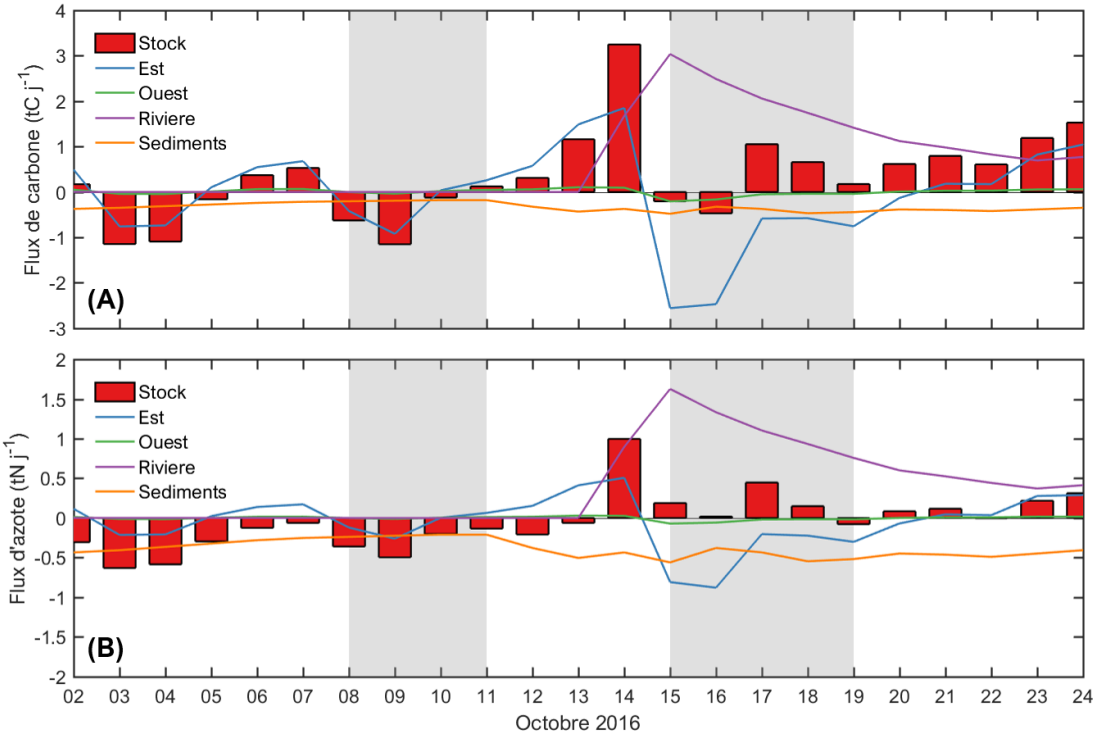


Figure 5.27 – Evolution journalière du stock (barres) et des flux (lignes) de carbone (A) et d'azote (B) pour la lagune de Thau lors de l'événement d'octobre 2016. Les bandes grises et blanches découpent l'épisode cévenol en plusieurs périodes : pré-évenement, événement et post-événement.

vers le compartiment sédimentaire, de l'ordre de 1 tonne par jour. Par la suite, cet échange diminue pour être presque nul le 1er novembre 2015. A partir du 5, cet échange devient positif ce qui indique que la reminéralisation, c'est-à-dire l'apport de matière dissoute depuis le sédiment, est plus important que le dépôt. Dépôt et reminéralisation sont deux processus opposés qui ont lieu tout au long de l'année. En revanche, à la vue des résultats présentés, nous pouvons extraire que les événements de tempête stimulent la reminéralisation, qui compense et dépasse la quantité de matière déposée chaque jour. Ceci résulte en un flux positif dirigé vers la colonne d'eau à partir du 6 novembre. Ceci peut être expliqué par les conditions hydrodynamiques de la colonne d'eau, sujet qui est discuté de façon plus approfondie plus tard dans ce manuscrit. Les vents de sud provoquent des échanges avec la mer orientés dans le sens d'un import de matière vers la lagune durant les périodes d'événements (du 25 au 29 octobre et du 1 au 5 novembre). En revanche, en dehors de ces périodes, ces échanges résultent en un export de matière depuis la lagune vers l'avant-côte. Sur la période de l'événement, du 21 octobre au 11 novembre, nous avons une diminution du stock dans la lagune de -9.2 tC et de -9.5 tN.

Sur la figure 5.27, nous pouvons constater l'impact différencié de la tempête et de la crue. La crue de la Vène durant cet événement a lieu à partir du 13 octobre 2016 et atteint un maximum d'apport en matière le 15 octobre, avec +3.0 tC et +1.6 tN, à la fin de la période de tempête. Cet apport fluvial a un impact direct sur le bilan de matière durant l'événement avec une hausse importante du stock de carbone et d'azote durant la journée du 14 octobre. La tempête de sud sud-est, quant à elle, force de nouveau une alternance dans les échanges entre la lagune et la mer. Une augmentation de l'import depuis la mer commence en période de pré-tempête, à partir du 10 octobre, puis continue pendant la tempête jusqu'à un maximum le 14 octobre, avec +1.9 tC et +0.5 tN. En période de post-tempête, nous pouvons constater un export de matière due à la vidange de la lagune après la tempête. Sur l'événement, du 8 au 19 octobre 2016, nous obtenons donc une augmentation du stock de carbone de +4.2 tC et du stock d'azote de +0.3 tN.

Ces calculs de bilans pour la lagune de Thau à l'échelle d'un événement intense ponctuel nous ont permis de caractériser les cinq événements intenses déterminés dans le tableau 5.1. Les différents blocs-diagrammes suivants (figure 5.28) représentent ce bilan pour chaque événement intense. Nous affichons les variations de stocks dans la masse d'eau de la lagune et pour le

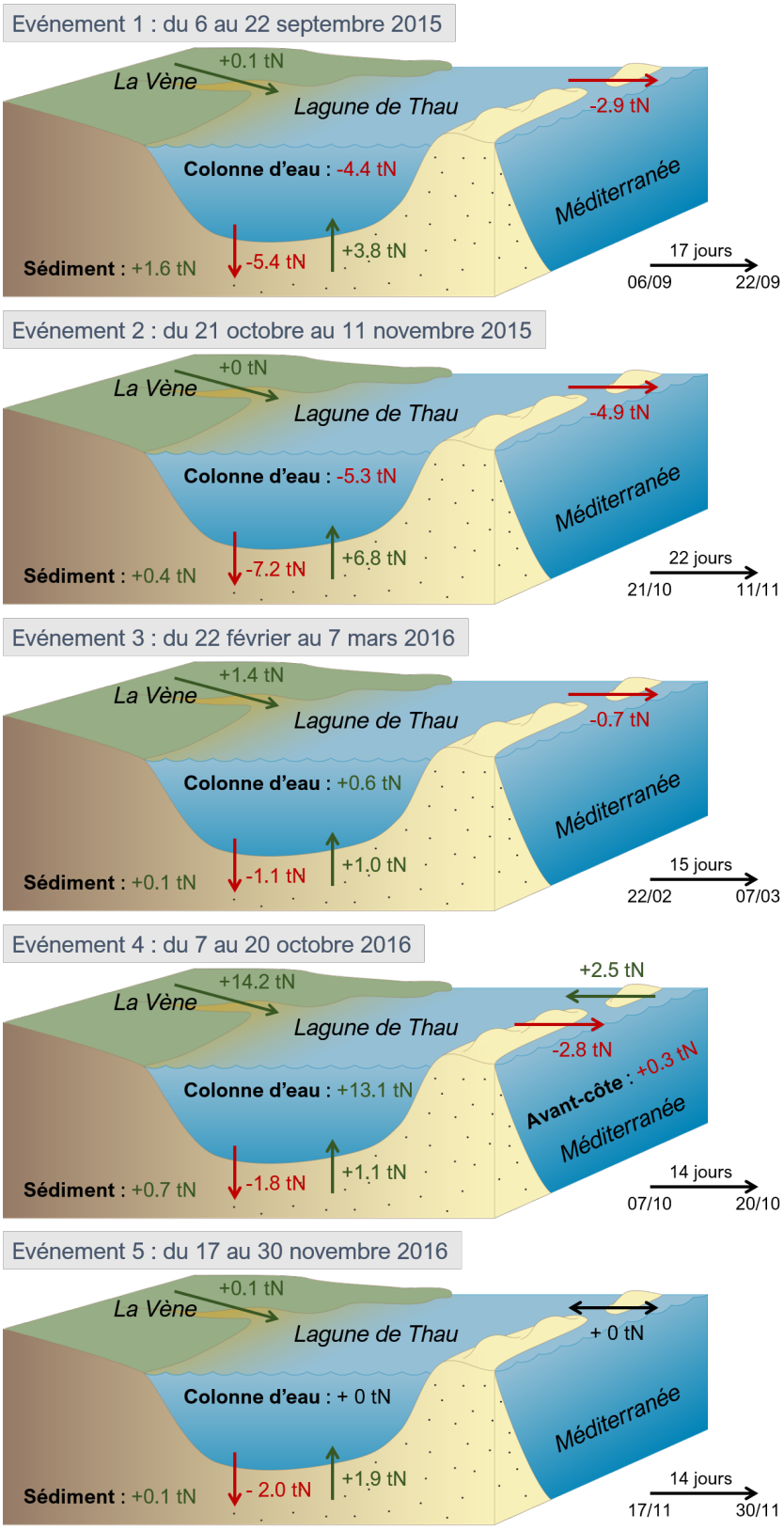


Figure 5.28 – Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau pour les cinq événements intenses choisis sur la période 2015-2016 : septembre et novembre 2015 ; février, octobre et novembre 2016

compartiment sédimentaire, ainsi que les flux en terme de dépôt/reminéralisation de sédiment, apports fluviaux, et échanges avec la mer.

Pour le premier événement, du 6 au 22 septembre 2015, on constate une perte d'environ 4.4 tN dans la masse d'eau de la lagune de Thau. Une partie de l'azote est exporté vers la mer avec 2.9 tN, et une autre est stockée dans le sédiment. Les échanges avec le sédiment sont importants avec 5.4 tN déposé et 3.8 tN reminéralisé vers la masse d'eau. Cet événement a lieu dans une période de fin d'été. Les quantités de nitrate sont très faibles (figure 5.16). Les concentrations en biomasse phytoplanctonique sont non négligeables et en décroissance (figure 5.22). La production biologique primaire est en réalité soutenue principalement par la production régénérée supportée par l'ammonium. L'événement a été caractérisé comme une tempête sèche avec des vents intenses provenant du SSE (voir tableau 5.1). D'après les différentes observations disponibles et les bilans effectués dans cette partie, on montre que l'azote exporté vers l'avant-côte est essentiellement organique. La mortalité importante pendant cette période explique les exports d'azote sous forme particulaire vers le compartiment sédimentaire, via le dépôt d'organismes morts sur le fond. Tandis que le flux provenant du sédiment vers la masse d'eau peut être expliqué par une concentration faible de nutriments azotés dans la masse d'eau, élément catalyseur pour notre modèle de compartiment sédimentaire (expliqué en partie 2.2).

Pour le second événement, du 21 octobre au 11 novembre 2015, on constate aussi une perte de 5.3 tN dans la lagune de Thau. L'export vers la mer de 4.9 tN est plus important que l'événement précédent mais la durée de l'événement est aussi plus longue avec 22 jours, contre 17 jours pour le premier événement. De plus, l'événement est une tempête sèche avec des vents plus intenses que l'événement 1. De même, les échanges avec le compartiment sédimentaire sont très importants avec 7.2 tN déposé et 6.8 tN rendus à la masse d'eau. Néanmoins le compartiment sédimentaire est presque à l'équilibre. Cet événement intervient dans une période très similaire à l'événement précédent mais se différencie par une quantité de nutriments encore plus faible que précédemment et une mortalité de phytoplancton et de zooplancton (figures 5.22 et 5.23) plus importante. Ceci vient expliquer les échanges importants avec le compartiment sédimentaire.

Pour le troisième événement, du 22 février au 7 mars 2016, les flux et variations de stocks calculés sont beaucoup plus faibles que pour les deux événements précédents. Les échanges avec le compartiment sédimentaire sont équilibrés et d'environ 1 tN. On constate un export de

0.7 tN vers la mer. Cet événement fait intervenir une faible crue de la rivière Vène. Ainsi on observe un apport de 1.4 tN par la rivière. Ceci a pour conséquence un bilan positif pour la lagune de Thau avec +0.6 tN durant la période de l'événement. Cet événement a lieu à la fin de l'hiver, dans une période pré-bloom. La production biologique est faible et principalement limitée par la température et la lumière. Les nutriments azotés sont présents en quantité dans la lagune (fig 5.16). L'azote exporté vers l'avant-côte provient en grande partie des nutriments, nitrate et ammonium, présents dans la lagune.

Pour le quatrième événement, du 7 au 20 octobre 2016, nous sommes en présence d'un événement typique cévenol particulièrement intense, avec un période de retour estimée à 10 ans. La crue est particulièrement intense et apporte environ 14.2 tN. Cette quantité est répandue dans la lagune et, durant l'événement, seulement de faibles quantités sont échangés avec la mer (0.3 tN exporté) et avec le sédiment (0.7 tN stocké). Les échanges avec la mer sont tout de même intenses et orientés dans les deux sens. Ainsi, c'est bien l'apport fluvial important qui compense ces échanges. Le bilan est positif pour la lagune avec 13.1 tN supplémentaire dans la masse d'eau. Cet événement peut être comparé avec l'événement modélisé en octobre-novembre 2008 (voir chapitre 4). Les caractéristiques météorologiques de cet événement sont néanmoins différentes avec des intensités de vents plus faibles et une crue plus intense. Cette dernière permet en effet au bilan en azote d'être positif alors que le bilan pour l'événement d'octobre 2008 était négatif pour la lagune de Thau. Un tel événement singulier représente 85% des apports fluviaux sur l'année 2016 (tableau 5.4).

Pour le dernier événement, du 17 au 30 novembre 2016, le bilan est très équilibré. Le bilan est nulle pour la lagune avec un échange finalement nul avec l'avant-côte. Le compartiment sédimentaire stocke environ 0.1 tN supplémentaire et la rivière Vène apporte environ 0.1 tN supplémentaire. Cet événement a lieu après les apports importants de matières fluviales de l'épisode précédent. La production biologique est légèrement active, malgré la saison grâce à ces apports. Cet événement pourrait être apparenté aux événements de l'automne 2015. Néanmoins, les conditions en termes de nutriments par exemple sont assez différentes. La lagune est plus riche en nutriments et en matière organique. La mortalité du phytoplancton et du zooplancton sont différentes, ce qui explique les différences dans les échanges avec le compartiment sédimentaire. La présence de l'événement d'octobre 2016 a donc un impact non négligeable sur la fin de l'année 2016 et potentiellement sur l'année 2017 (non modélisée). Dans

le chapitre suivant, cet événement servira de base pour établir des scénarios de changement des événements intenses sur la zone.

5.5 Conclusion

La validation qualitative et quantitative du modèle couplé nous permettent de conclure que le modèle hydrodynamique fonctionne bien sur les 2 années modélisées et représente à la fois les variations annuelles, les variations saisonnières et les variations à l'échelle d'un événement intense. C'est le cas par exemple de la dessalure observée à l'embouchure de la rivière Vène pendant une crue. Certains écarts vis-à-vis des observations ont pu être identifiés et expliqués par des processus non modélisés par exemple. Le modèle biogéochimique est à ce jour non complètement satisfaisant, en comparaison aux observations disponibles sur la zone d'étude. Il représente les variations saisonnières récurrentes telles que le bloom printanier mais n'appréhende pas le bloom précoce observé en hiver. L'hiver 2015-2016 est un hiver particulièrement chaud et ceci a pu affecter le comportement de l'écosystème réel, en dehors du cadre du présent modèle couplé. Des pistes d'amélioration du modèle doivent être considérées et sont abordées dans le chapitre 7.

Le modèle couplé nous a permis d'étudier l'évolution des producteurs primaires sur 2 années. La communauté phytoplanctonique obtenue au printemps 2016 est différente du printemps 2015 principalement en raison d'une biomasse très faible de micro-phytoplancton (composé essentiellement des diatomées). Les températures chaudes de l'hiver 2015-2016 ont pu favoriser les plus petites classes de taille du phytoplancton. Cependant, d'autres pistes telles que la disponibilité en nutriments, surtout en phosphate, et la pression de prédation importante exercée par le micro-zooplancton durant l'année 2015 peuvent aussi expliquer ce phénomène. D'autant plus que sur l'avant-côte en 2016, pour des conditions de prédation et de disponibilité en nutriment équivalentes à 2015, nous observons bien un bloom de micro-phytoplancton. Enfin, la différence entre les résultats de la simulation et les mesures haute-fréquence de fluorescence effectuées à la station Suivi-Thau concernant la présence du bloom hivernal pourrait être expliquée par une prédation simulée trop importante sur le phytoplancton dans le modèle au moment de son initiation. Celle-ci n'étant possible que si certaines conditions sont réunies.

De plus, le calcul de bilan biogéochimique à l'échelle de la lagune de Thau et de son avant-côte montre une diminution du stock d'azote dans la lagune de Thau sur les deux années modélisées. Les flux les plus importants dans ce bilan sont les échanges avec la mer. Les apports fluviaux restent ponctuels et sont généralement liés à des précipitations et crues de fleuves côtiers. Nous avons pu étudier différentes échelles temporelles qui vont de l'échelle annuelle, à l'échelle d'un événement intense en passant par des évolutions saisonnières. On constate de nombreuses différences entre ces bilans mais ceux-ci sont généralement liés à la présence d'événements intenses sur la période. En outre, la comparaison des bilans pour les événements intenses les plus marquants de cette période d'étude montre aussi une grande disparité. Cette dernière est principalement causée par la nature des événements, mais aussi par la situation environnementale du milieu lorsque l'événement intervient. Dans notre étude, on a pu constater que la masse d'eau de la lagune de Thau s'est appauvrie en azote durant l'année, y compris en nutriments essentiels pour la croissance des producteurs primaires, et que les événements automnaux très secs n'ont pas fournis d'apports de matière supplémentaires, perturbant le fonctionnement biologique de l'année suivante.

Enfin, les résultats de modélisation montrent un impact non négligeable à court terme de l'événement d'octobre 2016 sur les bilans au sein de la lagune de Thau. Ce phénomène ouvre certains questionnements sur l'impact d'un tel événement à plus long terme, sur l'année suivante par exemple. De plus, en lien avec les possibles évolutions de l'intensité et de la récurrence de tels événements sur la zone du golfe du Lion, il sera intéressant d'étudier l'impact de scénarios de changements des événements intenses en utilisant cet événement particulier comme base. L'objet du chapitre suivant sera d'étudier l'impact de la modification de la période automnale de la première année modélisée sur l'année suivante, en ce qui concerne l'évolution des producteurs primaires et des bilans biogéochimiques pour la lagune de Thau.

Chapitre 6

Modulation des événements extrêmes

6.1 Contexte de l'étude

6.1.1 Contexte

Les deux parties précédentes ont montré que le modèle couplé représentait de manière relativement réaliste l'environnement côtier et son évolution de l'échelle annuelle à l'échelle événementielle. La seconde partie a mis en place une modélisation sur une période de deux années consécutives (2015 et 2016) contenant plusieurs événements intenses qui ont un impact important sur les résultats du modèle sur l'ensemble des deux années de simulation et sur la suite. La validation de ce modèle vis-à-vis des observations disponibles sur la zone a mis en évidence que les résultats hydrodynamiques étaient très robustes, vis-à-vis des observations in situ à disposition. De plus, les résultats biogéochimiques ont montré des dynamiques proches des observations mais avec néanmoins des écarts notables concernant la dynamique du phytoplancton dans la lagune de Thau, notamment en hiver. Ces écarts peuvent être expliqués entre autres par une prédation par le zooplancton trop importante en 2015 et un manque de phosphate dans la lagune de Thau. Enfin, en terme de bilans biogéochimiques à l'échelle de la lagune de Thau ou de son avant-côte, il est possible de relier des modifications importantes de ces bilans aux événements intenses qui ont lieu sur ces zones.

Dans un contexte de changements globaux, il est possible que les événements intenses touchant le littoral du Golfe du Lion soient modifiés de façon importante. Certaines études vont dans

le sens d'une intensification des apports fluviaux ponctuels (crues) bien que le climat moyen devienne plus sec, ainsi que d'une augmentation de la fréquence des événements extrêmes de crue. Au niveau des tempêtes, il n'y a pas de consensus réel sur leur évolution future mais il n'est pas exclu une modification en fréquence et en intensité.

La modélisation pluriannuelle mise en place sur notre zone d'étude a été utilisée afin de tester plusieurs scénarii de changement des événements intenses sur la zone de la lagune de Thau et de son avant-côte. Ces scénarii ont été conçus à partir de l'épisode cévenol d'octobre 2016 en particulier, pendant lequel une tempête et une crue sont survenues en même temps, caractéristiques de ces événements. Les scénarii visent à évaluer l'impact d'une modification spécifique des événements intenses sur les bilans biogéochimiques et sur l'évolution des producteurs primaires. Ce travail n'a pas pour ambition une prévision absolue de l'évolution de l'écosystème côtier étudié. Il se place en amont d'un consensus concret d'évolution des extrêmes dans la zone et anticipe ce que pourrait être son évolution dans ce cas.

6.1.2 Objectifs

L'objectif de cette partie, et finalement l'objectif principal de cette thèse, est d'étudier l'impact d'une modification des événements extrêmes sur l'évolution des bilans biogéochimiques de la lagune de Thau et de son avant-côte, ainsi que sur la dynamique des producteurs primaires. Le terme de modification désigne à la fois un travail sur la récurrence et sur l'intensité des événements sur la zone. Dans ce but, plusieurs scénarii ont été envisagés alliant des événements plus intenses et des événements plus fréquents. L'objectif est donc de relier les modifications des forçages environnementaux à une potentielle modification des bilans biogéochimiques et de l'évolution des producteurs primaires. Il est important de regarder les modifications induites juste après le ou les événement(s) mais aussi sur les mois voire les années qui suivent.

6.2 Modulation des événements

Pour répondre à l'objectif de cette partie, nous avons modifié les forçages atmosphériques (issus du modèle ECMWF), océaniques (issus du modèle NEMO grande échelle sur la méditerranée) et fluviaux (débits des fleuves côtiers) sur certaines périodes de l'année dans le but d'ajouter des événements de tempêtes ou de crues plus ou moins intenses. Dans la suite, nous désignerons par

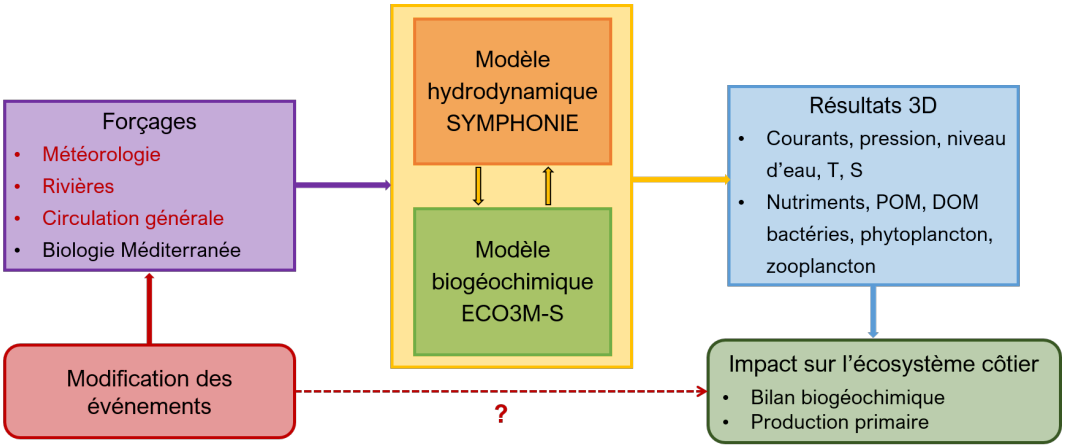


Figure 6.1 – Approche méthodologique suivie dans ce chapitre permettant de répondre à l'objectif principal de cette thèse concernant la réponse de l'écosystème considéré à une modification des événements hydrométéorologiques intenses sur la zone d'étude, en terme de bilans biogéochimiques et d'évolution des producteurs primaires.

le terme de simulation modifiée, une simulation correspondant à l'un des scénarii spécifiques envisagés. Ces simulations sont donc différentes de notre simulation initiale, correspondant à la simulation de la période 2015-2016 présentée dans le chapitre 5.

6.2.1 Composantes modifiées

Les sorties du modèle ECMWF fournissent les forçages atmosphériques en terme de lumière disponible, pression au niveau de la mer, intensité et direction du vent, pluviométrie, température de l'air, flux de chaleur. Le modèle NEMO fournit les forçages hydrodynamiques au niveau des frontières latérales de la grille de calcul en terme de hauteur d'eau, courantologie, pression, température et salinité. Enfin les débits des fleuves ont pu aussi être modifiés afin d'intensifier une crue ou d'en ajouter une. La figure 6.1 représente la démarche générale suivie pour répondre à la problématique de cette troisième partie.

Ces différentes composantes ont été modifiées par rapport à notre modélisation initiale. Pour ce faire, nous avons utilisé les forçages correspondant à l'épisode cévenol d'octobre 2016, ayant des caractéristiques typiques de la région mais ayant une intensité tout à fait remarquable (période de retour estimé à environ 10 ans). Ces forçages ont été copiés sur une ou plusieurs périodes (selon le scénario) en automne de la première année simulée (correspondant à 2015 pour la simulation initiale) dans le but de quantifier l'impact de l'événement sur les résultats de modélisation.

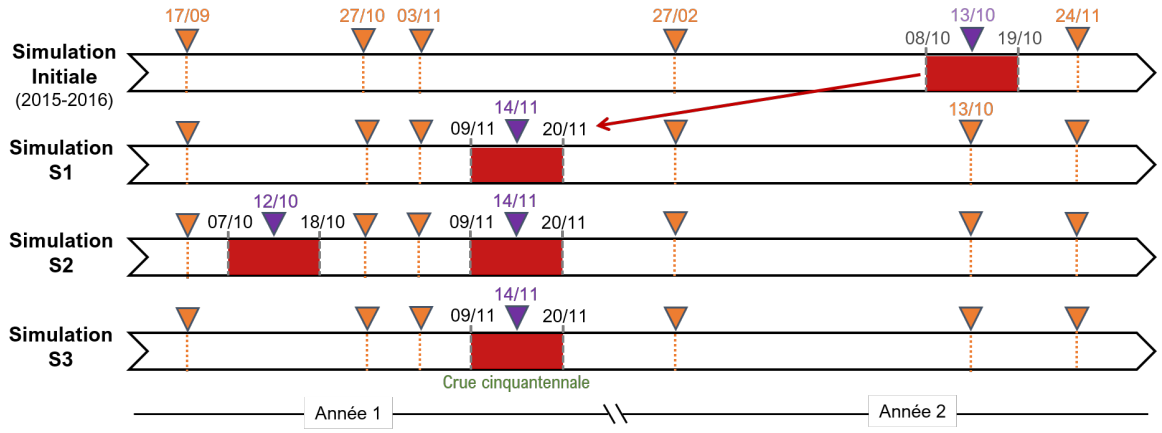


Figure 6.2 – Frise chronologique représentant la période d'octobre 2016 (rouge) qui a été dupliquée en octobre (S2) ou en novembre (S1, S2 et S3) de l'année 1 selon le scénario. Les triangles représentent les apex de tempêtes présents dans toutes les simulations (oranges) ou seulement dans les scénarii (violets).

Trois scénarios ont été envisagés pour travailler à la fois sur la récurrence et l'intensité des événements.

- Le scénario 1 (S1) comprenant un événement décennal de crue et de tempête (épisode cévenol) ajouté en automne de la première année.
- Le scénario 2 (S2) comprenant deux événements décennaux identiques et successifs durant le même automne.
- Le scénario 3 (S3) comprenant un seul événement, comme le scénario S1, mais avec une crue cinquantennale de la rivière La Vène (se jetant dans la lagune de Thau).

6.2.2 Scénario S1

Dans un premier temps, nous avons choisi d'effectuer une simulation modifiée s'intéressant à la récurrence des événements intenses. Pour cela, l'événement d'octobre 2016 a été dupliqué pour modifier la période automnale de la première année de simulation. La frise chronologique (fig. 6.2) représente la période d'octobre à décembre de l'année 1, mettant en avant la période modifiée dans cette nouvelle simulation S1. Afin d'effectuer cette modification, les forçages atmosphériques (météo), la circulation océanique et les apports fluviaux ont été modifiés en automne de la première année afin de correspondre aux états atteints lors de l'épisode cévenol d'octobre 2016.

Dans la nouvelle simulation S1, la période automnale de l'année 1 est donc fortement impactée par des tempêtes. Sur la période d'octobre à décembre, on distingue donc trois événements : un

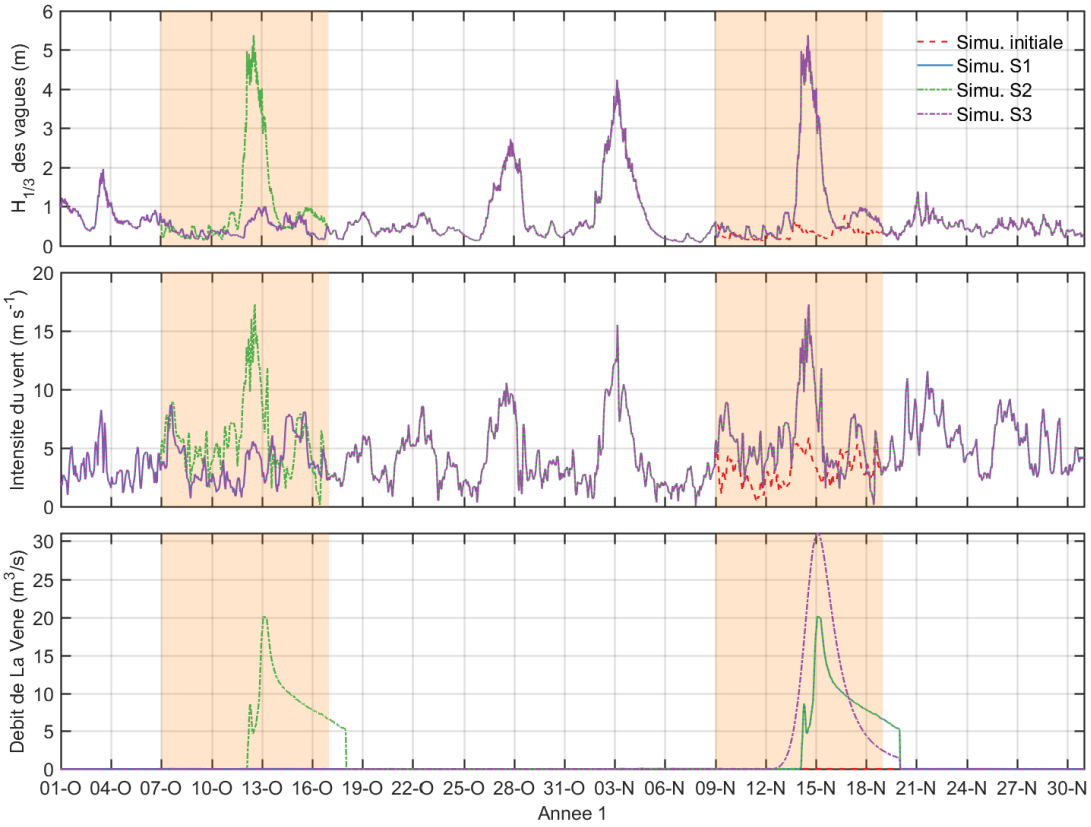


Figure 6.3 – Comparaison des conditions environnementales entre la simulation initiale et les différentes simulation S1, S2 et S3 : hauteur significative (A, données CANDHIS), intensité du vent (B, modèle ECMWF de Météo-France), débit de La Vène (C, observations BV-Thau, OSU OREME).

premier événement sec de faible ampleur ayant lieu autour du 27 octobre (fig. 6.3), un deuxième événement sec assez intense autour du 3 novembre, puis l'événement dupliqué couplant une tempête et une crue de La Vène autour du 14 novembre. Ces trois événements mettent en œuvre des vents provenant de sud à sud-est au moment de l'apex.

La période modifiée devait répondre à deux conditions. D'une part, l'évolution des variables biogéochimiques devait être stable, en particulier la biomasse des trois groupes de phytoplancton dans la lagune de Thau. D'autre part, d'un point de vue technique concernant la modélisation, il est nécessaire d'éviter les sauts trop importants dans les forçages environnementaux appliqués au modèle. Pour ces deux raisons, la période du 9 au 20 novembre a été choisie. Nous nous attendons donc à pouvoir visualiser un impact sur les micro-organismes et les bilans biogéochimiques.

La figure suivante (fig. 6.3) représente une vue partielle des différents forçages modifiés sur la période du 25 octobre au 1 décembre de l'année 1. L'ajout de cette événement en fin d'automne amène un apport fluvial par La Vène qui n'était pas présent dans la simulation initiale.

6.2.3 Scénario S2

Le deuxième scénario s'inscrit dans la continuité du scénario S1 avec la présence de deux événements décennaux supplémentaires durant l'automne de la première année (fig. 6.2). En effet, dans le cas où la récurrence des événements très intenses augmente, il se pourrait que plusieurs événements importants surviennent la même année. La figure 6.3 représente les conditions environnementales découlant de cette modification, comparées à la simulation initiale.

Pour le scénario S2, le premier événement supplémentaire, correspondant toujours à l'événement d'octobre 2016, est placé du 7 au 17 octobre de la première année. Le second est placé sur la même période que pour le scénario S1, du 9 au 19 novembre. Nous obtenons alors une période automnale extrêmement agitée avec de nombreux événements non négligeables. Ce scénario permet aussi d'évaluer l'impact d'une succession d'événement considérés comme extrêmes à l'heure actuelle, vis-à-vis de l'impact d'un seul événement (scénario S1).

6.2.4 Scénario S3

Les études concernant une possible évolution des extrêmes dans la région nord-ouest méditerranéenne ne s'accordent pas sur une intensification des tempêtes mais prévoient néanmoins une possible intensification des crues. Le troisième scénario s'intéresse donc à cette problématique avec la présence d'une crue cinquantennale de La Vène, dont l'embouchure est située dans la lagune de Thau, durant un épisode cévenol typique (fig. 6.2). Ainsi, le scénario S3 reprend le scénario S1 avec une crue d'une intensité supérieure (fig. 6.3). Ce nouveau profil de crue de La Vène a été établi grâce à la formule proposée par l'IRSTEA de Lyon (anciennement CEMAGREF, 1991 ; voir introduction) calculant la forme de l'hydrogramme unitaire :

$$Q(t) = 2Q_d \left(\frac{\left(\frac{0.67t}{t_p}\right)^4}{1 + \left(\frac{0.67t}{t_p}\right)^8} \right) \tag{6.1}$$

$Q(t)$ représente le débit à la sortie de la rivière La Vène. Cette formule dépend du débit de pointe Q_d et du temps de montée (ou concentration) t_p. Le débit de pointe pour une crue cinquantennale de La Vène a été estimé à 31 m^3 s^{-1} (Pirolley, 2016 ; *communication personnelle C. Salles*, 2020). Le temps de montée a été calibré à 50 h, à l'aide des observations de débits pour la crue d'octobre 2016.

6.3 Résultats

Dans un premier temps, les résultats concernant spécifiquement le scénario S1 seront présentés afin de mettre en exergue l'impact à court terme d'un événement extrême sur les bilans biogéochimiques et les différentes variables biogéochimiques, aussi bien pour la lagune de Thau que pour la zone avant-côte. Dans un second temps, une comparaison des résultats obtenus pour les différents scénarii visera à évaluer l'impact plus long terme d'une modification des événements automnaux sur l'écosystème côtier étudié.

6.3.1 Résultats pour le scénario S1

Evolution des producteurs primaires

La figure 6.4 compare la variation du stock de biomasse des producteurs primaires, exprimée en tonnes par jour, liée uniquement aux processus biogéochimiques dans la lagune de Thau sur la période automnale de l'année 2015 pour les simulations initiale et modifiée (S1). Cette quantité, que nous nommerons variation nette de biomasse phytoplanctonique, correspond à la variation de biomasse des producteurs primaires dans la lagune à laquelle on soustrait les flux de carbone entrants et sortants correspondant aux producteurs primaires (résultat du transport hydrodynamique). Les barres représentent la moyenne de cette quantité sur les différentes périodes délimitées par les cadres grisés.

L'addition de ce nouvel événement provoque des changements au niveau de la variation nette de biomasse phytoplanctonique. Durant la période de pré-tempête, du 8 au 12 novembre, la variation nette de biomasse est plus importante dans la simulation S1 que dans la simulation initiale. Ceci peut être expliqué par l'apport de nutriments provenant de l'avant-côte (voir

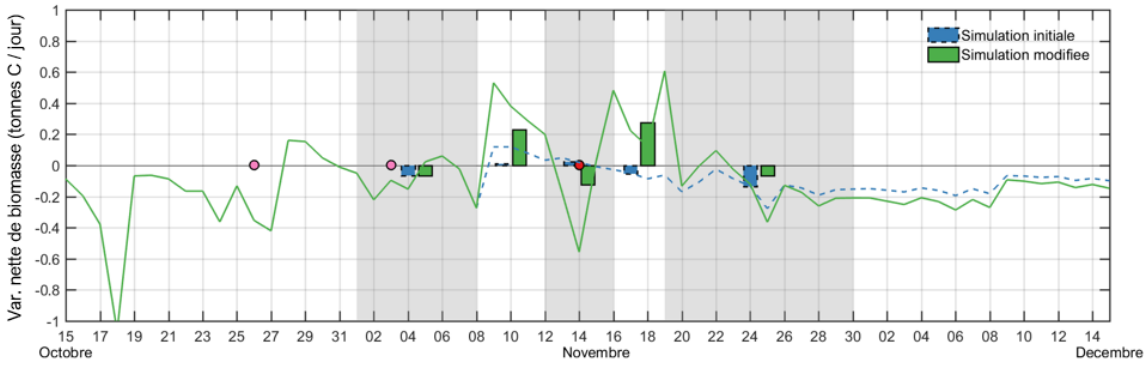


Figure 6.4 – Comparaison entre la simulation initiale (pointillés, bleu) et la simulation S1 (continu, vert) de la variation nette de biomasse phytoplanctonique dans la lagune de Thau. Les courbes représentent l'évolution en tonnes par jour. Les barres représentent la moyenne effectuée sur les différentes périodes grisées.

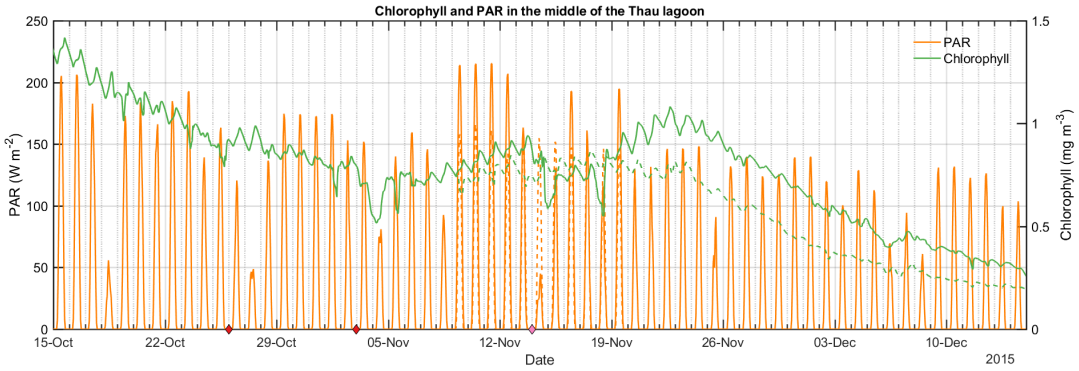


Figure 6.5 – Evolution du PAR (Photosynthetically active radiation, orange) et de la concentration en chlorophylle *a* (vert) pour la simulation initiale (pointillés) et S1 (continu) prises en un point au milieu de la lagune de Thau.

figure 6.7) stimulant la production, mais aussi par une plus grande disponibilité de la lumière sur cette période (voir figure 6.5).

En revanche, on observe que pendant la tempête, du 12 au 16 novembre, la biomasse de producteur primaire dans la simulation S1 diminue, la variation nette est négative, contrairement à la simulation initiale. Ceci peut être expliqué par l'effet limitant de la lumière car, durant cette période, le PAR de la simulation S1 est inférieur à celui de la simulation initiale (fig. 6.5), bien que le stock en nutriment soit plus important dans la simulation S1 que dans la simulation initiale en raison de la crue.

Enfin, après la tempête, du 16 au 18 novembre, la variation nette de biomasse phytoplanctonique de la simulation S1 est nettement supérieure à la simulation initiale. Ceci peut être expliqué par

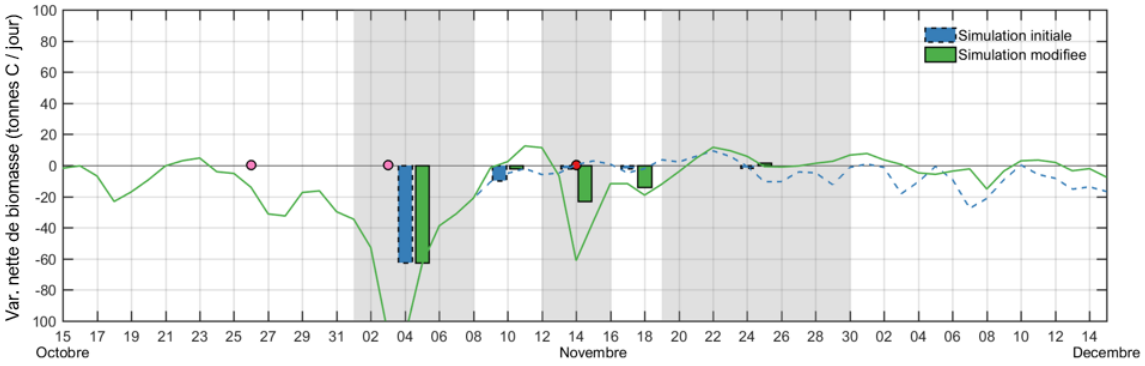


Figure 6.6 – Comparaison entre la simulation initiale (pointillés, bleu) et la simulation S1 (continu, vert) de la variation nette de biomasse phytoplanctonique sur l'avant-côte. Les courbes représentent l'évolution en tonnes par jour. Les barres représentent la moyenne effectuée sur les différentes périodes grisées.

l'apport de matière provenant de la crue de la Vène mais aussi au fait que la lumière disponible pour la croissance des producteurs primaires n'est plus limitante.

En conclusion, les effets de la lumière et de l'apport en nutriment sur la zone peuvent être stimulant ou limitant à des moments différents. Dans le cas où ces deux effets sont stimulants (limitants), la production primaire est stimulée (limitée). Dans le cas où les deux effets agissent de façon contradictoire, l'effet sur le phytoplancton dépend essentiellement de l'historique sur la zone.

Les résultats concernant la variation nette de biomasse phytoplanctonique sur l'avant-côte sont représentés en figure 6.6. Sur cette figure, on constate une dynamique assez différente de ce que l'on obtenait pour la lagune de Thau.

Sur l'avant-côte, l'ajout de l'événement modifié (scénario S1) produit une diminution de cette quantité sur la zone par rapport à la simulation initiale. Entre le 12 et le 16 novembre, on obtient une moyenne de -23.2 tC/j pour la simulation S1 et -1.9 tC/j pour la simulation initiale.

En revanche, après la période modifiée, on constate que la variation nette de biomasse phytoplanctonique journalière de la simulation S1 est supérieure à celle obtenue pour la simulation initiale. Sur la période du 19 au 30 novembre, on obtient une moyenne de +1.6 tC/j pour la simulation S1 tandis que l'on avait -1.5 tC/j dans la simulation initiale.

Nous pouvons aussi noter que la différence entre les deux simulations est plus marquée sur l'avant-côte que pour la lagune de Thau sur le mois suivant l'événement modifié. Au 15 décembre, on obtient une différence de +9.3 tC/j pour la simulation S1 par rapport à la

simulation initiale, pour l'avant-côte. Pour la lagune de Thau, on obtient une différence de -0.05 tC/j. Ceci doit être mis en relation avec la taille de ces deux zones, c'est-à-dire une surface 4 fois plus faible et un volume 25 fois plus faible pour la lagune de Thau que pour l'avant-côte.

Bilan pour la masse d'eau

Lagune de Thau

Pour la lagune de Thau, zone définie sur la figure 2.17, nous nous intéressons à trois flux entrants/sortants principaux : les flux via les canaux de Sète (Est), les flux via le grau de Pisse-Saumes (Ouest), et les apports par la rivière. La figure 6.7 représente les différents flux de carbone divisés en trois catégories : matière vivante, particulaire et dissoute. Les apports de matière vivante par La Vène sont considérés nuls car nous prenons en compte que les espèces marines dans le modèle biogéochimique. Les flux sont exprimés en tonnes par jour et une valeur positive indique un flux entrant dans la lagune.

Sur les figures 6.7(B) et 6.7(C), on distingue très clairement que les apports par la rivière sont plus importants dans la simulation S1 que dans la simulation initiale. Ceci est dû évidemment à la présence de la crue qui a été ajoutée dans la simulation S1. Nous avons montré précédemment par nos simulations qu'un événement cévenol provoquait un remplissage de la lagune durant la période de pré-tempête puis une vidange durant la période de post-tempête (chapitre 4). Nous observons nettement ce phénomène sur la figure 6.7. En effet, si l'on observe les flux de matière dans les canaux, on remarque que le flux est entrant avant la tempête, pendant le remplissage, et sortant après la tempête, durant la vidange. Après la période modifiée (après le 20 novembre), la différence entre la simulation initiale et la simulation S1 diminue pour devenir presque nulle à partir du 1 décembre. Les différences observées entre le 20 novembre et le 1 décembre peuvent être expliquées par une différence dans les concentrations de matière pour la lagune et l'avant-côte, le transport n'étant pas différent (non montré).

A partir des stocks des différentes variables biogéochimiques, nous avons calculé l'évolution de la variation de ce stock (en tonnes par jour) ainsi que les bilans sur différentes périodes. Ces bilans ont pu être analysés à l'échelle des compartiments (zooplanctons, phytoplanctons, bactéries, etc.), ou à une échelle plus globale (matière vivante, particulaire et dissoute). La figure 6.8 représente la variation de stock pour les différents compartiments biogéochimiques (zooplancton, phytoplancton, bactéries, etc.). Sur cette figure, on représente aussi les moyennes

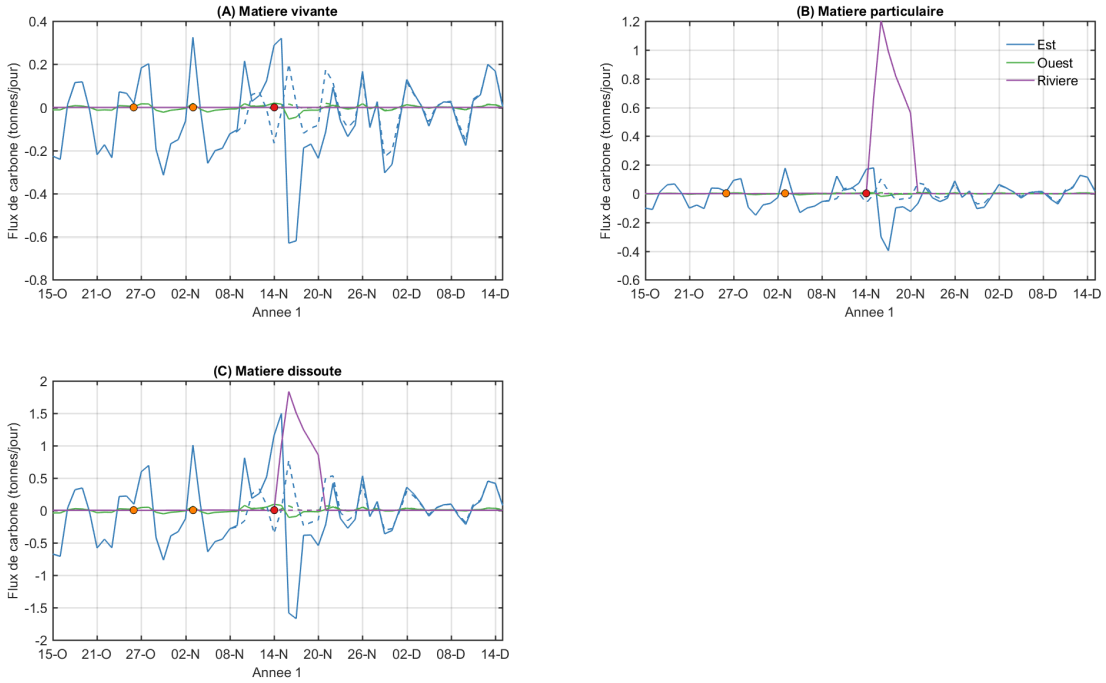


Figure 6.7 – Comparaison, entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus), des flux de matières (A-vivante, B-particulaire, C-dissoute) journaliers pour la lagune de Thau. Les points indiquent l'apex des événements présents dans les deux simulations (orange) ou uniquement dans la simulation S1 (rouge).

sur des périodes prédéfinies autour de la nouvelle tempête sous la forme de barres. Le premier résultat notable est le fait que les différents compartiments ne réagissent pas de la même façon à l'addition de ce nouvel événement. En effet, à court terme, on peut observer que le phytoplancton réagit de façon plutôt positive à la présence de l'événement, tandis que le zooplancton subit une variation négative de son stock plus importante dans la simulation S1 que dans la simulation initiale. Pour le phytoplancton, on note que le stock en biomasse carbone sur les périodes pré et post-événement augmente à une vitesse moyenne de 0.30 et 0.33 tC/j, respectivement. Au contraire, le stock de zooplancton diminue tout au long de l'événement modifié, avec des variations de stocks plus importantes dans la simulation S1 que dans la simulation initiale, pendant et après l'événement. En ce qui concerne la matière dissoute (DOM) et particulaire (POM), les apports fluviaux pendant la période de tempête ont permis de diminuer la perte de matière dissoute pendant et après le nouvel événement et d'augmenter nettement le stock de matière particulaire pendant l'événement (avec 0.28 tC/j pendant l'événement).

Les différents changements observés sur la figure 6.8, conséquences de la présence du nouvel événement couplant une tempête et une crue de La Vène, peuvent être discutés. Comme évoqué plusieurs fois dans cette thèse, l'épisode de tempête provoque d'abord un import de matière depuis la mer durant la période de pré-tempête. Puis, la crue, survenant peu avant l'apex de la tempête, entraîne une augmentation des apports fluviaux dans la lagune. Ces derniers restent importants durant l'événement, y compris lorsque l'échange lagune/mer est orienté vers la mer en période de post-tempête. Ainsi, durant la première moitié de l'événement, la lagune reçoit un apport de matière particulaire et dissoute, visible très clairement sur la variation de MOP (non vivante). De plus, le processus de reminéralisation de la MOP (non vivante) dans la colonne d'eau explique aussi la différence calculée entre la simulation S1 et la simulation initiale pour la MOD. Dans cette période de post-tempête, le stock de matière dissoute est donc plus élevé dans la simulation S1 que dans la simulation initiale, stimulant directement les petites espèces, dont la réactivité est plus grande. C'est le cas des bactéries et du phytoplancton. Durant la période de tempête, il y a certes un apport fluvial à partir de l'apex mais il y a aussi une bascule dans l'effet de remplissage/vidange qui provoque un export de matière vers la mer à partir de l'apex. Ceci explique en partie les variations observées pour les bactéries, le phytoplancton et le zooplancton. Nous constatons un résultat différent pour la MOP et MOD dont le stock est relié plus directement aux apports fluviaux. L'export depuis la lagune vers la mer diminue

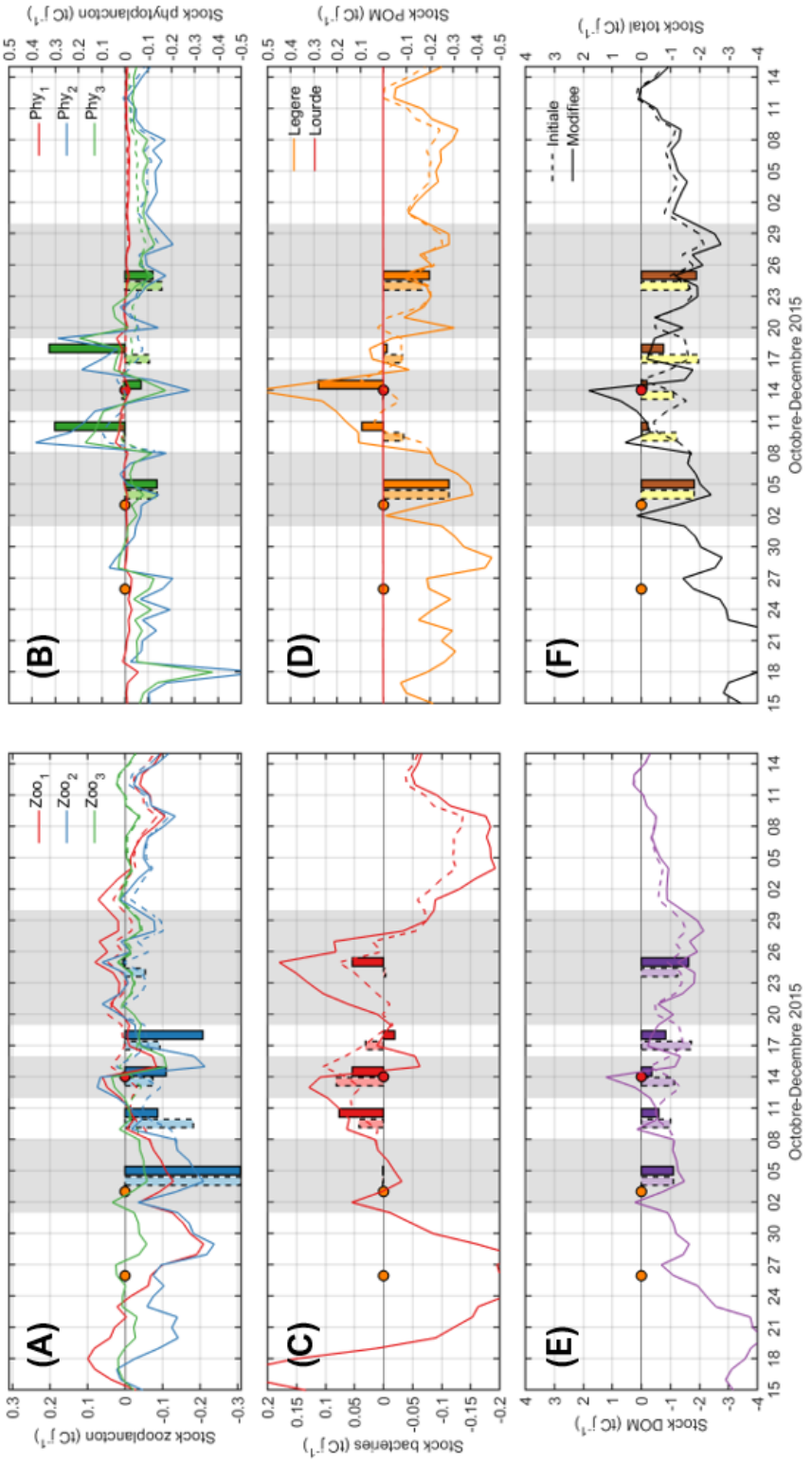


Figure 6.8 – Comparaison entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus) de la variation du stock de carbone dans la lagune de Thau pour les différents compartiments biogéochimiques : (A) zooplancton, (B) phytoplancton, (C) bactéries, (D) matière particulaire, (E) matière dissoute, (F) total. Les courbes représentent la variation journalière de stock. Les barres représentent les moyennes sur les périodes grisées.

entre le début de la période post-tempête et sa fin. Les apports de matières fluviales qui ont eu lieu durant l'événement permettent aux petites espèces de croître. Le zooplancton, en tant que maillon supérieur au phytoplancton et aux bactéries dans la chaîne trophique, ne réagit pas de la même façon. Son inertie est plus importante. Son stock ne varie pas directement pendant la période de l'événement. Néanmoins, bien après l'événement, le modèle calcule une hausse de la biomasse de zooplancton, plus importante dans la simulation S1 que dans la simulation initiale. Ainsi, l'impact d'un événement intense comme un épisode cévenol produit des effets différents sur le stock des différentes composantes du réseau trophique dans la lagune de Thau. Cela est expliqué en partie par leur réactivité et l'inertie de leurs processus fonctionnels.

Les variations de stock dans la simulation S1 tendent à redevenir identiques aux variations de stock dans la simulation initiale un mois après l'événement, à l'exception des bactéries. En effet, on observe que les différences entre les deux simulations sont toujours importantes longtemps après l'événement. Enfin, en ce qui concerne la variation du stock total de carbone dans la lagune, on constate que durant la période modifiée (du 8 au 19 novembre) la diminution du stock persiste dans la simulation S1, comme dans la simulation initiale. En revanche, cette diminution est moins importante dans la simulation S1. Au contraire, après cette période modifiée, on constate que la diminution du stock est plus importante dans la simulation S1 que dans la simulation initiale, avec -1,88 tC/j contre -1,63 tC/j en moyenne sur la période du 19 au 30 novembre.

Avant-côte

Concernant l'avant-côte, la figure 6.9 représente les résultats obtenus pour les flux de carbone pour l'avant-côte, divisés en trois catégories également. Les ordres de grandeurs sont évidemment bien supérieurs avec des flux latéraux 500 fois plus élevés que pour la lagune. Le transport s'effectue principalement le long de la côte, avec des flux Est et Ouest plus marqués que les flux perpendiculaires à la côte. Ceci est nettement visible durant les périodes de tempête, provenant généralement de la mer et créant un jet côtier orienté d'Est vers l'Ouest.

La tempête de fin octobre 2015, présente dans les deux simulations, est une tempête sèche, c.-à-d. sans pluviométrie sur la zone ni crue de la Vène, avec des vents intenses provenant de la mer (direction Sud-Est) et créant un front de vague assez important (hauteur significative maximale de 4.24 m). Cette tempête crée un courant le long de la côte. D'après la figure, on

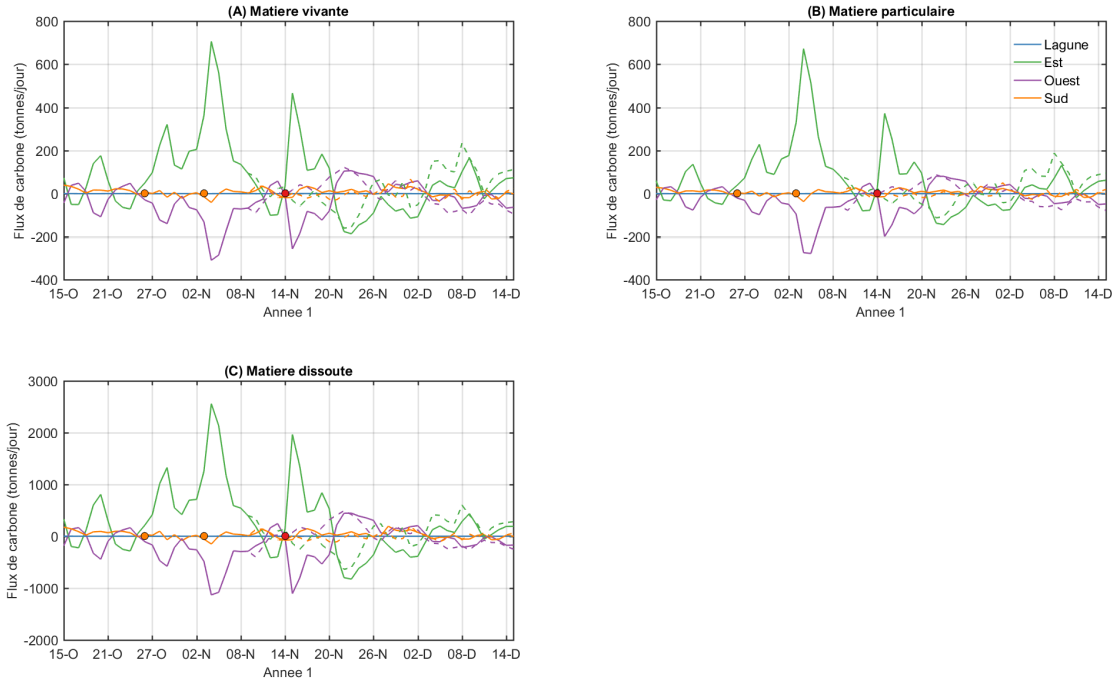


Figure 6.9 – Comparaison, entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus), des flux de matières (A-vivante, B-particulaire, C-dissoute) journaliers pour l'avant-côte. Les points indiquent l'apex des événements pour les deux simulations (orange) ou uniquement pour la simulation S1 (rouge).

observe bien ce phénomène avec un flux provenant de l'Est proche de 4000 tonnes de carbone par jour juste après l'apex, et un flux dirigé vers l'Ouest d'environ 1700 tonnes de carbone par jour au même moment.

Durant l'événement modifié, on observe le même phénomène de façon moins prononcé pour la simulation S1, tandis que les flux correspondant dans la simulation initiale restent bien plus faibles. Un mois après l'événement modifié, les flux journaliers sont encore différents, ce qui n'était pas le cas pour la lagune de Thau.

Les échanges avec la lagune sont représentés sur la figure 6.9 mais les ordres de grandeurs étant très différents, il faut se référer à la figure 6.7 pour les visualiser correctement.

La figure 6.10 représente les mêmes résultats obtenus pour l'avant-côte, pour les différents compartiments biogéochimiques. On constate, tout comme pour la figure 6.9, que l'événement de fin octobre 2015, présent dans les deux simulations, a un impact très important sur le stock de carbone dans l'avant-côte. Cet événement, ayant lieu autour du 3 novembre a d'ailleurs un impact plus important que l'événement modifié dont l'apex est situé le 14 novembre. En guise d'exemple, la variation du stock total de carbone durant l'événement du 3 novembre atteint un maximum de +267 tC précisément le 3 novembre, tandis que durant l'événement modifié la variation maximale est +76 tC le 15 novembre (simulation S1).

D'une façon générale, on observe les mêmes dynamiques sur les différents stocks présentés figure 6.10. Pour le phytoplancton, l'ajout du nouvel événement ne compense pas la diminution du stock de carbone déjà observé dans la simulation initiale mais réduit néanmoins la variation. Par exemple, durant les périodes du 8 au 12 novembre et du 12 au 16 novembre, on obtient une variation moyenne du stock de carbone de phytoplancton de -2.9 et -2.3 tC/j pour la simulation S1, tandis que l'on obtenait -6.8 et -3.5 tC/j pour la simulation initiale. Pour le zooplancton, l'événement modifiée annule la variation de stock durant (du 12 au 16 novembre) et après l'événement (du 16 au 19 novembre). Sur ces deux périodes, nous obtenons en moyenne -0.04 et 0.02 tC/j pour la simulation S1, et -4.8 et -4.5 tC/j pour la simulation initiale. On peut noter aussi que cette modification a lieu plus tard que pour le phytoplancton. Les différents compartiments se comportent de la même façon sur la dernière période identifiée sur la figure 6.10, du 19 au 30 novembre. Le stock de carbone des différents compartiments diminue de façon plus importante dans la simulation S1 que dans la simulation initiale.

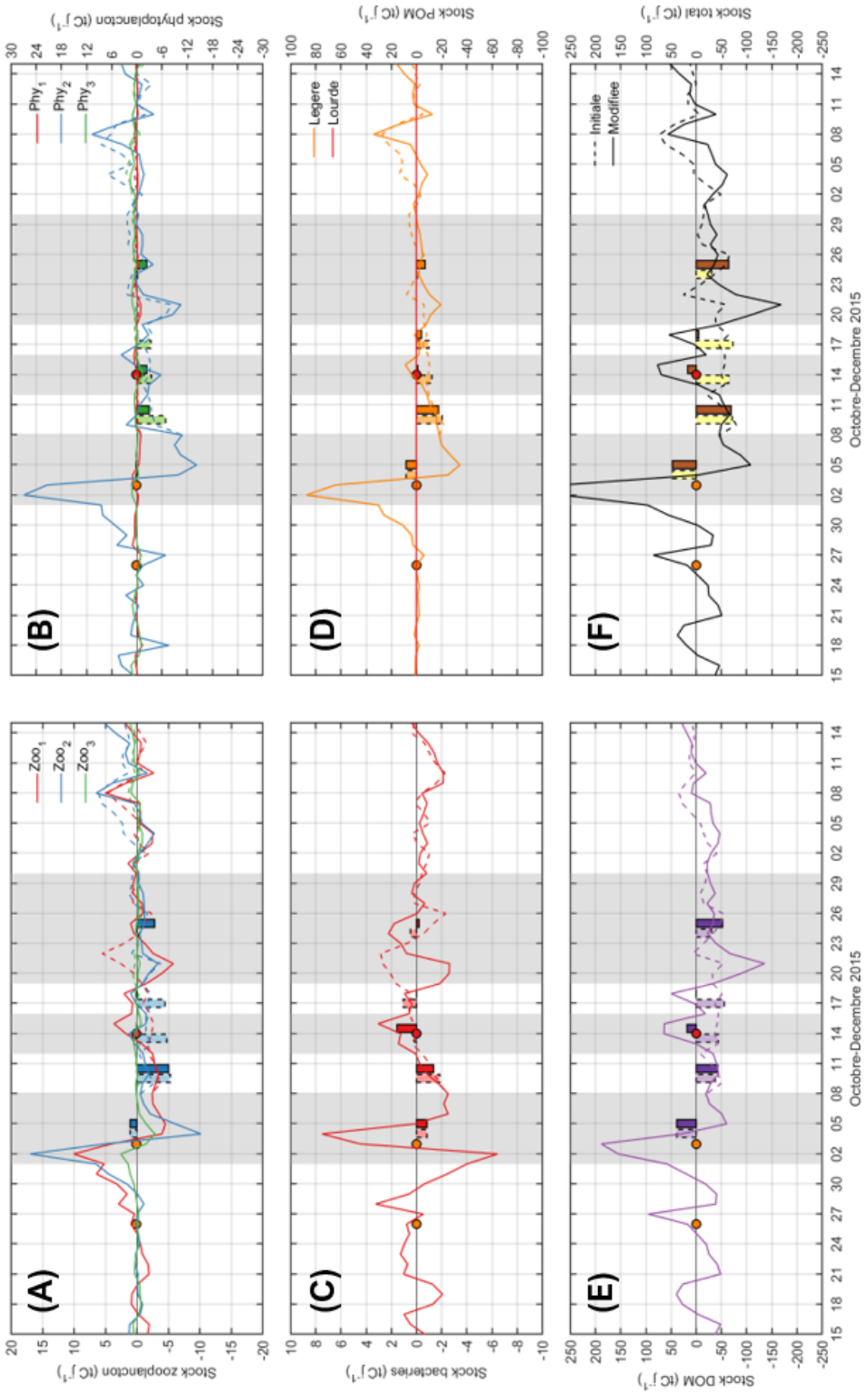


Figure 6.10 – Comparaison entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus) de la variation du stock de carbone sur l'avant-côte pour les différents compartiments biogéochimiques : (A) zooplancton, (B) phytoplancton, (C) bactéries, (D) matière particulaire, (E) matière dissoute, (F) total. Les courbes représentent la variation journalière de stock. Les barres représentent les moyennes sur les périodes grisées.

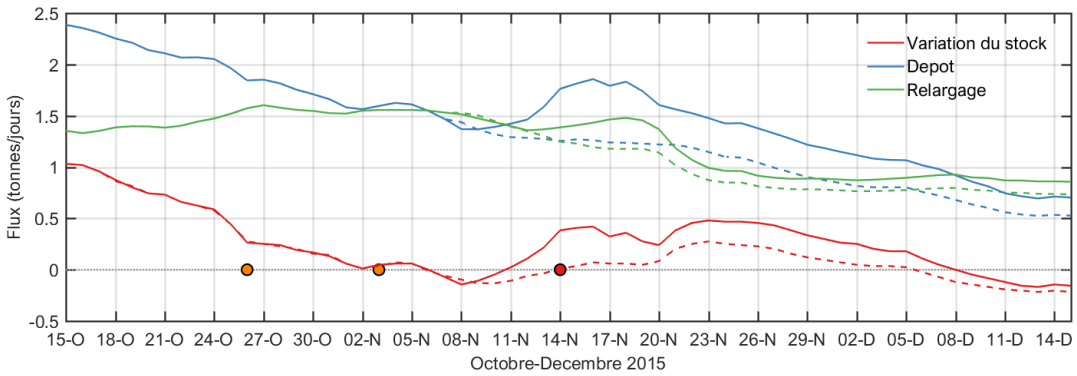


Figure 6.11 – Comparaison entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation modifiée (traits continus), de la variation du stock de sédiment, en carbone, (rouge) et des flux entrants (bleu) et sortants (vert) pour la lagune de Thau.

Bilan pour le compartiment sédimentaire

La figure 6.11 représente les flux entrants (dépôt) et sortants (relargage) dans le compartiment sédimentaire, ainsi que la variation journalière du stock de sédiment.

On constate que, dans la lagune, l'impact du nouvel événement est notable pour la dynamique de la matière du compartiment sédimentaire. On constate une augmentation du dépôt dès le début de l'événement, certainement expliqué par le remplissage de la lagune et les entrées d'eau depuis l'avant-côte. Le relargage de matière dissoute dans la colonne d'eau est lui aussi augmenté par l'ajout de l'événement modifié. L'augmentation du stock est maximale à l'apex de la tempête mais on retrouve une valeur équivalente 10 jours après la tempête.

Les écarts entre la simulation initiale et la simulation S1 persistent jusqu'à 1 mois après l'événement. Les variations sont moins franches que lorsque l'on étudiait la colonne d'eau, ce qui va dans le sens d'une inertie plus grande du compartiment sédimentaire.

Comme vu dans la section précédente, la présence de l'événement du scénario S1 augmente le stock de matière particulaire dans la lagune de Thau, par rapport à la simulation initiale. Ce phénomène est visible dès le début de ce nouvel événement grâce à un import de matière depuis l'avant-côte vers la lagune de Thau, pendant la période de pré-tempête. Il continue grâce à l'apport de matière par la crue de La Vène. Cette augmentation du stock de POM (non-vivant) dans la lagune induit une augmentation du dépôt sur le sédiment, ce qui produit une augmentation du stock de sédiment. La reminéralisation de ce stock, relâchant de la matière dissoute (nutriments) dans la colonne d'eau, répond à l'augmentation du stock de

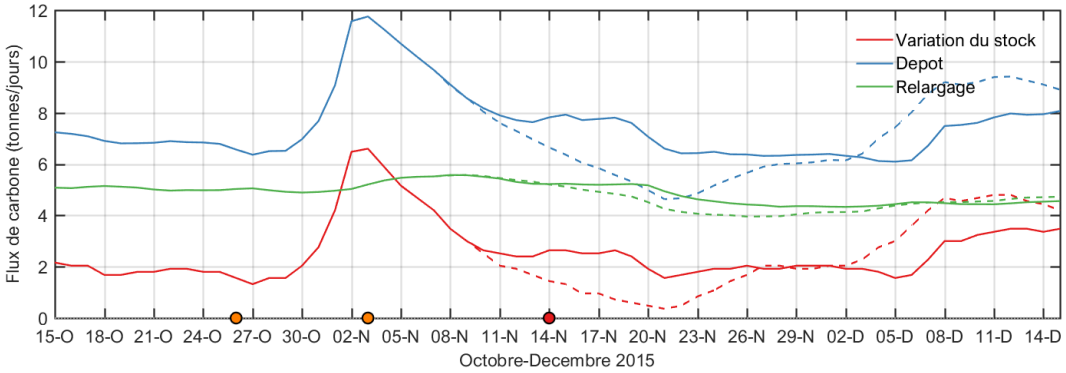


Figure 6.12 – Comparaison entre la simulation initiale (pointillés) et la simulation modifiée (continu), de la variation du stock de sédiment, en carbone, (rouge) et des flux entrants (bleu) et sortants (vert) pour l'avant-côte.

sédiment avec un temps de latence d'environ 1 jour. Ainsi, nous modélisons une augmentation de la reminéralisation dans la simulation S1, par rapport à la simulation initiale. Celle-ci ne compense pas de façon journalière la totalité de la quantité déposée chaque jour, sur la période de l'événement modifié.

De même, pour l'avant-côte, les résultats sont présentés en figure 6.12.

Les résultats pour l'avant-côte montrent une dynamique différente de celle des résultats obtenus pour la lagune de Thau. En effet, pour l'avant-côte, l'événement de fin octobre 2015 a toujours un impact plus net que l'événement modifié. Celui-ci a tendance à augmenter le dépôt mais pas forcément le relargage dans la colonne d'eau. Ainsi, l'augmentation du stock directement pendant et après l'événement est expliqué par le dépôt. A partir de début décembre, le dépôt devient plus faible dans la simulation S1 par rapport à la simulation initiale. Ainsi, la variation de stock, toujours positive, est diminuée.

En comparant ce résultat avec les variations de stock de POM (non vivant) calculées par le modèle (fig. 6.10), nous pouvons constater que celle-ci est moins négative en présence de l'événement du scénario S1. La tempête sèche ayant lieu à la fin du mois d'octobre 2015 provoque une variation brutale et positive du stock de POC sur l'avant-côte. Ceci provoque un dépôt important sur les sédiments (autour du 3 novembre). Ensuite, la variation initialement négative est légèrement compensée par les mouvements hydrodynamiques induits par la tempête de l'événement modifié dans le scénario S1. Ainsi, le dépôt reste important dans le scénario S1, tandis qu'il chute rapidement dans la simulation initiale.

6.3.2 Résultats pour les trois scénarii

Les résultats obtenus pour les différents scénarii sont présentés d'abord en s'intéressant aux bilans biogéochimiques globaux au niveau de la lagune de Thau et de l'avant-côte, puis ensuite en s'intéressant plus particulièrement à l'impact des scénarios sur les producteurs primaires.

Evolution des producteurs primaires

Les différents scénarii imaginés ont un impact sur l'évolution de plusieurs variables biogéochimiques dont la biomasse des producteurs primaires. Les figures 6.13 et 6.14 compare l'évolution de la biomasse des trois classes de phytoplancton suite à l'automne de la première année, pour les différents scénarii envisagés. Elles correspondent à la moyenne verticale de la concentration en biomasse de phytoplancton pour un point situé au milieu de la lagune de Thau. La figure 6.13 représente l'évolution à court terme, jusqu'à décembre de l'année 1. A court terme, les différences les plus marquantes sont observées pour le Phy_3 (correspondant majoritairement aux diatomées) suite au scénario S2. Pour ce scénario, nous constatons tout d'abord une diminution de la biomasse de Phy_3 directement pendant le premier événement modifié. Ensuite, cette biomasse subit une forte augmentation jusqu'à atteindre 2.4 µmol C L^{-1} le 12 novembre, durant le second événement. Ceci contraste avec les deux autres scénarios pour lesquels la biomasse de Phy_3 est plus faible, environ 0.9 µmol C L^{-1} pour les scénarii S1 et S3. A la même date, durant la simulation initiale, la concentration en biomasse de Phy_3 était de 0.7 µmol C L^{-1}. Néanmoins, à la fin de l'année, durant le mois de décembre, les différents scénarii prévoient des valeurs de concentration en biomasse de phytoplancton équivalentes. Les écarts à la fin du mois de décembre sont très faibles.

La figure 6.14 représente l'évolution à long terme de la biomasse des trois classes de phytoplancton, sur la fin de l'année 1 et sur l'année 2. Sur l'année 2, l'impact des scénarii sur la biomasse au point d'observation est très faible et peu visible. La variation de biomasse pour les scénarii S1, S2 et S3 est estimé à +0.3, +0 .02 et +0.5 µmol C L^{-1}, respectivement, par rapport à la simulation initiale (7.13 µmol C L^{-1}), au moment du bloom fin avril de l'année 2. En fin d'année 2, début novembre, de légers écarts peuvent être constatés pour les différents scénarii par rapport à la simulation initiale. Cependant les écarts restent assez faibles et nous pouvons conclure qu'au milieu de la lagune de Thau les différents scénarii n'impactent pas de façon prononcée les différents compartiments de phytoplancton.

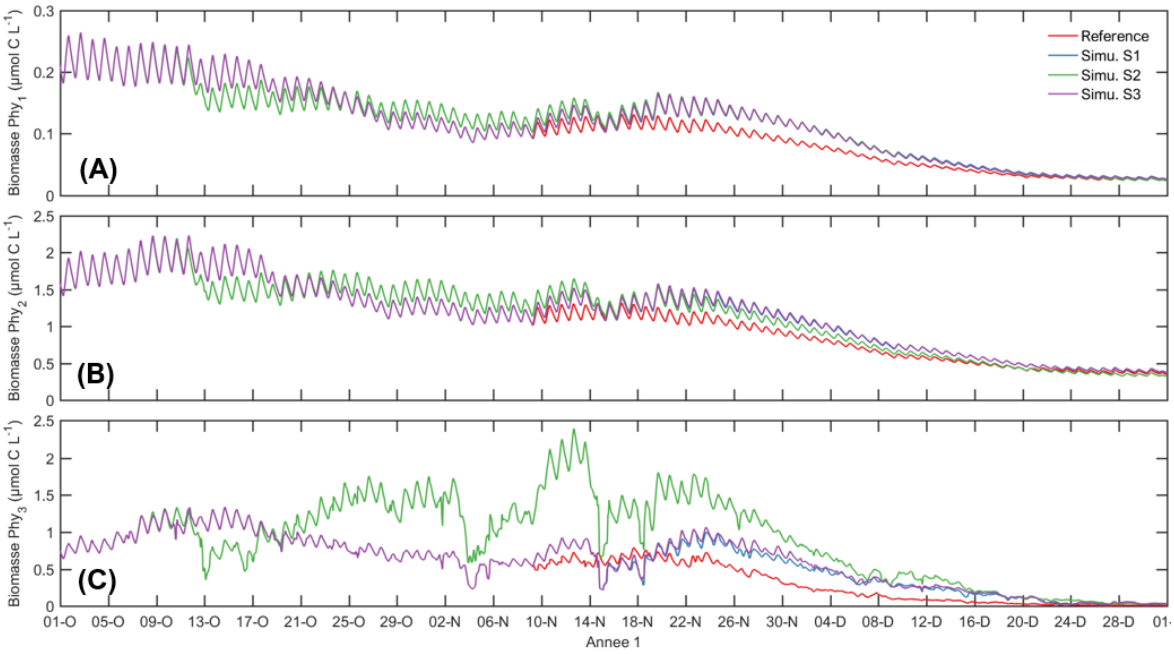


Figure 6.13 – Comparaison entre la simulation initiale et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au milieu de la lagune de Thau, pour la fin de l'année 1. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton.

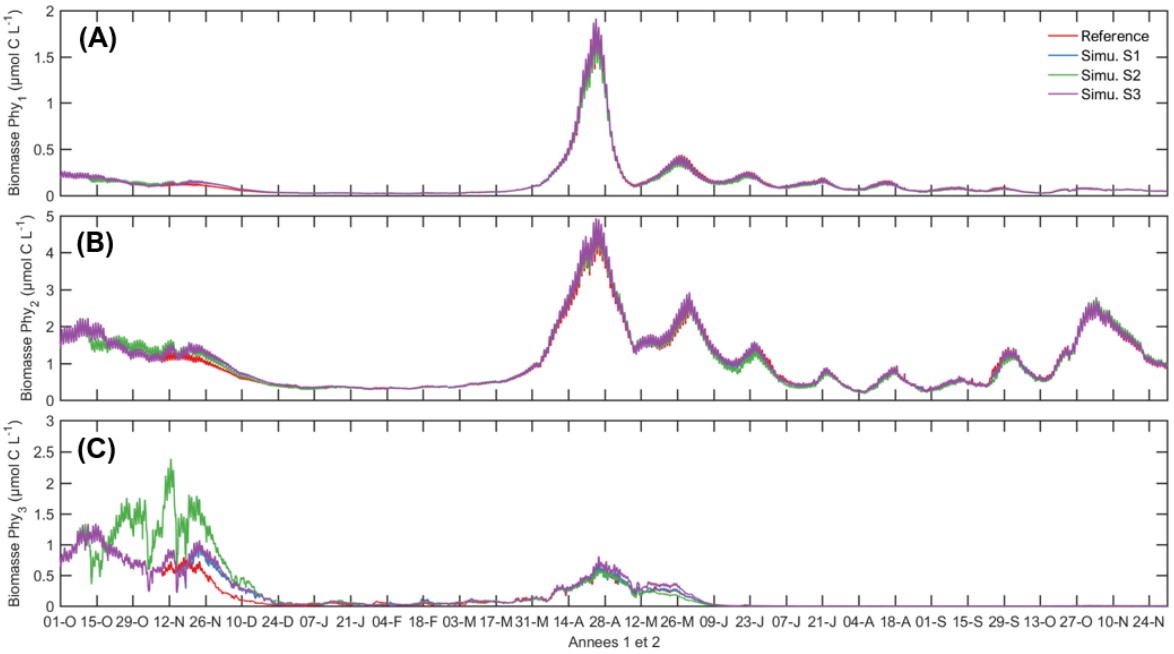


Figure 6.14 – Comparaison entre la simulation initiale et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au milieu de la lagune de Thau, sur la fin de l'année 1 et l'année 2. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton.

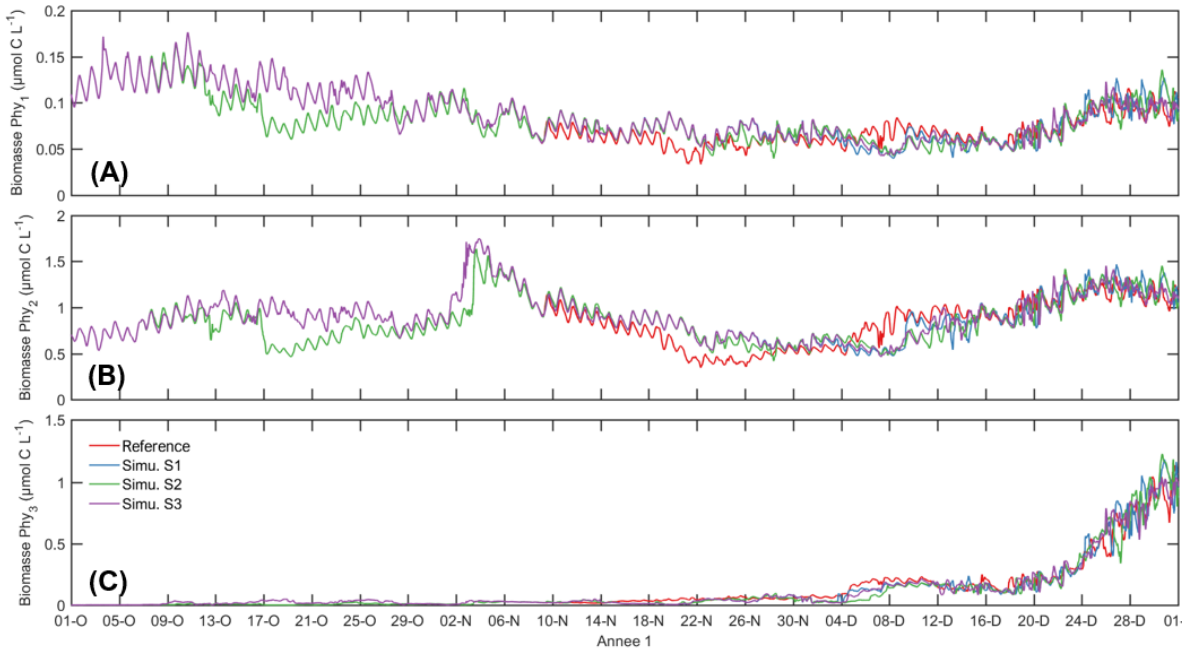


Figure 6.15 – Comparaison entre la simulation initiale et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au point SOMLIT sur l'avant-côte, pour la fin de l'année 1. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton.

Concernant l'avant-côte, tout comme pour les bilans en azote présentés précédemment, les différences observées sur la biomasse de phytoplancton suite aux différents scénarii sont assez différentes de celles observées à l'intérieur de la lagune de Thau. La figure 6.15 représente l'évolution court terme de la concentration en biomasse de phytoplancton au niveau du point SOMLIT situé sur l'avant-côte.

L'influence des scénarii sur la biomasse du phytoplancton est visible directement après l'apparition des différents événements intenses. Pour le scénario S2, nous constatons un écart avec la simulation initiale directement à partir du 8 octobre de la première année. De plus, pour les deux scénarii S1 et S3, les courbes s'écartent de celles de la simulation initiale à partir du 9 novembre de l'année 1. En revanche, les résultats concernant ces deux scénarii restent identiques jusqu'au début du mois de décembre. Cela coïncide vraisemblablement avec un apport supplémentaire de nutriments sur l'avant-côte lié à la crue de La Vène, plus importante dans le scénario S3. Il est à noter aussi que le premier événement du scénario S2 entraîne une diminution de la biomasse de phytoplancton vis-à-vis de la simulation initiale. Au contraire, l'événement de novembre des scénarii S1 et S3 entraîne plutôt une augmentation de cette biomasse. Ainsi, un même événement peut avoir un impact différent sur le phytoplancton selon

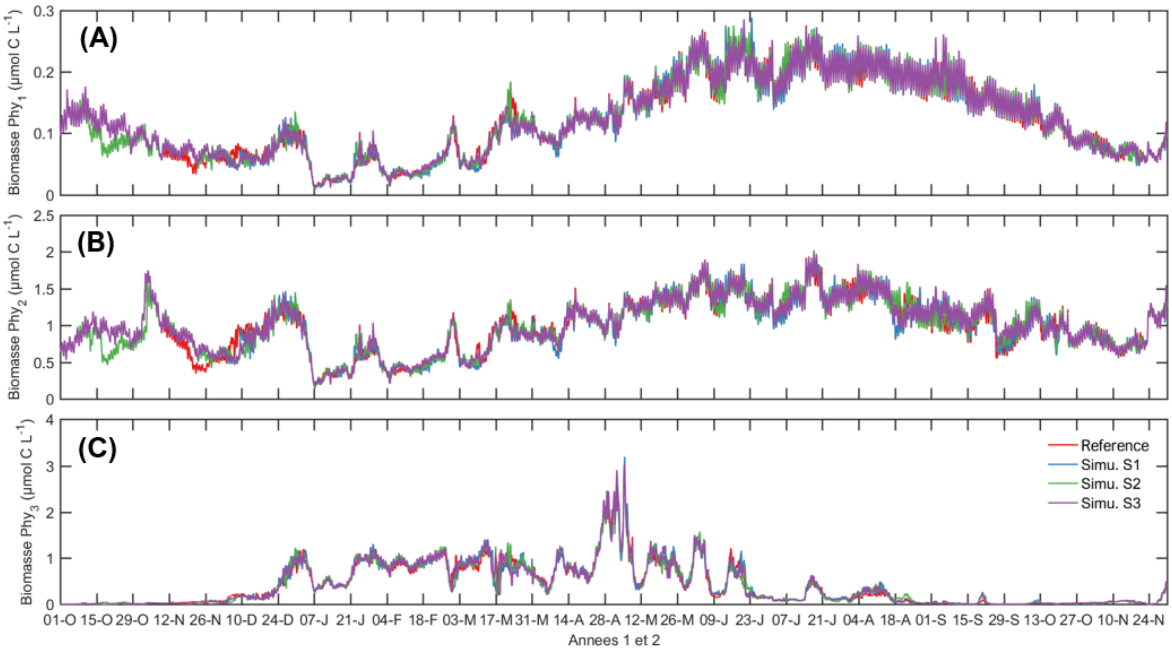


Figure 6.16 – Comparaison entre la simulation de référence et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au point SOMLIT sur l'avant-côte, sur l'année 1 et 2. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton.

les conditions biogéochimiques dans lequel celui-ci s'inscrit. A la fin du mois de décembre, même si les concentrations en biomasse de phytoplancton sont très proches entre les différents scénarii, des différences sont notables au niveau du point d'observation étudié.

A plus long terme, sur l'avant-côte, l'impact des scénarii sur la biomasse de phytoplancton est visible tout au long de l'année 2, suivant les événements modifiés à l'automne de l'année 1 (fig. 6.16). Il est difficile de caractériser l'impact de ces événements comme positif ou négatif pour la biomasse de phytoplancton car, selon la période prise en compte, celle-ci est soit supérieure, soit inférieure aux résultats pour la simulation initiale. En automne de l'année 2, les écarts entre les résultats pour les différents scénarii et la simulation initiale sont visibles en particulier pour le Phy_2. Ces différences sur l'année 2 sont notables mais restent toutefois limitées.

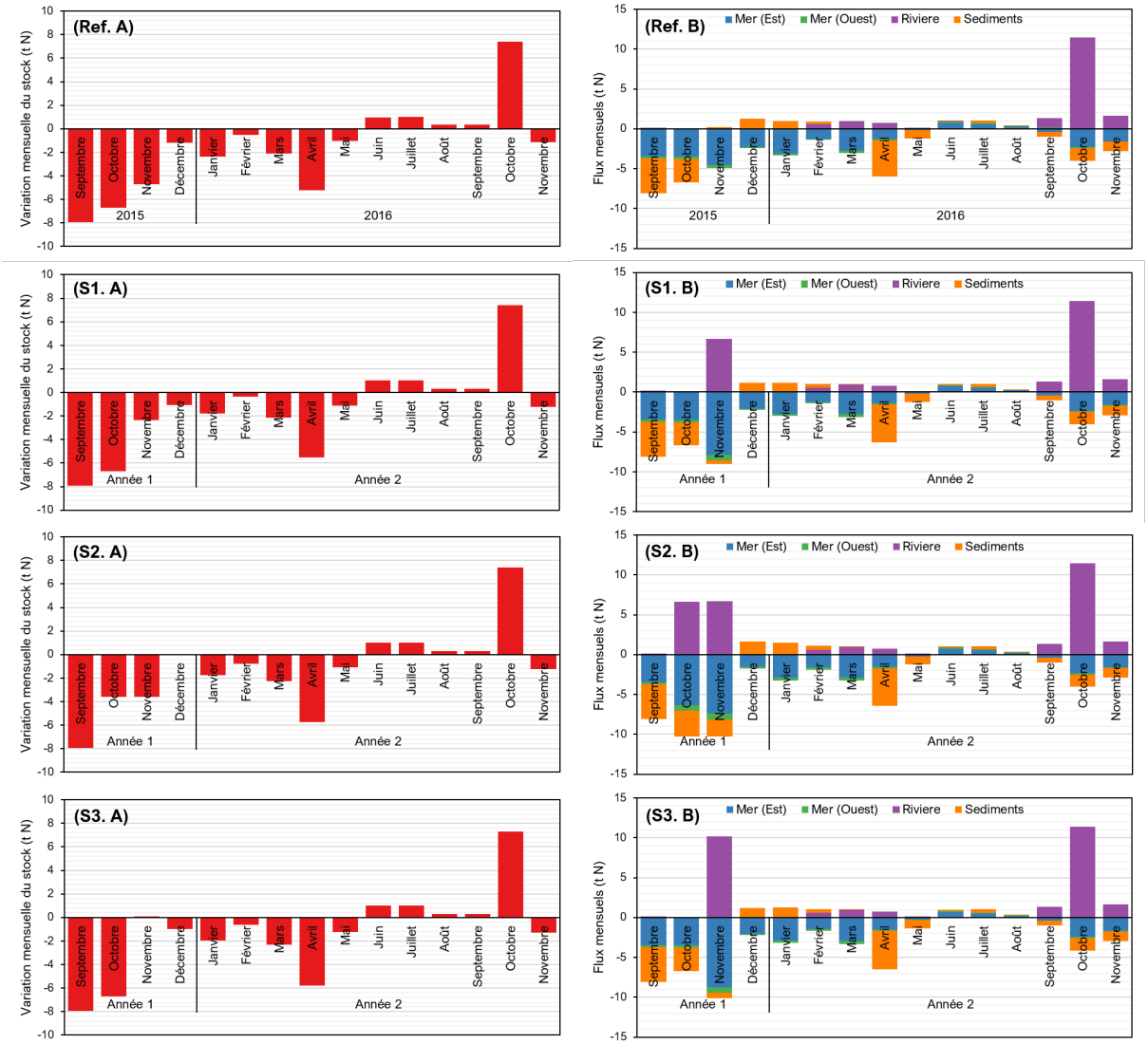


Figure 6.17 – Bilans mensuels de la variation du stock d'azote (A) et des flux entrants/sortants (B), sur les années 1 et 2, pour la simulation initiale (Ref) et les différents scénarii (S1, S2 et S3), à l'intérieur de la lagune de Thau.

Evolution des bilans biogéochimiques

Au niveau de la lagune de Thau, la figure 6.17 montre l'évolution des bilans mensuels en azote obtenus à partir de l'automne de la première année, correspondant à l'année 2015 pour la simulation de référence, jusqu'à la fin de la seconde année.

Les plus grandes variations, par rapport à la simulation de référence, dans les bilans en azote pour les différents scénarii sont observées directement en automne de l'année 1. En effet, les variations de stocks pour novembre de l'année 1 sont modifiées dans les trois scénarios, avec une différence de +2.4, +1.1 et +4.8 tN respectivement pour les scénarii S1, S2, et S3 par rapport à la simulation initiale. Cette modification du stock peut être reliée au changement le plus marquant au niveau des flux entrants dans la lagune de Thau avec un apport fluvial supplémentaire au mois de novembre. Cet apport est de 6.7 tN pour les scénarii S1 et S2 et de 10.2 tN pour le scénario S3. Pendant le mois de novembre, cet apport fluvial supplémentaire augmente donc le stock d'azote dans la colonne d'eau mais modifie aussi les autres flux sortants de la colonne d'eau comme par exemple une augmentation du stock de sédiment de 0.7, 2.3 et 0.8 tN respectivement pour les scénarii S1, S2, et S3 par rapport à la simulation initiale. En outre, nous pouvons observer une augmentation de l'échange avec la mer créant un déficit supplémentaire de 3.7, 3.3 et 4.6 tN pour les scénarii S1, S2 et S3 respectivement. L'évolution des bilans à court terme appuie encore une fois l'hypothèse selon laquelle les épisodes cévenols, constitués d'une tempête de sud-est et d'apport fluviaux plus importants, modifie les bilans biogéochimiques à court terme mais augmente aussi l'export de matière vers la partie avant-côte.

Nous pouvons remarquer des différences équivalentes au mois d'octobre de l'année 1 pour le scénario S2, pour lequel un événement de même ampleur a été ajouté sur cette période. En revanche, la différence est alors plus marquée que pour le mois de novembre pour ce même scénario. Au mois de décembre, nous pouvons observer aussi quelques différences dans le bilan en azote dans la lagune de Thau. Pour le scénario S2, nous constatons une augmentation du stock d'azote dans la lagune de Thau de 1.1 tN par rapport à la simulation de référence. Pour les deux autres scénarii S1 et S3, les différences sont minimes avec +0.1 et +0.2 tN respectivement. Un bilan sur les mois d'octobre à décembre de la première année nous donne une variation positive du stock en azote pour les trois scénarii S1, S2 et S3 avec +2.4, +5.3 et +5.0 tN, respectivement, vis-à-vis de la simulation initiale. Il est à noter que les variations de stocks observées pour le scénario S2 sont plus importantes que pour le scénario S3 sur cette

période de trois mois. Les apports fluviaux reçus par la lagune de Thau pour le scénario S2 sont donc de +13.3 tN, ce qui est supérieur au scénario S3. Néanmoins, la différence au niveau du stock est assez faible, ce qui est expliqué d'une part par une évolution du stock de sédiment plus importante et d'autre part, par un export plus important de matière vers l'avant-côte. Le fait que les apports fluviaux soient plus étalés dans le temps modifie de façon plus prolongée le bilan biogéochimique de la lagune de Thau.

Enfin, bien que l'on puisse observer de légères modifications du bilan en azote sur l'année 2, il ne semble pas y avoir un impact très important d'une modification des événements automnaux sur l'évolution long terme du bilan en azote. Les modifications observées par rapport à la simulation initiale sont de l'ordre de -0.3, -0.5 et -0.7 tN, pour les scénarii S1, S2 et S3 respectivement, sur la période avril-mai de l'année 2.

Au niveau de la zone avant-côte, la figure 6.18 montre l'évolution des bilans mensuels en azote obtenus pour la même période que précédemment. Les résultats en terme de bilans biogéochimiques sont très différents de ceux obtenus pour la lagune de Thau.

Les scénarii S1, S2 et S3 affectent la période automnale sur les mois d'octobre (pour le scénario S2 uniquement) et de novembre de la première année. Nous pouvons constater que la variation de stock d'azote durant le mois de novembre, qui est toujours positive, diminue suite aux différents scénarii. Par rapport à la simulation initiale, cette variation de stock diminue de 311, 466 et 319 tN pour les scénarii S1, S2 et S3 respectivement. C'est encore plus flagrant pour le scénario S2 car une diminution de 631 tN par rapport à la simulation initiale est visible sur le mois d'octobre de la première année. Cela donne donc au total une perte de 1092 tN sur les deux mois consécutifs d'octobre et de novembre de la première année pour le scénario S2. Ceci est expliqué en grande partie par les flux liés au transport hydrodynamique avec une augmentation des flux longshore (le long de la côte, via l'Est et l'Ouest) avec l'apparition des événements plus intenses des différents scénarii. A court terme, l'impact sur le bilan en azote des deux événements consécutifs du scénario S2 est supérieur à celui des deux autres scénarios S1 et S3, sur la zone avant-côte.

L'impact des différents scénarii sur le bilan en azote est visible tout au long de l'année suivante, contrairement à la zone de la lagune de Thau. En effet, nous pouvons observer des différences dans les variations de stocks en azote aussi bien durant le printemps de l'année 2 que durant l'automne de l'année 2. Si nous comparons les variations de stock en azote sur l'année 2 (de

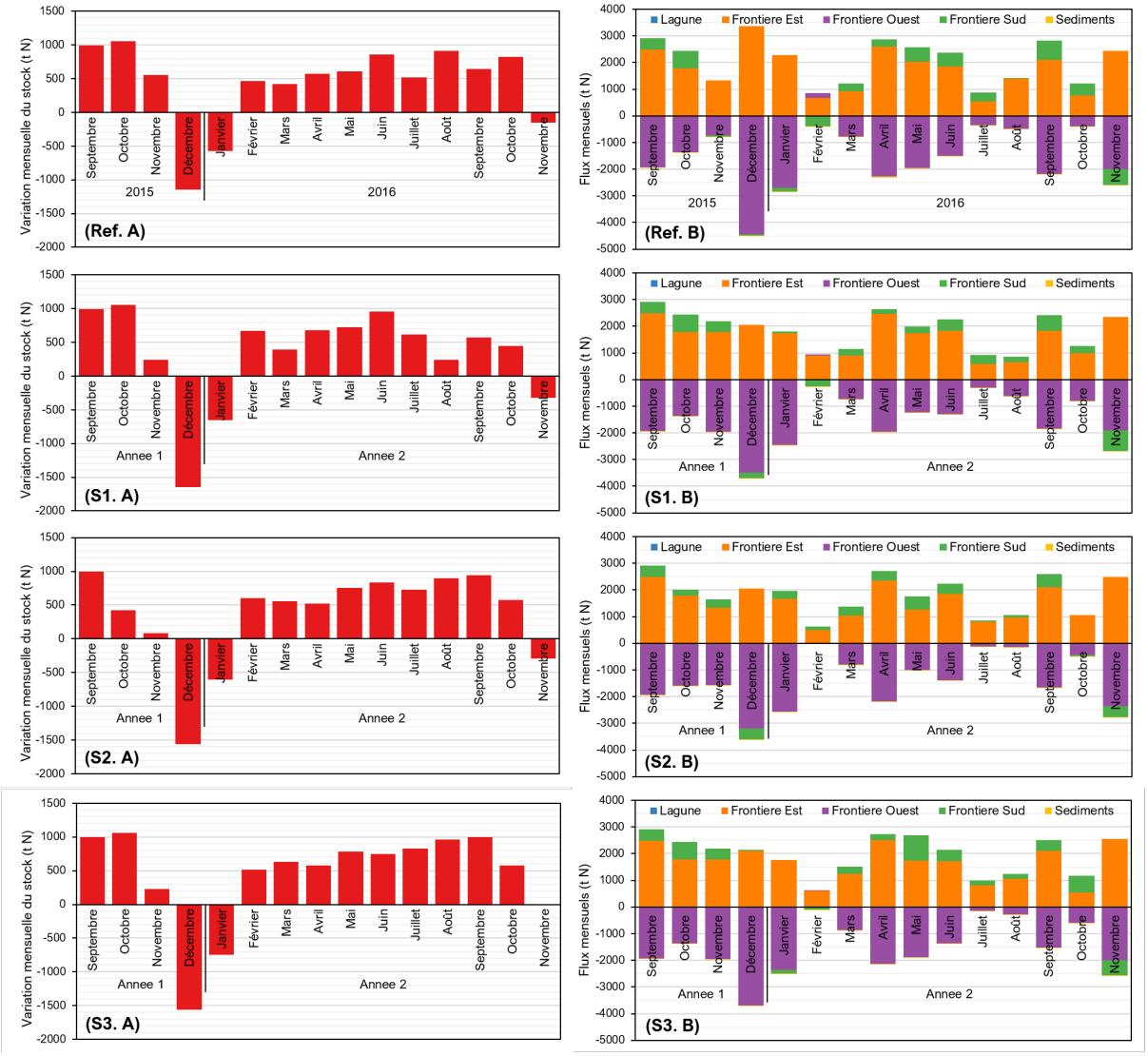


Figure 6.18 – Bilans mensuels de la variation du stock d'azote (A) et des flux entrants/sortants (B), sur les années 1 et 2, pour la simulation initiale (Ref) et les différents scénarii (S1, S2 et S3), pour la zone avant-côte.

Table 6.1 – Synthèse des bilans biogéochimiques en azote (exprimés en tonnes) pour les deux années modélisées pour la lagune de Thau. Les résultats pour la simulation de référence et les 3 scénarii sont affichés, décomposés en flux (est, ouest, fleuve et sédiments) et en stocks (Dstock). Les bilans sont calculés pour chaque année et pour les deux saisons automnales. Pour les périodes automnales, les flux et stocks sont aussi exprimées en pourcentages sur l'année concernée afin de représenter la part de ces périodes automnales dans le bilan annuel.

Ref	2015	2016
Période	Entre Mar. et Dec. 2015	Entre Jan. et Nov. 2016
Est	-52.37	-11.25
Ouest	-6.82	-0.40
Fleuve	2.20	16.77
Sédiments	-21.13	-7.40
Dstock (tN)	**-78.12**	**-2.28**

Automne 2015	
Entre Sep. et Dec. 2015	% sur l'année
-13.83	26%
-1.06	15%
0.19	9%
-5.79	27%
-20.49	**26%**

Automne 2016	
Entre Sep. et Nov. 2016	% sur l'année
-4.27	38%
-0.03	7%
14.30	85%
-3.41	46%
6.61	**-290%**

S1	Année 1	Année 2
Est	-55.51	-11.16
Ouest	-7.12	-0.81
Fleuve	16.49	16.77
Sédiments	-21.89	-6.93
Dstock (tN)	**-68.03**	**-2.13**

Automne 1	
-16.97	31%
-1.36	19%
14.48	88%
-6.56	30%
-10.40	**15%**

Automne 2	
-4.36	39%
-0.10	12%
14.30	85%
-3.37	49%
6.47	**-304%**

S2	Année 1	Année 2
Est	-57.31	-11.89
Ouest	-7.64	-1.16
Fleuve	30.59	16.77
Sédiments	-23.34	-6.45
Dstock (tN)	**-57.70**	**-2.77**

Automne 1	
-18.76	33%
-1.87	24%
28.58	93%
-8.03	34%
-0.08	**0%**

Automne 2	
-4.36	37%
-0.10	9%
14.30	85%
-3.37	52%
6.47	**-234%**

S3	Année 1	Année 2
Est	-56.36	-12.14
Ouest	-7.17	-1.02
Fleuve	18.84	16.77
Sédiments	-21.98	-6.90
Dstock (tN)	**-66.67**	**-3.28**

Automne 1	
-17.81	32%
-1.41	20%
16.83	89%
-6.65	30%
-9.04	**14%**

Automne 2	
-4.55	37%
-0.13	13%
14.30	85%
-3.37	49%
6.26	**-191%**

janvier à novembre, nous obtenons +5104 tN pour la simulation initiale, +4323 tN pour le scénario S1, +5511 tN pour le scénario S2 et +5853 tN pour le scénario S3. Ainsi, à plus long terme, le scénario S3 semble être le scénario le plus impactant. La différence entre le scénario S3 et le scénario S1 est importante bien qu'au niveau des forçages du modèle, seule l'intensité de la crue de La Vène (à l'intérieur de la lagune) différencie les deux scénarii.

Modification des bilans annuels

Afin de vérifier ces dernières conclusions, le tableau 6.1 synthétise les bilans calculés dans la section précédente pour les deux années de calcul et pour les différents scénarii envisagés.

Comme dans les sections précédentes, nous pouvons constater que la modification des événements de la période automnale de la première année a un impact direct, à court terme, sur les bilans biogéochimiques. Le bilan annuel pour la première année est toujours négatif pour la lagune de Thau, mais réagit positivement à la présence des nouveaux événements. Le scénario le plus favorable pour ce bilan reste le scénario S2. Ceci peut être expliqué par les apports fluviaux plus importants qui sont donc ajoutés à la période automnale. En comparaison, les deux scénarios S1 et S3 ont un impact presque équivalent sur les bilans de la lagune de Thau, avec

environ +10 tN et +11.3 tN, respectivement, par rapport à la simulation de référence. D'ailleurs, ces apports fluviaux survenant dans les différents scénarii S1, S2 et S3 représentent environ 90% des apports de l'année 1. D'ailleurs, on constate les mêmes différences de variations de stocks sur la période automnale de l'année 1 que sur l'année entière, en comparaison de la simulation de référence.

Sur la deuxième année, bien qu'il était difficile d'observer des différences plus long terme par rapport à la simulation de référence dans les sections précédentes, il est à noter de légère variation du bilan pour la lagune de Thau. Pour la simulation de référence, nous avons observé une variation négative d'environ -2,3 tN sur l'année 2. En comparaison, nous observons une variation de -2,1, -2,8, -3,3 tN respectivement pour les scénarii S1, S2 et S3. Ainsi, bien qu'à court terme, l'impact de tels événements peut être positif pour la lagune de Thau, les scénarii S2 et S3, plus extrêmes (intensité et récurrence) que le scénario S1 ont finalement un impact négatif sur les bilans de l'année 2. Ceci pourrait être expliqué par les échanges plus intenses avec l'avant-côte après ces événements, en fin d'année 1. L'avant-côte bénéficiant à plus long terme de la présence de ces événements, au détriment de la lagune de Thau. Ceci rejoint les résultats précédents avec un impact constaté des scénarii plus important pour la zone avant-côte.

En guise de synthèse, les figures 6.19 et 6.20 présentent ces bilans sous la forme de bloc-diagrammes. Ceux-ci viennent illustrer l'impact à moyen terme des différents scénarii envisagés.

6.4 Conclusion

L'objectif de cette partie a été l'étude de l'impact d'une potentielle évolution future des événements de type tempête ou crue sur l'écosystème de la lagune de Thau et de son avant-côte. Pour cela, trois scénarii de modification des événements ont été mis en place, permettant d'étudier un impact à court, moyen et long terme sur les bilans biogéochimiques de ces deux zones mais aussi sur l'évolution des composantes du réseau trophique. Les résultats concernant le scénario S1, composé d'un épisode cévenol supplémentaire durant l'automne de la première année, ont été étudiés en détail à court et moyen terme. L'influence des trois scénarii sur les bilans biogéochimiques et les producteurs primaires a ensuite été étudiée à court, moyen et long terme.

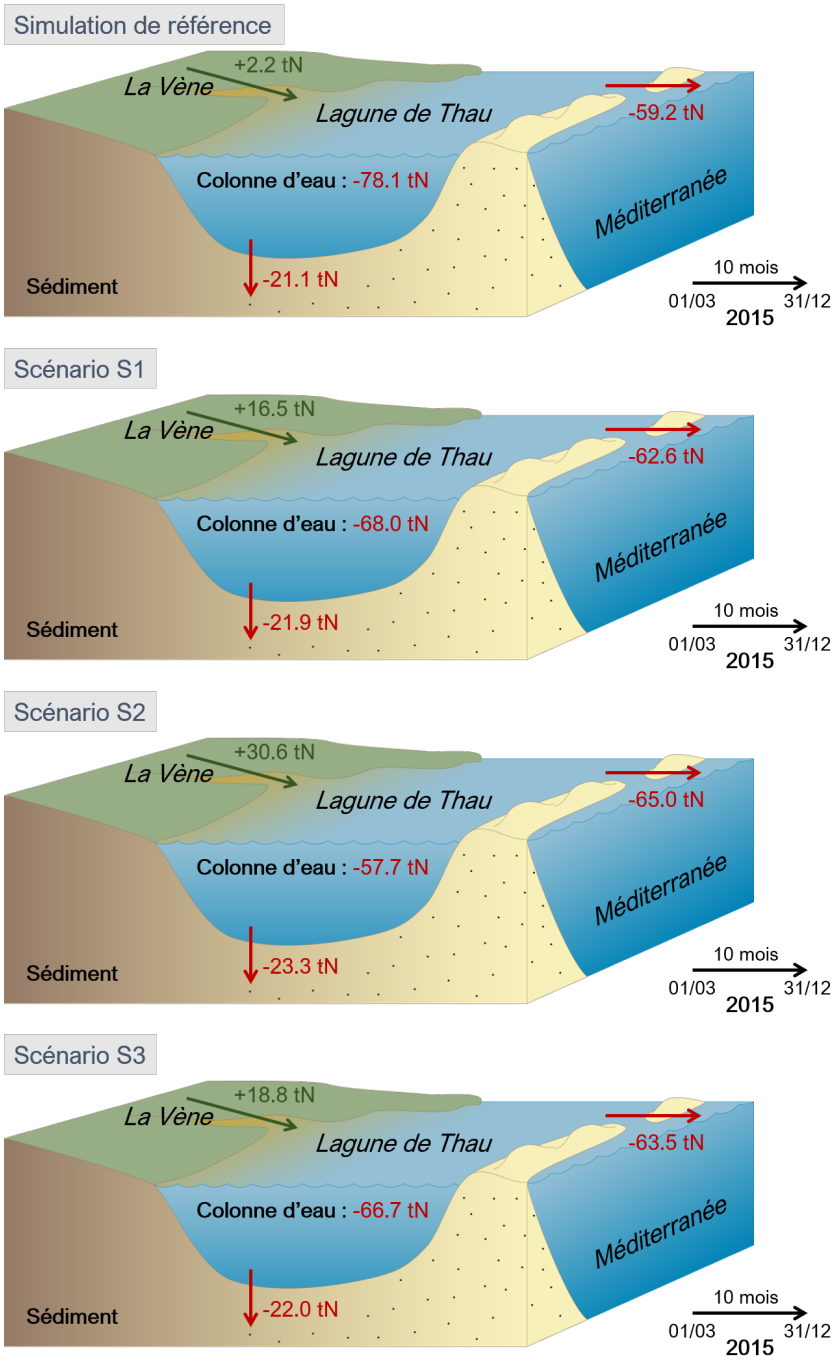


Figure 6.19 – Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau sur la **première année** pour les différents scénarios : simulation de référence, S1, S2 et S3.

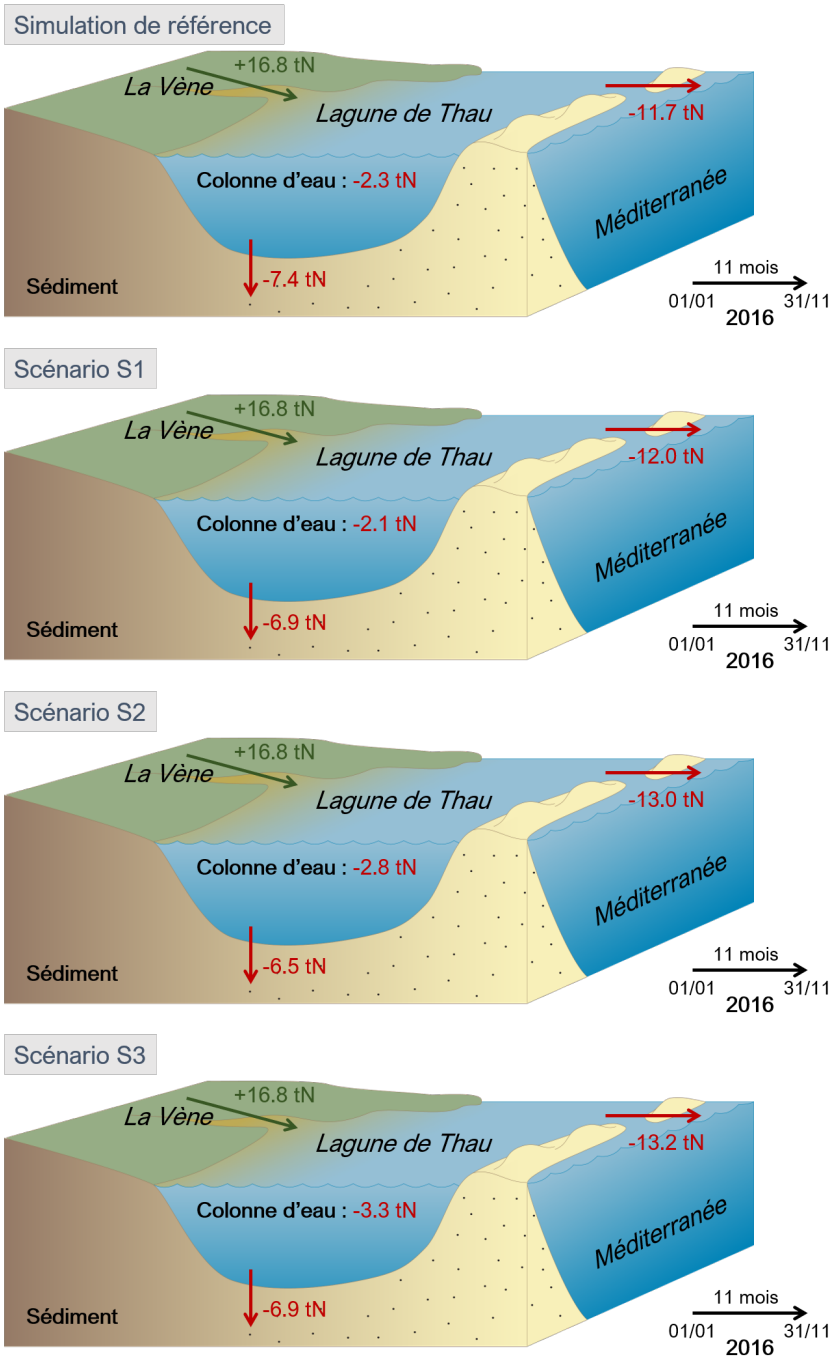


Figure 6.20 – Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau sur la **deuxième année** pour les différents scénarios : simulation de référence, S1, S2 et S3.

De l'analyse du scénario S1, il en résulte que les conséquences à court et moyen terme des événements du type épisode cévenol sur la masse d'eau dépendent beaucoup de la réactivité des différents compartiments du réseau trophique. En ce qui concerne le compartiment sédimentaire de la lagune de Thau, celui-ci réagit positivement à la présence d'un nouvel épisode cévenol et son activité reste différente des résultats obtenus pour la simulation initiale, longtemps après l'événement. L'inertie de la réponse de la masse d'eau au nouvel événement est plus rapide que celle du compartiment sédimentaire. Enfin, nous avons pu expliquer une certaine partie des variations de la biomasse du phytoplancton dans la lagune de Thau par la quantité de lumière disponible pendant l'événement.

Les résultats de modélisation concernant les trois scénarii ont montré que les événements intenses ont un impact plus important à court et moyen terme sur les bilans biogéochimiques de la lagune de Thau et de son avant-côte qu'à plus long terme, sur l'année suivante. Néanmoins, les résultats sont différents pour la lagune de Thau et l'avant-côte avec un impact plus fort sur la zone avant-côte. L'écosystème de la lagune de Thau semble assez résilient à long terme à une modification des événements extrêmes. Concernant l'évolution des producteurs primaires, nous avons modélisé une réponse immédiate de ceux-ci pour les événements des trois scénarii. A plus long terme, des différences sont notables mais restent plutôt faibles, avec une différence vis-à-vis de la simulation initiale plus grande pour l'avant-côte que pour la lagune de Thau.

Les deux processus étudiés en détails dans cette thèse ressortent de l'analyse des bilans à l'échelle annuelle. D'une part, les apports fluviaux représentent une composante très importante pour les bilans biogéochimiques de la lagune de Thau, via l'apport de matières dissoutes et particulaires dans la masse d'eau. Ces apports sont disponibles d'abord pour les espèces les plus réactives, affectant plus tard les maillons trophiques supérieurs. D'autre part, l'hydrodynamisme de la lagune de Thau et de son avant-côte durant ces types d'événements, contrôlée en particulier par les dynamiques atmosphériques, influencent grandement les échanges entre la lagune et la mer, et par extension les bilans biogéochimiques de la lagune de Thau. La prévalence de chacun de ces deux processus durant ces événements intenses a un impact à court, moyen et long terme sur les bilans biogéochimiques.

Chapitre 7

Conclusion et perspectives

7.1 Synthèse des résultats et discussions

Dans cette thèse, nous avons étudié l'impact des événements de tempêtes et de crues sur une partie de l'écosystème marin côtier de la lagune de Thau et son avant-côte. Par extension, en prenant en compte le contexte de changement climatique global et la potentielle modification de ces événements hydro-météorologiques sur la zone, nous nous sommes aussi intéressés à l'impact qu'aurait une modification des événements intenses de tempête et de crue. Une approche par modélisation couplée hydrodynamique-biogéochimique a été suivie.

Celle-ci s'est construite en plusieurs étapes. Tout d'abord, un travail en 0D a été effectué avec le développement du modèle ECO3M-S afin d'inclure un nouveau compartiment modélisant la pression trophique exercée par les huîtres sur le réseau trophique microbien dans la lagune de Thau. Ensuite, le travail en 3D a débuté avec la modélisation d'un événement unique, l'épisode cévenol de novembre 2008, afin de valider la démarche par modélisation couplée et de détailler certains processus à court terme dus à ce type d'événements. Un travail 3D sur une période plus longue a ensuite été effectué avec la modélisation des deux années 2015 et 2016 comprenant plusieurs événements intenses. Enfin, la simulation de référence effectuée sur ces deux années a permis de tester des scénarii de changements des événements hydro-météorologiques intenses et d'évaluer l'impact de ces modifications sur les bilans biogéochimiques et les producteurs primaires de la lagune de Thau et de son avant-côte.

7.1.1 Développement des outils de modélisation numérique

Durant cette thèse, le modèle biogéochimique ECO3M-S a été développé pour s'adapter au mieux à la zone d'étude. Cet objectif représente finalement un des objectifs techniques sous-jacent du travail effectué durant cette thèse. Les activités ostréicoles dans la lagune de Thau sont intenses et l'impact des organismes filtreurs sur la chaîne trophique est non négligeable. Pour répondre à cette problématique, le modèle inclut désormais un nouveau compartiment ayant pour objectif de modéliser le forçage important exercé par les huîtres sur les compartiments trophiques inférieurs (bactéries, phytoplancton, zooplancton) mais n'ayant pas pour vocation la modélisation réaliste de leur biomasse. L'introduction de ce nouveau compartiment a fait l'objet d'une publication dans *Marine Ecology Progress Series* (Caillibotte et al. (2020) et repose sur les équations du modèle de Chapelle et al. (2000). Elle se base sur un travail en 0D modélisant donc la dynamique d'un volume d'eau, sans transport hydrodynamique.

Par comparaison à des observations effectuées lors d'une étude en mésocosme (Mostajir et al., 2015) et via l'utilisation d'une procédure d'optimisation des paramètres de contrôle du modèle biogéochimique, ce travail en 0D a permis (1) d'identifier les paramètres de contrôle les plus sensibles du modèle, (2) de tester la validité du nouveau compartiment comprenant les huîtres et (3) d'étudier l'impact des huîtres sur une colonne d'eau.

Dans cette étude, les paramètres de contrôle les plus sensibles identifiés étaient liés aux processus contrôlant la dynamique des bactéries, confirmant leur grande importance dans le fonctionnement du réseau trophique microbien. De plus, les paramètres liés à la température ont montré une grande sensibilité à la procédure d'optimisation. La validité du nouveau compartiment modélisant le forçage par les huîtres a été confirmée d'une part par la bonne adéquation du modèle avec les observations en mésocosmes et d'autre part par la faible sensibilité des paramètres de contrôle pour ce nouveau compartiment, confirmant leur robustesse.

Enfin, nous avons identifié un impact important de la présence des huîtres sur le réseau trophique microbien. La biomasse de phytoplancton a nettement diminué, dans le modèle avec les huîtres, rendant le système plus hétérotrophe. Nous avons observé une augmentation de la biomasse bactérienne, expliquée par une diminution de la compétition avec le phytoplancton

pour l'assimilation des nutriments. Les résultats de simulation montrent une augmentation de la biomasse de micro-zooplancton, résultant de la dynamique du nano-zooplancton bactérivore jouant le rôle de lien trophique intermédiaire entre les bactéries et ce micro-zooplancton. En conclusion, dans cette étude, les huîtres semblent favoriser les bactéries et le micro-zooplancton, tandis que la communauté phytoplanctonique est plutôt impactée négativement par leur présence.

7.1.2 Modélisation d'un épisode cévenol unique

Une première expérience de simulation 3D a été effectuée sur la modélisation de l'épisode cévenol de novembre 2008. Un épisode cévenol est un événement typique de la région faisant intervenir une tempête plus ou moins marquée ainsi qu'une pluviométrie importante entraînant une augmentation des apports fluviaux via les fleuves côtiers. Cette première expérience a pu valider la démarche méthodologique, ainsi que donner des éléments de compréhension supplémentaires à l'analyse de ce type d'événements.

D'un point de vue hydrodynamique, nous avons constaté un remplissage de la lagune commençant avant l'apex de l'événement et généré par la diminution de la pression atmosphérique et la montée du niveau d'eau à la côte. Après cet apex, nous avons pu constater une vidange des eaux de la lagune vers la zone d'avant-côte. De plus, la tempête entraîne la formation de jets côtiers aussi bien dans la lagune de Thau que sur la zone avant-côte, forçant ainsi un transport « longshore », le long du littoral.

D'un point de vue biogéochimique, un tel événement de crue apporte en effet une grande partie de matière dissoute et particulaire dans la lagune de Thau, mais les échanges avec la mer étant intenses, une grande part de ceux-ci sont redirigés vers l'avant-côte. Enfin, la biomasse de phytoplancton ne semble pas être stimulée par les apports fluviaux durant cet événement et ceci est expliqué par un manque de lumière et une limitation par la température faible des eaux de crues.

7.1.3 Validation du modèle sur les années 2015-2016 avec plusieurs événements intenses

Le modèle couplé a ensuite été appliqué à une période pluriannuelle plus longue. Ce modèle a été validé qualitativement par comparaison avec des observations *in situ* disponibles sur la zone d'étude. L'une des principales originalités et difficultés du travail de modélisation effectué dans cette thèse réside dans le choix de modéliser à la fois la zone côtière avant-côte et à la fois la dynamique biogéochimique de la lagune de Thau. Les résultats présentés ici montrent en effet des dynamiques très différentes pour ces deux zones bien qu'elles soient reliées géographiquement par les canaux de Sète et Marseillan.

D'un point de vue hydrodynamique, la configuration du modèle couplé SYMPHONIE - ECO3M-S développée durant cette thèse montre une bonne adéquation avec les observations *in situ* et confirme la possibilité de représenter numériquement l'hydrodynamisme des deux milieux simultanément. Elle peut être considérée comme performante vis-à-vis de cet objectif technique. Un point important dans ce travail est la calibration des échanges entre la lagune et la mer, qui sont nécessaires pour représenter de façon précise non seulement la circulation d'eau, mais également la salinité et la température de l'eau dans l'ensemble de la lagune de Thau. Le modèle hydrodynamique repose sur des lois physiques déterministes et bien représentées, contrairement au modèle biogéochimique représentant des processus dont la complexité est encore parfois mal représentée.

D'un point de vue biogéochimique, la configuration utilisée dans cette thèse peut montrer des écarts importants par rapport aux observations *in situ* selon les variables biogéochimiques considérées. En ce qui concerne la dynamique du phytoplancton dans notre simulation de référence effectuée sur 2015-2016 (chapitre 5), il semblerait que les résultats pour l'avant-côte soient plus proches de la réalité observée que les résultats pour la lagune de Thau. En effet, bien que dans la lagune, les blooms printaniers soient bien appréhendés par le modèle, les augmentations de biomasse phytoplanctonique durant l'hiver 2015-2016 ou en fin de période estivale ne sont pas bien représentées par le modèle couplé. Ceci peut être causé par plusieurs raisons.

L'hiver 2015-2016 a été un hiver particulièrement chaud et ceci a pu influencer la structure et le fonctionnement du réseau microbien de la lagune de Thau. Des changements dans les

espèces les plus abondantes ont pu être d'ailleurs constatés pendant les échantillonnages et observations de terrain avec des espèces plus petites favorisées par la hausse de la température de l'eau, vis-à-vis des espèces plus grosses (Trombetta et al., 2019). Ces changements ont été observés aussi dans le modèle avec une diminution de la biomasse du plus gros phytoplancton (micro-phytoplancton) et une augmentation de la biomasse des plus petits phytoplanctons, par rapport à l'année 2015. Néanmoins, l'adaptation physiologique des espèces à des changements environnementaux est difficilement reproductible par le modèle déterministe ECO3M-S dont les paramètres de contrôle sont fixes. De plus, nous expliquons aussi les écarts du modèle, par rapport à la situation réelle observée sur le terrain, par une biomasse simulée de zooplancton trop importante pour permettre le déclenchement d'un bloom en hiver, en raison de la pression de prédation trop haute.

Enfin, en lien avec le calcul des bilans biogéochimiques pour la lagune de Thau et son avant-côte, nous avons constaté que l'année 2015 est une année particulièrement sèche, avec peu de précipitations sur la zone et donc peu d'apports fluviaux. Ceci est particulièrement vrai pour la période automnale qui concentre généralement les apports très ponctuels et intermittents de la Vène, fleuve principal du bassin-versant de la lagune de Thau. Ainsi, avec des apports fluviaux minimisés, la quantité de matière disponible pour la croissance des premiers maillons de la chaîne trophique est faible, ce qui induit des dynamiques particulières. A l'inverse, on constate que l'événement d'octobre 2016 a un impact à court terme sur les bilans au sein de la lagune de Thau. Ceci ouvre donc plusieurs questionnements quant à l'importance de ces apports pour le fonctionnement biogéochimique de la lagune de Thau. Le chapitre suivant s'intéresse donc à l'étude de scénarii, en lien avec ces questionnements.

7.1.4 Modulation des événements extrêmes

Afin de répondre à l'objectif principal de cette thèse, différents scénarii modifiant la récurrence ou l'intensité des événements hydro-météorologiques intenses en automne ont été mis en place. Cela afin d'étudier la réponse à court, moyen et long terme (1 an) sur l'écosystème de la lagune de Thau et de son avant-côte.

Trois scénarii ont été envisagés et leurs impacts sur les résultats de modélisation ont été comparés à ceux de la modélisation des années 2015-2016, considérée comme référence. La réponse des deux zones d'intérêt aux trois scénarii est différente, que ce soit à court ou plus

long terme. En étudiant de façon plus détaillée l'impact à court et moyen terme d'un scénario, les résultats de modélisation montrent que la réponse de l'écosystème simulé dépend beaucoup de la rapidité des processus biogéochimiques mis en jeu dans la colonne d'eau. L'inertie de cette réponse est différente selon les composantes du réseau trophique microbien, que ce soit pour la lagune de Thau ou pour son avant-côte. En effet, les premiers maillons de la chaîne trophique (bactéries et phytoplanctons) vont être très réactifs à la disponibilité en nutriments et matière dissoute dans la masse d'eau. L'apport de matières fluviales par exemple a donc un impact direct et court terme sur ces compartiments. Les chaînons trophiques supérieurs, dépendant souvent d'une activité de prédation sur ces petites espèces, réagissent donc moins rapidement à ce type d'apports.

Par ailleurs, l'inertie du compartiment sédimentaire est plus importante que celle de la masse d'eau. Ainsi, les quantités de matière stockées dans le sédiment sont disponibles à plus long terme. La reminéralisation de ce stock sédimentaire, injectant une quantité de matière dissoute dans la masse d'eau, modifie les bilans biogéochimiques sur une échelle de temps plus longue que d'autres flux liés aux processus hydrodynamiques tels que les échanges avec l'avant-côte.

Enfin, l'impact à long terme des trois scénarii a été étudié et montre une modification plus prononcée à long terme pour la zone avant-côte que pour la lagune de Thau. De même, en ce qui concerne la biomasse de producteur primaire, l'impact à long terme des trois scénarii reste visible sur l'année suivante sur l'avant-côte. Cela n'est pas le cas pour la lagune de Thau dont l'écosystème apparaît plus résilient à une modification des événements hydrométéorologiques intenses sur la zone. En terme de bilans biogéochimiques pour la lagune de Thau, à l'échelle annuelle, on constate en effet des écarts minimes entre les différents scénarii envisagés, ce qui va dans le sens d'une résilience de l'écosystème, vis-à-vis de la modification des événements intenses.

7.1.5 Influence non réciproque de l'avant-côte sur la lagune de Thau

Durant cette thèse, nous nous sommes intéressés à la fois à la zone de la lagune de Thau et à son avant-côte et l'évolution de ces deux zones n'est pas équivalente. L'avant-côte est sous l'influence de la circulation océanique sur le plateau du Golfe du Lion et où est en particulier

présent la zone de dilution du Rhône (Souchu et al., 1997 ; Estournel et al., 2003 ; Gatti et al., 2006 ; Fraysse, 2014). De plus, d'autres fleuves, comme l'Hérault par exemple, peuvent affecter cette zone et induire un apport en matière dissoute disponible pour le développement des producteurs primaires. Cette thèse a mis en avant le fait que les flux de matière échangés entre l'avant-côte et la mer ouverte durant les périodes de tempêtes de sud à sud-est sont très importants, par rapport aux flux échangés entre la lagune de Thau et son avant-côte. Les ordres de grandeurs ne sont pas comparables et l'influence de la lagune de Thau sur le bilan biogéochimique de l'avant-côte durant ces périodes est très faible. De plus, la dilution de la quantité de matière reçue par l'avant-côte depuis la lagune de Thau est rapide et très importante. Ainsi, l'influence de ces apports pour l'avant-côte reste assez faible.

Au contraire, en ce qui concerne la dynamique de la lagune de Thau durant les tempêtes et les crues automnales intenses, le bilan biogéochimique de celle-ci est fortement influencé par les échanges avec la mer ouverte. Par exemple, la quantité d'azote échangée avec la mer représente en moyenne un peu plus de 60% de la variation du stock d'azote pour la lagune de Thau sur l'année. Durant les périodes de tempête de sud-est, pour le bilan biogéochimique de la lagune de Thau, les flux les plus importants sont ceux échangés avec la mer. Cette observation est d'ailleurs en accord avec l'étude de Souchu et al. (1997) estimant une possible entrée du panache du Rhône dans la lagune uniquement pour ce type d'événements automnaux et hivernaux, alors qu'aucune influence n'a pu être mise en évidence en été.

Les résultats de modélisation obtenus durant cette thèse mettent en exergue une influence non réciproque de l'avant-côte sur la lagune de Thau en terme de bilan biogéochimique, suite à des événements de tempêtes ou de crues.

7.1.6 Un impact dépendant du type d'événement intense

Tout au long des expériences de modélisation effectués durant cette thèse, deux flux sont souvent ressortis des discussions autour des résultats obtenus. Il s'agit d'une part des apports fluviaux, et d'autre part des échanges entre la lagune et la mer. Ces deux flux, intensifiés ponctuellement par la présence d'événements hydrométéorologiques intenses, influencent grandement les bilans biogéochimiques à l'échelle de la lagune, aussi bien à court qu'à long terme. La rivière Vène a un fonctionnement très intermittent et son débit est principalement contrôlé par les précipitations intenses qui surviennent en automne. Les échanges avec la

mer sont contrôlés par la marée, l'hydrodynamisme dans la lagune et sur l'avant-côte, et les différences de niveaux de la mer liées aux forçages atmosphériques.

Au travers des résultats présentés dans les chapitres 4, 5 et 6, deux événements très similaires peuvent être comparés. Il s'agit de deux épisodes cévenols : novembre 2008 et octobre 2016. Ces deux événements se ressemblent d'un point de vue météorologique avec les mêmes mouvements dépressionnaires, à l'origine de vents intenses provenant du sud-est et déplaçant une masse d'air chaude et humide. Cela a pour effet des précipitations intenses, elles-mêmes causant des crues intenses des fleuves côtiers. Néanmoins, ces deux événements se différencient par la prévalence de l'un des deux flux évoqués précédemment. La crue de la rivière « La Vène » pour novembre 2008 est moins intense mais légèrement plus longue dans le temps que la crue d'octobre 2016. Les dynamiques de vent et de pression au-dessus de la zone d'étude se ressemblent très fortement.

Grâce aux calculs des bilans effectués pour ces deux événements, on constate l'effet positif d'un apport plus important de la part des fleuves côtiers. Cet effet est constaté à court terme, bien que d'autres processus, comme la disponibilité de la lumière ou la température de l'eau, puissent expliquer un effet différent sur les producteurs primaires. Le bilan de l'événement d'octobre 2016 apparaît plus équilibré que l'événement de novembre 2008, durant lequel la quantité de matière exporté vers la mer était trop important par rapport à la quantité de matière apporté par la crue.

Ainsi, les fonctions d'exportation vers la mer et d'importation de matières fluviales sont deux composantes très importantes pour déterminer l'effet court terme, positif ou négatif , d'un événement intense sur la lagune de Thau.

7.1.7 Effets contradictoires des événements intenses sur les bilans biogéochimiques

A court terme, de nombreux effets contradictoires concernant l'impact des événements intenses sur l'évolution des producteurs primaires et des bilans biogéochimiques ont été mis en évidence durant ce travail de thèse. Cela concerne aussi bien leur évolution à court terme que l'évolution à plus long terme.

Dans un premier temps, la partie concernant la modélisation de l'épisode cévenol de novembre 2008 (chapitre 4), a pu mettre en évidence plusieurs limitations au développement du phytoplancton bien que les apports fluviaux en nutriments et matière particulaire dans la lagune de Thau durant cet événement aient été importants. Nous avons identifié une possible limitation par la lumière et par la température tandis que l'apport en nutriment semblait être suffisant au développement de la biomasse phytoplanctonique. Ces résultats vont dans le sens des conclusions de Fouilland et al. (2012) sur cette même période. De plus, la modélisation 3D mise en place nous a permis d'estimer les flux échangés avec la mer, et également les échanges avec le sédiment. Le phénomène de remplissage puis vidange de la lagune lors d'une telle tempête exporte environ 64% de la quantité d'azote apportée par la crue. Enfin, une partie de l'azote présent dans la masse d'eau durant l'événement est stocké dans les sédiments et pourra être reminéralisé à plus long terme. A court terme, à l'échelle d'un événement automnal, de nombreux effets contradictoires peuvent expliquer que la biomasse du phytoplancton ne réponde pas positivement à l'apport de matières fluviales.

A plus long terme, dans un second temps, l'impact des changements globaux pourrait avoir des effets contradictoires sur l'évolution à long terme des producteurs primaires et des bilans biogéochimiques sur une zone côtière telle que la lagune de Thau et son avant-côte. En effet, l'impact du changement climatique global pourrait avoir des conséquences locales consistant en une plus grande sécheresse durant l'année (Michaelides et al., 2018) avec une période estivale plus calme, mais aussi une augmentation de l'occurrence des crues intenses sur la zone nord-ouest méditerranéenne (Quintana-Seguí et al., 2011 ; Météo-France, 2018). Ceci est déjà un effet contradictoire du changement climatique sur le climat local.

De plus, bien que les zones littorales comme les lagunes sont propices à des impacts anthropiques forts sur le milieu marin entraînant plutôt une eutrophisation des milieux (Souchu et al., 2010 ; Cloern et al., 2014), certaines études locales montrent plutôt une oligotrophisation de la lagune de Thau suite à la mise en place de mesures de gestion de l'environnement (Collos et al., 2003 ; Derolez et al., 2019 ; Derolez et al., 2020) telles que des stations d'épuration. En outre, cela s'accompagne aussi avec un changement et/ou adaptation des espèces présentes dans la lagune (Derolez et al., 2020). A la vue de nos résultats de modélisation concernant l'impact d'une modification des événements intenses de tempête et de crue, il en ressort que ces événements pourraient augmenter l'export de matière depuis la lagune de Thau vers son

avant-côte. En conséquence, si on suppose une augmentation de la récurrence des tempêtes et des crues sur la zone, nous pouvons nous attendre à un export accru de matière depuis la lagune de Thau vers l'avant-côte. Cela pourrait donc contribuer davantage à l'oligotrophisation constatée par Derolez et al. (2020).

7.2 Perspectives

7.2.1 Notion de degré de liberté du modèle

Le modèle biogéochimique ECO3M-S est un modèle dit déterministe qui déduit un état du système à l'instant t de son état à l'instant $t-1$ (correspondant à l'itération en temps précédente) à partir de processus biogéochimiques définis en amont par des paramètres de contrôle fixes. Ainsi, il est impossible pour le modèle d'appréhender une adaptation des organismes modélisés à différents changements environnementaux, par exemple. La publication publiée dans *Marine Ecology Progress Series* (Caillibotte et al., 2020), s'intéressant à la calibration du modèle biogéochimique pour une configuration 0D en un point de la lagune de Thau, a mis en évidence une grande dépendance du modèle à certains paramètres, ainsi que des valeurs de paramètres optimisés qui peuvent être finalement éloignées de leur valeur initiale. Les valeurs initiales de ces paramètres sont les valeurs utilisées pour le modèle 3D dans cette thèse. En conséquence, les paramètres utilisés dans la configuration 3D du modèle couplé de cette thèse pourraient ne pas être les mieux adaptés à la zone de la lagune de Thau. Néanmoins, ce choix a été effectué en raison de l'emprise géographique de notre modèle, prenant en compte en grande partie le Golfe du Lion. D'ailleurs, nous avons constaté que le comportement simulé du phytoplancton sur l'avant-côte correspond bien aux observations *in situ* et ceci valide l'utilisation des paramètres présentement utilisés pour cette zone.

Les paramètres utilisés pour définir les processus biogéochimiques modélisés proviennent d'une étude approfondie des caractéristiques des espèces présentes dans le Golfe du Lion (Auger et al., 2011) et les résultats présentés durant cette thèse confirment la validité de cette démarche au niveau de l'avant-côte. En revanche, la modélisation de la zone de la lagune de Thau, dont la biodiversité riche possède des dynamiques propres a mis en évidence la nécessité d'effectuer un travail sur l'optimisation des paramètres du modèle 3D vis-à-vis de cette zone. Ce travail pourrait être effectué de manière approfondie pour de futurs développements. Dans

le même temps, il pourrait être envisagé de distinguer ces deux zones dans le processus de modélisation afin de définir des paramètres de contrôle spécifiques correspondants (1) à la lagune de Thau d'une part et (2) au Golfe du Lion d'autre part.

Une autre perspective de développement pour le modèle biogéochimique serait d'ajouter de nouveaux groupes fonctionnels. En effet, nous modélisons ici un écosystème lagunaire avec une biodiversité importante avec un nombre limité de compartiments biogéochimiques. Par exemple, un modèle avait déjà été développé pour la lagune de Thau (Chapelle et al., 2000 ; Plus et al., 2003 ; Plus et al. 2006). Il intègre notamment l'impact des huîtres (Chapelle et al., 2000) et également l'impact des macrophytes (Plus et al., 2003) en ne décrivant que le cycle de l'azote. Ces derniers ont une grande influence sur les cycles biogéochimiques dans la lagune de Thau. Ils sont présents sur une surface importante (Gerbal et Verlaque, 1995 ; SMBT, 2012). Ces macrophytes peuvent avoir un rôle important dans la disponibilité en nutriments des autres compartiments modélisés et à faible profondeur ceux-ci représentent une grande part de la production primaire (Plus et al., 2006). De plus, ils stabilisent le sédiment et ralentissent les mouvements de masse d'eau augmentant le dépôt de matière sur le fond. Leur rôle non négligeable pour l'écosystème de la lagune de Thau est une perspective de développement pour le modèle couplé développé dans cette thèse. Celui-ci inclut en effet la partie pélagique mais de futurs travaux pourraient inclure également une partie benthique.

7.2.2 Echanges avec le sédiment

Le modèle couplé comprend actuellement un couplage simple avec un compartiment sédimentaire représentant les processus de dépôt de matière particulaire sur le fond (MOP non-vivante et micro-phytoplancton) et de reminéralisation effectuée dans le sédiment, relâchant ainsi une certaine quantité de matière dissoute dans la colonne d'eau (Soetaert et al., 2000). Il ne comprend pas actuellement la remise en suspension du sédiment liée à l'hydrodynamisme de la colonne d'eau, conséquence de l'influence du courant et des vagues sur le fond. Néanmoins, cette première approche a montré que les événements, tels que les épisodes cévenols, stimulent les échanges avec le sédiment. Le dépôt de sédiment peut être augmenté par des apports en matière particulaire, depuis la mer ou depuis la terre. Le flux de matière dissoute depuis le sédiment est augmenté en conséquence, en raison de la quantité de matière accrue stockée

dans le compartiment sédimentaire. La quantité de matière stockée peut donc être réutilisée à plus long terme.

Pour plus de réalisme de la part du modèle, il faudrait certainement inclure cette remise en suspension du sédiment qui peut être un processus majeur dans les zones où la bathymétrie est faible et induit une interaction forte entre les vagues et le fond. Ce nouveau processus pourrait amener d'abord un flux de matière particulaire depuis le sédiment vers la colonne d'eau, suite à la remise en suspension. Cela induirait un flux de matière dissoute vers la colonne d'eau, plus important que pour le modèle actuel, avec la présence du processus de reminéralisation à la fois dans le sédiment (processus déjà inclus) et à la fois dans la colonne d'eau (suite à un apport de matière particulaire dans la colonne d'eau). Durant les événements intenses, l'hydrodynamisme dans la lagune mais également les vagues (non modélisées) sont accrues, ce qui affecte certainement ce processus de remise en suspension.

La modélisation de la remise en suspension du sédiment a déjà de nombreuses applications littorales ou fluviales pour des problématiques de transport de sédiments et d'évolution morphodynamique du littoral (par exemple Petti et al., 2018). La resuspension du sédiment peut être due à l'action du courant et des vagues sur le fond et des formalismes théoriques ont déjà bien été établis (par exemple Soulsby, 1997).

7.2.3 Impact du changement climatique global

Les effets du changement climatique global sur les climats locaux sont encore mal connus et nous avons étudié dans cette thèse l'impact d'une seule composante : les événements hydrométéorologiques. Néanmoins, des études récentes montre de potentielles modifications du climat sur la zone Méditerranéenne (Giorgi, 2006 ; Lionello et Giorgi, 2007 ; Cuttelod et al., 2009 ; Sabatier, 2009 ; Ullmann, 2009 ; Quintana-Seguí et al., 2011).

En terme de perspective de ce travail de thèse sur le sujet de l'impact du changement climatique sur les écosystèmes marins côtiers, nous pourrions nous intéresser à l'avenir sur les effets de la hausse de la température, prévue pour la zone méditerranéenne dans les années et décennies à venir. Ces questions sont déjà des considérations actuelles pour la lagune de Thau (par exemple Courboulès, 2020 ; Trombetta et al., 2021 ; Soulié et al., 2022).

De plus, nous pourrions envisager d'étudier, avec certainement des modèles différents, l'impact de l'acidification des océans sur les écosystèmes côtiers par exemple. Dans cet exemple, la littérature scientifique met en avant une part grandissante de preuve de l'impact d'une hausse du pH de l'eau sur la santé des huîtres, affectant leur développement, leur survie, leur croissance et leur physiologie (par exemple Barton et al., 2012 ; Ginger et al., 2014 ; Wang et al., 2016 ; Lemasson et al., 2017 et références incluses). Cela pourrait devenir une considération particulièrement importante pour une zone comme la lagune de Thau, où une grosse partie de l'activité économique locale est basé sur l'ostréiculture.

Ces études doivent être menées de façon pluridisciplinaire et mettre en œuvre des efforts aussi bien en modélisation numérique que via des observations in situ et des suivis long terme sur la zone d'étude.

7.2.4 Modélisation et observation du milieu

Le lien entre le processus de modélisation et les activités d'observation du milieu naturel est très fort. Il est nécessaire de recourir à des efforts conjoints pour améliorer ces deux activités et notre compréhension de l'environnement.

Comme évoqué dans la partie introductive, Reichert et al. (2018) propose de voir l'approche par modélisation numérique comme un cycle dans lequel la comparaison entre résultat de modèle et observations *in situ* est une étape à part entière (figure 1.11) et permet, par itération, d'améliorer le modèle en validant ou invalidant certains processus pris en compte, permettant de mieux comprendre le fonctionnement du système modélisé. Ainsi, il est indispensable pour obtenir des modèles robustes d'acquérir des observations. Dans ce cadre, les observations doivent correspondre aux objectifs de développement du modèle et à ses applications.

Néanmoins, cette comparaison n'est pas toujours simple. Par exemple, une des variables du modèle biogéochimique ECO3M-S utilisé durant cette thèse est la concentration en chlorophylle a, obtenu en prenant en compte certains processus biogéochimiques telle que la croissance du phytoplancton. En pratique, sur le terrain, il est possible de mesurer à haute-fréquence la fluorescence de l'eau grâce à des capteurs optiques. Cette mesure est ensuite convertie en concentration en chlorophylle a. Il existe une incertitude sur cette conversion, de même qu'il existe évidemment une incertitude dans le calcul effectué par le modèle. En conséquence, la

comparaison n'est pas aisée et ces incertitudes doivent être prises en compte dans la validation du modèle.

Dans cette thèse, nous avons utilisé un modèle complexe, en trois dimensions, modélisant une période longue et prenant en compte de nombreux processus hydrodynamiques et biogéochimiques. Ainsi, il était indispensable de trouver de nombreuses observations, avec une bonne couverture spatiale et temporelle et avec une fréquence d'acquisition importante. C'était l'objectif de l'inventaire de données effectué durant la thèse. En ce qui concerne l'observation haute-fréquence, le service national d'observation COAST-HF souhaite d'ailleurs acquérir ce type de données. Son objectif est à la fois (1) d'étudier des phénomènes à l'échelle décennale et pluri-décennale, permettant de caractériser des états de référence et déterminer des tendances, et (2) d'étudier des phénomènes ponctuels, liés par exemple aux événements extrêmes mais aussi des phénomènes courts comme les blooms planctoniques. Ces derniers, d'une durée moyenne de 15-20 jours, ne peuvent être observés avec des relevés basse-fréquence (généralement, une mesure toutes les 1 à 2 semaines).

Enfin, la modélisation peut en retour aider à l'observation. L'acquisition d'observations haute-fréquence est difficile et nécessite beaucoup de moyens, aussi bien en terme d'installation que de maintenance. Les résultats de modélisation, en déterminant les périodes les plus adaptées, autour d'événements extrêmes par exemple, pourrait permettre de mieux répartir dans le temps les efforts fournis pour l'acquisition de données *in situ*.

7.2.5 Modélisation en boîte de la lagune de Thau

Les résultats de modélisation de cette thèse ont été peu représentés sous forme de cartes. Des cartes ont été présentées dans le chapitre 4 afin de mettre en évidence des dynamiques spatiales, à l'échelle d'un événement intense, concernant les courants (figure 4.8), les nutriments (figure 4.11), ou encore les micro-organismes (par exemple figures 4.10 et 4.16). Par la suite, ce type de résultats a peu été mis en avant du fait de la certaine homogénéité spatiale des résultats biogéochimiques pour la lagune de Thau. Cela est visible sur la figure, présentant des résultats de modélisation avec des dynamiques semblables en plusieurs stations dans la lagune de Thau.

Dans une étude récente, Pete et al. (2020) utilisent un modèle « en boîte », considérant uniquement trois boîtes pour la lagune de Thau :

- (1) la zone des eaux-blanches à l'est, en connexion directe avec la mer,

- (2) une zone comprenant la crique de l'angle et les fermes ostréicoles de Bouzigues,
- (3) la partie ouest restante de la lagune, comprenant les fermes ostréicoles proches de Marseillan.

Dans chaque boîte, le modèle GAMELag permet de représenter différents compartiments biologiques et différents flux de matière. Ce modèle, plus simple que le modèle ECO3M-S, a été développé pour des applications de management et d'évaluation de la qualité de l'eau en lien avec la Directive Cadre dur l'Eau. Aux frontière de ces boîtes, les échanges hydrodynamiques sont pris en compte, et calculés au préalable avec un modèle hydrodynamique de la lagune de Thau (MARS-3D). Enfin, ils utilisent aussi un modèle DEB (« Dynamic Energy Budget ») pour calculer la croissance des huîtres.

Les résultats de modélisation obtenus pendant cette thèse vont aussi dans le sens de ce fonctionnement en boîtes, homogènes du point de vue biogéochimique. La boîte (1), en lien direct avec la mer, est fortement influencée par les échanges entre la lagune et la mer. La boîte (2), à la sortie de la rivière Vène, est fortement influencée par les apports fluviaux provenant du bassin-versant de Thau. La dernière boîte correspond aussi à une région en lien avec la mer, via le grau de Pisse-Saumes. Nous avons mis en évidence dans cette thèse l'importance des fonctions d'exportation vers la mer et d'importation de matières fluviales dans les bilans de la lagune de Thau et les boîtes définies par Pete et al. (2020) peuvent prendre en compte ces fonctions. Cette représentation de la lagune de Thau semble donc être une bonne alternative de développement pour des modèles ayant des applications de gestion du milieu ou répondant à des questions sociaux-économiques.

Références

Ali, Md.Hossain, et I. Abustan. 2014. « A New Novel Index for Evaluating Model Performance ». Journal of Natural Resources and Development 4 (janvier) : 1-9. https ://doi.org/10.5027/jnrd.v4i0.01.

Allen, J.I., P.J. Somerfield, et J. Siddorn. 2002. « Primary and Bacterial Production in the Mediterranean Sea : A Modelling Study ». Journal of Marine Systems 33-34 (juin) : 473-95. https ://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00072-6.

Amanieu, M., B. Baleux, O. Guelorget, et P. Michel. 1975. « Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaïgue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). » *Vie Et Milieu* XXV : 175-204.

Amarouche, K., et Akpınar, A. 2021. « Increasing trend on storm wave intensity in the western Mediterranean. » *Climate*, *9*(1), 11.

Anderson, Thomas R., et Philippe Pondaven. 2003. « Non-Redfield Carbon and Nitrogen Cycling in the Sargasso Sea : Pelagic Imbalances and Export Flux ». Deep Sea Research Part I : Oceanographic Research Papers 50 (5) : 573-91. https ://doi.org/10.1016/S0967-0637(03)00034-7.

Anneville, O., et Pelletier, J. P. 2000. « Recovery of Lake Geneva from eutrophication : quantitative response of phytoplankton. » *Archiv für hydrobiologie*, *148*(4), 607-624.

Arakawa, Akio, et Vivian R. Lamb. 1977. « Computational Design of the Basic Dynamical Processes of the UCLA General Circulation Model ». In Methods in Computational Physics : Advances in Research and Applications, 17 :173-265. Elsevier. https ://doi.org/10.1016/B978-0-12-460817-7.50009-4.

Asselin, Richard. 1972. « Frequency Filter for Time Integrations ». Canadian Meteorological Service 100 (6) : 487-90.

Auclair, Francis, Patrick Marsaleix, et Pierre De Mey. 2003. « Space-Time Structure and Dynamics of the Forecast Error in a Coastal Circulation Model of the Gulf of Lions ». Dynamics of Atmospheres and Oceans, 38.

Auger, P. A., F. Diaz, C. Ulses, C. Estournel, J. Neveux, F. Joux, M. Pujo-Pay, et J. J. Naudin. 2011. « Functioning of the Planktonic Ecosystem on the Gulf of Lions Shelf (NW Mediterranean) during Spring and Its Impact on the Carbon Deposition : A Field Data and 3-D Modelling Combined Approach ». Biogeosciences 8 (11) : 3231-61. https ://doi.org/10.5194/bg-8-3231-2011.

Auger, P.A., C. Ulses, C. Estournel, L. Stemmann, S. Somot, et F. Diaz. 2014. « Interannual Control of Plankton Communities by Deep Winter Mixing and Prey/Predator Interactions in the NW Mediterranean : Results from a 30-Year 3D Modeling Study ». Progress in Oceanography 124 (mai) : 12-27. https ://doi.org/10.1016/j.pocean.2014.04.004.

Azam F, Smith DC, Steward GF, Hagstrom A. 1994. « Bacteria organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling ». Microb Ecol 28 : 167-179.

Bacher C., Millet B., et A. Vaquer. 1997. « Modélisation de l'impact des mollusques cultivés sur la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau (France) ». C.R. Acad. Sci. Ser. 3 Sci. Vie, 320, pp. 73-81.

Baklouti, M., F. Diaz, C. Pinazo, V. Faure, et B. Quéguiner. 2006. « Investigation of Mechanistic Formulations Depicting Phytoplankton Dynamics for Models of Marine Pelagic Ecosystems and Description of a New Model ». Progress in Oceanography 71 (1) : 1-33. https ://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.05.002.

Baklouti, Melika, Vincent Faure, Lionel Pawlowski, et Antoine Sciandra. 2006. « Investigation and Sensitivity Analysis of a Mechanistic Phytoplankton Model Implemented in a New Modular Numerical Tool (Eco3M) Dedicated to Biogeochemical Modelling ». Progress in Oceanography 71 (1) : 34-58. https ://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.05.003.

Balle-Beganton J., Lample M., Bacher C., Fiandrino A., Guillard V., Laugier T., Mongruel R., Perez J. 2010. « A modelling platform for complex socio-ecosystems : an application to freshwater management in coastal zones ». Conférence, 5–8 July 2010, Ottawa, Canada.

Balouin, Balouin, Yann, Y. De La Torre, et E. Tirard. 2011. « Les tempêtes marines sur le littoral du Languedoc-Roussillon - Caractérisation et faisabilité d'un réseau de surveillance des tempêtes et de leurs impacts ». BRGM-59-516-FR. BRGM.

Balouin, Yann, Rémi Belon, Le Cozannet Gonéri, et Mathieu Gervais. 2009. « Review of Climate Change Impacts on Storm Occurence - France - Mediterranean. »MICORE Report, 39-45.

Barillé L, Prou J, Héral M, Bourgrier S. 1993. « No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster Crassostrea gigas ». Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 171 : 91-106

Barton, A., Hales, B., Waldbusser, G. G., Langdon, C., et Feely, R. A. 2012. « The Pacific oyster, Crassostrea gigas, shows negative correlation to naturally elevated carbon dioxide levels : Implications for near-term ocean acidification effects ». Limnology and oceanography, 57(3), 698-710.

Basset, A., Sabetta, L., Fonnesu, A., Mouillot, D., Do Chi, T., Viaroli, P., ... et Carrada, G. C. 2006. « Typology in Mediterranean transitional waters : new challenges and perspectives. » *Aquatic Conservation : Marine and Freshwater Ecosystems*, *16*(5), 441-455.

Bird, Eric C.F. 1994. « Chapter 2 Physical Setting and Geomorphology of Coastal Lagoons ». In Coastal Lagoon Processes, 60 :9-39. Elsevier Oceanography Series. Elsevier.

W.A. Birkemeier, R.J. Nicholls, G.H. Lee. 1999. « Storms, storm groups and nearshore morphologic change. » *Proceedings of the Coastal Sediments'99 Conference*, ASCE, pp. 1109-1122

Blumberg, Alan F, et George L Mellor. 1987. « A Description of a Three-Dimensional Coastal Ocean Circulation Model ». Coastal and Estuarine Sciences 4 : 16.

Boccotti, P. 2000. « Chapter 6 The Wave Climate ». In : *Elsevier Oceanography Series*. Elsevier Science, 183-206.

Boudouresque, C.F., et A. Jeudy de Grissac. 1983. « L'herbier à Posidonia oceanica en Méditerranée : les intéractions entre la plante et le sédiment. »Journal de Recherches Océanographiques 8 (2-3) : 99-122.

Bytheway JP, Price CJ, Banks PB. 2016. « Deadly intentions : naïve introduced foxes show rapid attraction to odour cues of an unfamiliar native prey ». Sci Rep 6 : 30078

Callier MD, Weise AM, McKindsey CW, Desrosiers G. 2006. « Sedimentation rates in a suspended mussel farm (Great Entry Lagoon, Canada) : biodeposit production and dispersion ». Mar Ecol Prog Ser 322 : 129-141

Callier MD, Richard M, McKindsey CW, Archambault P, Desrosiers G. 2009. « Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition : An in situ 'benthocosm' experiment ». Mar Pollut Bull 58 : 1544-1553

Caillibotte, Rémi, Yann Leredde, Francesca Vidussi, Caroline Ulses, Patrick Marsaleix, Claude Estournel, et Behzad Mostajir. 2020. « Impact of Oysters as Top Predators on Microbial Food Web Dynamics : A Modelling Approach with Parameter Optimisation ». Marine Ecology Progress Series 641 : 79-100.

Rapport technique CANDHIS pour la station n03403 et 03404 - Sète. Cerema, 2018.

Carstensen, Jacob, Riina Klais, et James E. Cloern. 2015. « Phytoplankton Blooms in Estuarine and Coastal Waters : Seasonal Patterns and Key Species ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 162 (septembre) : 98-109. https ://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.005.

Casellas, C., Picot, B., Illes, S., Bontoux, J., 1990. « Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosysteme lagunaire : l'étang de Thau. » Water Research. 24, 1479-1489.

Cataudella, S., Crosetti, D., et Massa, F. 2015. « Mediterranean coastal lagoons : sustainable management and interactions among aquaculture, capture fisheries and the environment. » *General Fisheries Commission for the Mediterranean. Studies and Reviews*, (95), I.

Cathalot, C., C. Rabouille, L. Pastor, B. Deflandre, E. Viollier, R. Buscail, A. Grémare, C. Treignier, et A. Pruski. 2010. « Temporal Variability of Carbon Recycling in Coastal Sediments Influenced by Rivers : Assessing the Impact of Flood Inputs in the Rhône River Prodelta ». Biogeosciences 7 (3) : 1187-1205. https ://doi.org/10.5194/bg-7-1187-2010.

Caumette, P., et Baleux, B. 1980. « Etude des eaux rouges dues à la prolifération des bactéries photosynthétiques sulfo-oxydantes dans l'étang du Prévost, lagune saumâtre méditerranéenne. » *Marine biology*, *56*(3), 183-194.

Cesmat L., Fiandrino A., Dumas F., Serais O., Derolez V., Laugier T., Jeannee N. 2009. « Hydrodynamic and dynamic model of E. coli contamination in water and oysters in the Thau lagoon (France) ». 4th European Conference on Coastal Lagoon Research, 14-18 Décembre 2009, Montpellier.

Chailan, R. 2015. « Application of scientific computing and statistical analysis to address coastal hazards ». Thèse de doctorat, Université de Montpellier, France.

Chambouvet, A., Laabir, M., Sengco, M., Vaquer, A., et Guillou, L. 2011. « Genetic diversity of Amoebophryidae (Syndiniales) during Alexandrium catenella/tamarense (Dinophyceae) blooms in the Thau lagoon (Mediterranean Sea, France) ». Research in microbiology, 162(9), 959-968.

Chapelle A. 1995. « A preliminary model of nutrient cycling in sediments of a Mediterranean lagoon ». Ecological Modelling, 80, pp. 131-147.

Chapelle, Annie, Alain Ménesguen, Jean-Marc Deslous-Paoli, Philippe Souchu, Nabila Mazouni, André Vaquer, et Bertrand Millet. 2000. « Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed ». Ecological modelling 127 (2-3) : 161–181.

Chapelle, A., Lazure, P., et Souchu, P. 2001. « Modélisation numérique des crises anoxiques (malaïgues) dans la lagune de Thau (France). » *Oceanologica Acta*, 24, 87-97.

Cherifi O., Loudiki M. 1999. « Flood transport of dissolved and suspended matters of El Abid River basin (Morocco) ». Hydrobiologia, 410, 287-29

Cho BC, Azam F. 1988. « Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior ». Nature 332 : 441-443

Ciavola, P., Ferreira, O., Haerens, P., Van Koningsveld, M., Armaroli, C. 2011. « Storm impacts along European coastlines. Part 2 : lessons learned from the MICORE project. » *Environnemental Science Policy* 14, 924-933.

Ciavola, P., Ferreira, O., Dongeren, A.Van, Vries, J.V.T.de, Armaroli, C., Harley, M., 2014. « Prediction of Storm Impacts on Beach and Dune Systems. » In : *Hydrometeorological Hazards*. John Wiley and Sons, Ltd., Chichester, UK, 227—252.

Cioffi, F., Di Eugenio, A., et Gallerano, F. 1995. « A new representation of anoxic crises in hypertrophic lagoons. » *Applied mathematical modelling*, 19(11), 685-695.

Cloern, J. E., S. Q. Foster, et A. E. Kleckner. 2014. « Phytoplankton Primary Production in the World's Estuarine-Coastal Ecosystems ». *Biogeosciences* 11 (9) : 2477-2501. https ://doi.org/10.5194/bg-11-2477-2014.

Cloern, Je. 2001. « Our Evolving Conceptual Model of the Coastal Eutrophication Problem ». *Marine Ecology Progress Series* 210 : 223-53. https ://doi.org/10.3354/meps210223.

Collos, Y, A Vaquer, B Bibent, P Souchu, G Slawyk, et N Garcia. 2003. « Response of Coastal Phytoplankton to Ammonium and Nitrate Pulses : Seasonal Variations of Nitrogen Uptake and Regeneration ». Aquatic Ecology 37 : 227–236.

Collos, Y., Bec, B., Jauzein, C., Abadie, E., Laugier, T., Lautier, J., Pastoureaud, A., Souchu, P., Vaquer, A. 2009. « Oligotrophication and emergence of picocyanobacteria and a toxic dinoflagellate in Thau lagoon, southern France Regional index term : Mediterranean. » Journal of Sea Research 61, 68-75.

Colmet-Daage, A. 2018. « Les impacts du changement climatique sur les pluies et les inondations extrêmes de bassins versants méso-échelles méditerranéens ». Thèse de doctorat, Université Montpellier.

Corbella, S., Stretch, D.D. 2013. « Simulating a multivariate sea storm using Archimedean copulas. Coastal Engineering » 76, 68-78.

Courboulès, Justine. 2020. « Effets du réchauffement sur la croissance et la mortalité par prédation des communautés phytoplanctoniques et bactériennes en zone côtière Méditerranéenne : approche expérimentale en mésocosmes in situ et étude combinée avec l'acidification ». Thèse de doctorat, Université de Montpellier.

Courboulès, J., Vidussi, F., Soulié, T., Mas, S., Pecqueur, D., et Mostajir, B. 2021. « Effects of experimental warming on small phytoplankton, bacteria and viruses in autumn in the Mediterranean coastal Thau Lagoon. » Aquatic Ecology, 55(2), 647-666.

Crise, A, J I Allen, J Baretta, G Crispi, R Mosetti, et C Solidoro. 1999. « The Mediterranean Pelagic Ecosystem Response to Physical Forcing ». Progress in Oceanography, 25.

Crise, A, G Crispi, et E Mauri. 1998. « A Seasonal Three-Dimensional Study of the Nitrogen Cycle in the Mediterranean Sea Part I. Model Implementation and Numerical Results ». Journal of Marine Systems 18 : 287-312.

Crisci, C., Ghattas, B., et Perera, G. (2012). « A review of supervised machine learning algorithms and their applications to ecological data. » Ecological Modelling, 240, 113-122.

Crispi, G, A Crise, et E Mauri. 1999. « A Seasonal Three-Dimensional Study of the Nitrogen Cycle in the Mediterranean Sea : Part II. Verification of the Energy Constrained Trophic Model ». Journal of Marine Systems 20 : 357-79.

Cugier P, Struski C, Blanchard M, Mazurié J and others. 2010. « Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site :Mont Saint Michel Bay, France ». J Mar Syst 82 : 21-34

Cuttelod, A., N. Garcia, D. Abdul Malak, H. Temple, et V. Katariva. 2009. « The Mediterranean : a biodiversity hotspot under threat ». In Wildlife in a changing world - An analysis of the 2008 IUCN Red list of Threatened Species, 180. Gland, Switzerland : International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN).

Dean, R.G., et T.L. Walton. 2009. « Wave setup ». In Handbook of coastal and ocean engineering, Kim Y.C. (Ed.), 1-23. World Scientific Press.

De'ath, G., et Fabricius, K. E. 2000. « Classification and regression trees : a powerful yet simple technique for ecological data analysis. » Ecology, 81(11), 3178-3192.

De Crignis M. 2007. Sources de nourriture et bio-énergétique de l'huître creuse Crassostrea gigas : les nanoflagellés et les ciliés jouent-ils un rôle dans le budget d'énergie dynamique d'huîtres. Master Sc., Université de La Rochelle.

Defeo, O., et Gómez, J. 2005. « Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches : life-history adaptations in a supralittoral amphipod. » Marine Ecology Progress Series, 293, 143-153.

Defossez JM, Hawkins AJS (1997) Selective feeding in shellfish :size-dependent rejection of large particles within pseudofaeces from Mytilus edulis, Ruditapes philippinarum and Tapes decussatus. Mar Biol 129 : 139-147

Del Giorgio PA, Cole JJ (1998) Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. Annu Rev Ecol Syst 29 : 503-541

Delrieu, Guy, John Nicol, Eddy Yates, Pierre-Emmanuel Kirstetter, Jean-Dominique Creutin, Sandrine Anquetin, Charles Obled, et al. 2005. « The Catastrophic Flash-Flood Event of 8–9 September 2002 in the Gard Region, France : A First Case Study for the Cévennes–Vivarais Mediterranean Hydrometeorological Observatory ». Journal of Hydrometeorology 6 (1) : 34-52. https ://doi.org/10.1175/JHM-400.1.

Denamiel, Cléa. 2006. « Modélisation hydrodynamique 3D en zone pré-littorale : Caractérisation des effets des houles de tempête sur la circulation océanique ». Montpellier : Université de Montpellier II.

Deslous-Paoli, J. M. 1996. « Proposition de programme. Atelier : Lagunes méditerranéennes. Programme : Mise en valeur des lagunes méditerranéennes. »

Derolez, Valérie, Dominique Soudant, Nathalie Malet, Claude Chiantella, Marion Richard, Eric Abadie, Catherine Aliaume, Béatrice Bec. 2020. « Two Decades of Oligotrophication : Evidence for a Phytoplankton Community Shift in the Coastal Lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France) ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 241 : 14.

Derolez, Valérie, Béatrice Bec, Dominique Munaron, Annie Fiandrino, Romain Pete, Monique Simier, Philippe Souchu, Thierry Laugier, Catherine Aliaume, et Nathalie Malet. 2019. « Recovery Trajectories Following the Reduction of Urban Nutrient Inputs along the Eutrophication Gradient in French Mediterranean Lagoons ». Ocean & Coastal Management 171 (avril) : 1-10. https ://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012.

Dissanayake, P., Brown, J., Wisse, P., Karunarathna, H. 2015. « Effects of storm clustering on beach/dune evolution ». Mar. Geol. 370, 63—75.

Dolan, R. et Davis, R. 1992. « An Intensity Scale for Atlantic Coast Northeast Storms. » Journal of Coastal Research 8, 840-853.

Duarte P, Meneses R, Hawkins AJS, Zhu M, Fang J, Grant J. 2003. « Mathematical modelling to assess the carrying capacity for multi-species culture within coastal waters ». Ecol Model 168 : 109-143

Dueri S., Marinov D., Fiandrino A., Tronczynski J., Zaldivar J.-M. 2010. « Implementation of a 3D Coupled Hydrodynamic and Contaminant Fate Model for PCDD/Fs in Thau Lagoon (France) : The Importance of Atmospheric Sources of Contamination ». International Journal Of Environmental Research And Public Health, 7(4), 1467-1485.

Ducrocq, V., Davolio S., Feretti R., Flamant C., Santaner V.H., Kalthoff N., Richard E. et H. Wernli. 2016. « Introduction to the HyMeX Special Issue on 'Advances in understanding and forecasting of heavy precipitation in the Mediterranean through the HyMeX SOP1 field campaign'. » Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society 142 (Suppl 1) :1-6.

Dufau-Julliand, Claire, Patrick Marsaleix, Anne Petrenko, et Ivan Dekeyser. 2004. « Three-dimensional Modeling of the Gulf of Lion's Hydrodynamics (Northwest Mediterranean) during January 1999 (MOOGLI3 Experiment) and Late Winter 1999 : Western Mediterranean Intermediate Water's (WIW's) Formation and Its Cascading over the Shelf Break ». Journal of Geophysical Research 109 : 23.

Durrieu de Madron, X., C. Guieu, R. Sempéré, P. Conan, D. Cossa, F. D'Ortenzio, C. Estournel, et al. 2011. « Marine Ecosystems' Responses to Climatic and Anthropogenic Forcings in the Mediterranean ». Progress in Oceanography 91 (2) : 97-166. https ://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003.

Dupuy C, Le Gall S, Hartmann HJ, Bréret M. 1999. « Retention of ciliates and flagellates by the oyster Crassostrea gigas in French Atlantic coastal ponds :protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders ». Mar Ecol Prog Ser 177 : 165-175

Dupuy C, Vaquer A, Lam-Höai T, Rougier C and others. 2000. « Feeding rate of the oyster Crassostrea gigas in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon ». Mar Ecol Prog Ser 205 : 171-184

Estournel, C, F Auclair, M Lux, C Nguyen, et P Marsaleix. 2009. « "Scale Oriented" Embedded Modeling of the North-Western Mediterranean in the Frame of MFSTEP ». Ocean Sci. 5 : 73-90.

Estournel, C, Xavier Durrieu de Madron, Patrick Marsaleix, Francis Auclair, C. Dufau-Julliand, et R. Vehil. 2003. « Observation and Modeling of the Winter Coastal Oceanic Circulation in the Gulf of Lion under Wind Conditions Influenced by the Continental Orography (FETCH Experiment) ». Journal of Geophysical Research 108 (C3) : 8059.

Estournel, C et al, P. Broche, P. Marsaleix, J.-L. Devenon, F. Auclair, et R. Vehil. 2001. « The Rhone River Plume in Unsteady Conditions : Numerical and Experimental Results ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 53 : 25-38.

Fasham, M. J. R., H. W. Ducklow, et S. M. McKelvie. 1990. « A Nitrogen-Based Model of Plankton Dynamics in the Oceanic Mixed Layer ». Journal of Marine Research 48 (3) : 591-639. https ://doi.org/10.1357/002224090784984678.

Ferreira, Ó., 2005. « Storm Groups versus Extreme Single Storms : Predicted Erosion and Management Consequences. » Journal of Coastal Research 221-227.

Fiandrino, A, A Giraud, S Robin, et C Pinatel. 2012. « Validation d'une méthode d'estimation des volumes d'eau échangés entre la mer et les lagunes. »Archives Ifremer, octobre, 104.

Fouilland, E., A. Trottet, C. Bancon-Montigny, M. Bouvy, E. Le Floc'h, J.-L. Gonzalez, E. Hatey, et al. 2012. « Impact of a River Flash Flood on Microbial Carbon and Nitrogen Production in a Mediterranean Lagoon (Thau Lagoon, France) ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 113 (novembre) : 192-204. https ://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.08.004.

Fraysse, Marion. 2014. « Rôle du forçage physique sur l'écosystème à l'est du Golfe du Lion : modulation de l'impact des apports anthropiques en sels nutritifs et matière organique étudiée par modélisation 3D couplée physique et biogéochimique ». Université Aix-Marseille.

Fraysse, Marion, Christel Pinazo, Vincent Martin Faure, Rosalie Fuchs, Paolo Lazzari, Patrick Raimbault, et Ivane Pairaud. 2013. « Development of a 3D Coupled Physical-Biogeochemical Model for the Marseille Coastal Area (NW Mediterranean Sea) : What Complexity Is Required in the Coastal Zone ? »Édité par Moncho Gomez-Gesteira. PLoS ONE 8 (12) : e80012. https ://doi.org/10.1371/journal.pone.0080012.

Frikha MG, Linley EAS, Delmas D. 1987.« Evolution annuelle et saisonnière de la microbiomasse d'une claire à huîtres : importance des populations bactérioplanctoniques ». Oceanis 13 : 433-447

Froján M, Arbones B, Zúñiga D, Castro CG, Figueiras FG. 2014.« Microbial plankton community in the Ría de Vigo (NW Iberian upwelling system) :impact of the culture of Mytilus galloprovincialis ». Mar Ecol Prog Ser 498 : 43-54

Gangnery A, Bacher C, Buestel D. 2001.« Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau lagoon (Mediterranee, France) with a population dynamics model ». Can J Fish Aquat Sci 58 : 1012-1020

Gangnery A, Chabirand JM, Lagarde F, Le Gall P, Oheix J, Bacher C, Buestel D. 2003.« Growth model of the Pacific oyster, Crassostrea gigas, cultured in Thau Lagoon (Méditerranée, France) ». Aquaculture 215 : 267-290

Gangnery A, Bacher C, Buestel D. 2004.« Modelling oyster population dynamics in a Mediterranean coastal lagoon (Thau, France) :sensitivity of marketable production to environmental conditions ». Aquaculture 230 : 323-347

Garcia, F., M. Fornier, N. Garcia, M. Lafont, V. Lagadec, L. Pairaud, et P. Raimbault. 2016. « Observation à long terme des caractéristiques hydrologiques du littoral marseillais et de l'influence rhodanienne. »In : Mesures à haute résolution dans l'environnement marin côtier, Schmitt F.G et Lefebvre A. (Eds). CNRS Editions.

Gatti, Julie, Anne Petrenko, Jean-Luc Devenon, Yann Leredde, et Caroline Ulses. 2006. « The Rhone River Dilution Zone Present in the Northeastern Shelf of the Gulf of Lion in December 2003 ». Continental Shelf Research 26 : 1794–1805.

Gerbal, Maryse, et Marc Verlaque. 1995. « Macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau (France, Méditerranée) et facteurs environnementaux associés ». Oceanologica acta 18 (5) : 557-71.

Gibelin, A. L., et Déqué, M. 2003. « Anthropogenic climate change over the Mediterranean region simulated by a global variable resolution model. » Climate dynamics, 20(4), 327-339.

Giorgi, F. 2006. « Climate Change Hot-spots ». Geophysical Research Letters 33 : 4.

Giorgi, Filippo, et Piero Lionello. 2008. « Climate Change Projections for the Mediterranean Region ». Global and Planetary Change 63 : 90-104.

Ginger W. K. Ko, R. Dineshram, Camilla Campanati, Vera B. S. Chan, Jon Havenhand, and Vengatesen Thiyagarajan. 2014. « Interactive Effects of Ocean Acidification, Elevated Temperature, and Reduced Salinity on Early-Life Stages of the Pacific Oyster ». Environmental Science and Technology 48 (17), 10079-10088. DOI : 10.1021/es501611u

Gonzalez Vicente P. 1986.« Recherche de la dimension de l'espace latent en ACP ». Stat Anal Données 11 : 19-29

Gosling E. 2015.« How bivalves feed. In :Marine bivalve molluscs ». John Wiley et Sons, Chichester, p 99-156

Gouze, E., Raimbault, P., Garcia, N., Bernard, G., Picon, P. 2008. « Nutrient and suspended matter discharge by tributaries into the Berre Lagoon (France) : the contribution of flood events to the matter budget ». Comptes Rendus Geoscience, 340(4), 233-244.

Grant J, Bacher C, Cranford PJ, Guyondet T, Carreau M. 2008.« A spatially explicit ecosystem model of seston depletion in dense mussel culture ». J Mar Syst 73 : 155-168

Grassi, K. 2020. « Définition multivariée et multi-échelle d'états environnementaux par Machine Learning : caractérisation de la dynamique phytoplanctonique. » Ingénierie de l'environnement. Université du Littoral Côte d'Opale.

Guelorget, O., et Perthuisot, J. P. 1983. « Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. »

Guinder, Valeria A, M. Celeste Lopez-Abbate, Anabela A. Berasategui, Vanesa L. Negrin, Georgina Zapperi, Paula D. Pratolongo, Melisa D. Fernandez Severini, et Cecilia A. Popovich. 2015. « Influence of the Winter Phytoplankton Bloom on the Settled Material in a Temperate Shallow Estuary ». Oceanologia 57 : 50-60.

Guizien, K. 2009. « Spatial Variability Of Wave Conditions In The Gulf Of Lions (NW Maditerranean Sea) ». Vie Milieu - Life and Environment 59 (3-4) : 261-70.

Guizien, Katell, François Charles, François Lantoine, et Jean-Jacques Naudin. 2007. « Nearshore Dynamics of Nutrients and Chlorophyll during Mediterranean-Type Flash-Floods ». Aquatic Living Resources 20 (1) : 3-14. https ://doi.org/10.1051/alr :2007011.

Hallegatte, Stephane. 2013. « Future Flood Losses in Major Coastal Cities ». Nature Climate Change 3 : 5.

Hamon, Pierre-Yves, Catherine Vercelli, Yves Pichot, Franck Lagarde, Patrick Le Gall, et Jocelyne Oheix. 2003. « Les malaïgues de l'étang de Thau. Tome 1. Description des malaïgues. Moyens de lutte, Recommandations ». Archives Ifremer, 67.

Harley, M., 2017. « Coastal Storm Definition. » In : Coastal Storms. John Wiley and Sons, Ltd, Chichester, UK, 1-21. https ://doi.org/10.1002/9781118937099.ch1

Harzallah, A., Chapelle, A. 2002. « Contribution of climate variability to occurrences of anoxic crises « malaïgues »in the Thau lagoon (southern France) ». Oceanologica Acta, 25(2), 79-86.

Haven DS, Morales-Alamo R. 1966.« Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders ». Limnology Oceanography 11 : 487-498

Henderson-Sellers, A, H Zhang, G Berz, K Emanuel, W Gray, C Landsea, G Holland, et al. 1998. « Tropical Cyclones and Global Climate Change : A Post-IPCC Assessment ». Bulletin of the American Meteorological Society 79 (1) : 20.

Herrmann, Marine, Frédéric Diaz, Claude Estournel, Patrick Marsaleix, et Caroline Ulses. 2013. « Impact of Atmospheric and Oceanic Interannual Variability on the Northwestern Mediterranean Sea Pelagic Planktonic Ecosystem and Associated Carbon Cycle : Interannual Variability Impact on Nwms ». Journal of Geophysical Research : Oceans 118 (10) : 5792-5813. https ://doi.org/10.1002/jgrc.20405.

Herrmann, Marine, Claude Estournel, Michel Déqué, Patrick Marsaleix, Florence Sevault, et Samuel Somot. 2008. « Dense Water Formation in the Gulf of Lions Shelf : Impact of Atmospheric Interannual Variability and Climate Change ». Continental Shelf Research 28 (15) : 2092-2112. https ://doi.org/10.1016/j.csr.2008.03.003.

Ibarra DA, Fennel K, Cullen JJ. 2014.« Coupling 3-D Eulerian bio-physics (ROMS) with individual-based shellfish ecophysiology (SHELL-E) : a hybrid model for carrying capacity and environmental impacts of bivalve aquaculture ». Ecological Modelling 273 : 63-78

Irwin, Andrew J, Zoe V Finkel, Oscar M E Schofield, et Paul G Falkowski. 2006. « Scaling-up from Nutrient Physiology to the Size-Structure of Phytoplankton Communities ». Journal of Plankton Research 28 (5) : 459-71.

IPCC. 2018. « Global Warming of 1.5°C »[WWW Document]. URL https ://www.ipcc.ch/sr15

IPCC. 2019. « Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate »[WWW Document]. URL https ://www.ipcc.ch/srocc/

IPCC. 2022. « Climate Change 2022 : Impacts, Adaptation and Vulnerability » [WWW Document].

Jackett, David R, Trevor J Mcdougall, Rainer Feistel, Daniel G Wright, et Stephen M Griffies. 2006. « Algorithms for Density, Potential Temperature, Conservative Temperature, and the Freezing Temperature of Seawater ». Journal of Atmospheric and Oceanic Technology 23 : 20.

Jansen HM, Strand O, Strohmeier T, Krogness C, Verdegem M, Smaal A. 2011.« Seasonal variability in nutrient regeneration by mussel Mytilus edulis rope culture in oligotrophic systems ». Marine Ecology Progress Series 431 : 137-149

de Jonge, V.N., Elliott, M. 2001. « Eutrophication. » Encycl. Ocean Sci. 2, 852-870

de Jonge, Victor N., M. Elliott, et E. Orive. 2002. « Causes, Historical Development, Effects and Future Challenges of a Common Environmental Problem : Eutrophication ». In Nutrients and Eutrophication in Estuaries and Coastal Waters, édité par Emma Orive, Mike Elliott, et Victor N. de Jonge, 1-19. Dordrecht : Springer Netherlands.

Karavokiros, G., Lykou, A., Koutiva, I., Batica, J., Kostaridis, A., Alves, A., Makropoulos, C. 2016. « Providing Evidence-Based, Intelligent Support for Flood Resilient Planning and Policy : The PEARL Knowledge Base ». Water 8, 392.

Katerina, G. 2007. « Une étude des événements climatiques extrêmes sur l'Europe et le bassin Méditerranéen et de leur évolution future ». Thèse de Doctorat, Université de PARIS 6).

Kemp, W.M., Boynton, W.R., Adolf, J.E., Boesch, D.F., Boicourt, W.C., Brush, G. 2005. « Eutrophication of Chesapeake Bay : historical trends and ecological interactions ». 303, 1-29.

Kergadallan, Xavier. 2015. « Estimation des niveaux marins extrêmes avec et sans l'action des vagues le long du littoral métropolitain ». Université Paris-Est.

Kessouri, Fayçal. 2015. « Cycles biogéochimiques de la Mer Méditerranée : Processus et bilans ». Toulouse : Université Toulouse 3 Paul Sabatier.

Kessouri, Faycal, Caroline Ulses, Claude Estournel, Patrick Marsaleix, Tatiana Severin, Mireille Pujo-Pay, Jocelyne Caparros, et al. 2017. « Nitrogen and Phosphorus Budgets in the Northwestern Mediterranean Deep Convection Region ». Journal of Geophysical Research : Oceans 122 (12) : 9429-54. https ://doi.org/10.1002/2016JC012665.

Kirchman DL, Meon B, Cottrell MT, Hutchins DA, Weeks D, Bruland KW. 2000.« Carbon versus iron limitation of bacterial growth in the California upwelling regime ». Limnology Oceanography 45 : 1681-1688

Kjerfve, B. 1986. « Comparative oceanography of coastal lagoons ». In Estuarine variability (pp. 63-81). Academic Press.

Kjerfve, Björn. 1994. « Chapter 1 Coastal Lagoons ». In Coastal Lagoon Processes, 60 :1-8. Elsevier Oceanography Series. Elsevier.

Knudby, A., LeDrew, E., et Brenning, A. 2010. « Predictive mapping of reef fish species richness, diversity and biomass in Zanzibar using IKONOS imagery and machine-learning techniques ». Remote Sensing of Environment, 114(6), 1230-1241.

Kooijman, Bas. 2009. Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation. 3e éd. Cambridge : Cambridge University Press. https ://doi.org/10.1017/CBO9780511805400.

Kooijman, S. A. L. M. 2000. Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems. 2e éd. Cambridge : Cambridge University Press. https ://doi.org/10.1017/CBO9780511565403.

Kooijman, S.A.L.M. 1986. « Energy Budgets Can Explain Body Size Relations ». Journal of Theoretical Biology 121 (3) : 269-82. https ://doi.org/10.1016/S0022-5193(86)80107-2.

Kron, W. 2005. « Flood risk= hazard x values x vulnerability ». Water international, 30(1), 58-68.

Kron, W., Steuer, M., Löw, P., et Wirtz, A. 2012. « How to deal properly with a natural catastrophe database–analysis of flood losses ». Natural Hazards and Earth System Sciences, 12(3), 535-550.

Kron, W. 2013. « Coasts : the high-risk areas of the world ». Natural hazards, 66(3), 1363-1382.

Lazure P. 1992. « Etude de la dynamique de l'étang de Thau par modèle numérique tridimensionnel ». Vie et Milieu, 42, pp. 137-145.

Laabir, M., Collos, Y., Masseret, E., Grzebyk, D., Abadie, E., Savart, V., ... et Amzil, Z. 2013. « Influence of environmental factors on the paralytic shellfish toxin content and profile of Alexandrium catenella (Dinophyceae) isolated from the Mediterranean Sea ». Marine drugs, 11(5), 1583-1601.

Le Fur, I., De Wit, R., Plus, M., Oheix, J., Derolez, V., Simier, M., ... et Ouisse, V. 2019. « Re-oligotrophication trajectories of macrophyte assemblages in Mediterranean coastal lagoons based on 17-year time-series ». Marine Ecology Progress Series, 608, 13-32.

Le Gall JL, Raillard O (1988) Influence de la température sur la physiologie de l'huître Crassostrea gigas. Oceanis 14 : 603-608

Le Gall S, Hassen MB, Le Gall P. 1997.« Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster Crassostrea gigas : protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders ». Marine Ecology Progress Series 152 : 301-306

Lemasson, A. J., Fletcher, S., Hall-Spencer, J. M., et Knights, A. M. 2017. « Linking the biological impacts of ocean acidification on oysters to changes in ecosystem services : a review ». Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 492, 49-62.

Leredde, Yann, Cléa Denamiel, Elena Brambilla, Christine Lauer-Leredde, Frédéric Bouchette, et Patrick Marsaleix. 2007. « Hydrodynamics in the Gulf of Aigues-Mortes, NW Mediterranean Sea : In Situ and Modelling Data ». Continental Shelf Research 27 (18) : 2389-2406. https ://doi.org/10.1016/j.csr.2007.06.006.

Leredde, Yann, et Héloïse Michaud. 2008. « Hydrodynamique sédimentaire sur le plateau continental du golfe du Lion ». In Xèmes Journées, Sophia Antipolis, 111-24. Editions Paralia. https ://doi.org/10.5150/jngcgc.2008.011-L.

Leredde, Y. 2011. « Apports de l'océanographie physique côtière à la caractéristaion des risques littoraux ». Habilitation à diriger des recherches, Université de Montpellier, France.

Leredde, Yann, Héloïse Michaud, Eric Berthebaud, Christine Lauer-Leredde, Patrick Marsaleix, Claude Estournel, Bénédicte Guerinel, Sébastien Thorin, Thibault Schvartz, et Cécile Richard. 2013. « Beach Nourishment and Sedimentary Plumes in the Bay of Aigues-Mortes (Languedoc-Roussillon, FRANCE). Storm Impacts on Sedimentary Hydrodynamics ». Coastal Dynamics, 24-28. https ://doi.org/10.13140/2.1.4283.3601.

Lévy, Marina, Laurent Mémery, et Jean-Michel André. 1998. « Simulation of Primary Production and Export Fluxes in the Northwestern Mediterranean Sea ». Journal of Marine Research 56 (1) : 197-238. https ://doi.org/10.1357/002224098321836163.

Li, F., van Gelder, P.H.A.J.M., Ranasinghe, R., Callaghan, D.P., Jongejan, R.B. 2014. « Probabilistic modelling of extreme storms along the Dutch coast ». Coast. Eng. 86, 1—13.

Lin-Ye, J., Garcia-Leon, M., Gracia, V., Sanchez-Arcilla, A. 2016. « A multivariate statistical model of extreme events : An application to the Catalan coast ». Coast. Eng. 117, 138—156.

Loubersac, L., Do Chi, T., Fiandrino, A., Jouan, M., Derolez, V., Lemsanni, A., Rey-Valette, H., Mathe, S., Pagès, S., Mocenni, C., Cassini, M., Paoletti, S., Pranzo, M., Valette, F., Serais, O., Laugier, T., Mazouni, N., Vincent, C., Got, P., Trousselier, M., Aliaume, C. 2007. « Microbial contamination and management scenarios in a Mediterranean coastal lagoon (Etang de Thau, France) : application of a Decision Support System within the Integrated Coastal Zone Management ». Transitional Waters Monogr. 1, 107-113.

Lionello, P., et Giorgi, F. 2007. « Winter precipitation and cyclones in the Mediterranean region : future climate scenarios in a regional simulation ». Advances in Geosciences, 12, 153-158.

Losey JE, Denno RF. 1998.« Positive predator–predator interactions : enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations ». Ecology 79 : 2143-2152

Maier-Reimer, Ernst, Uwe Mikolajewicz, et Arne Winguth. 1996. « Future Ocean Uptake of CO2 : Interaction between Ocean Circulation and Biology ». Climate Dynamics 12 : 711-21.

Marinov D, Galbiati L, Giordani G, Viaroli P, Norro A, Bencivelli S, Zaldívar JM. 2007.« An integrated modelling approach for the management of clam farming in coastal lagoons ». Aquaculture 269 : 306-320

Marsaleix, Patrick, Francis Auclair, Thomas Duhaut, Claude Estournel, Cyril Nguyen, et Caroline Ulses. 2012. « Alternatives to the Robert–Asselin Filter ». Ocean Modelling 41 (janvier) : 53-66. https ://doi.org/10.1016/j.ocemod.2011.11.002.

Marsaleix, Patrick, Francis Auclair, et Claude Estournel. 2009. « Low-Order Pressure Gradient Schemes in Sigma Coordinate Models : The Seamount Test Revisited ». Ocean Modelling 30 (2-3) : 169-77. https ://doi.org/10.1016/j.ocemod.2009.06.011.

Marsaleix, Patrick, Francis Auclair, Claude Estournel, Cyril Nguyen, et Caroline Ulses. 2011. « An Accurate Implementation of the Compressibility Terms in the Equation of State in a Low Order Pressure Gradient Scheme for Sigma Coordinate Ocean Models ». Ocean Modelling 40 (1) : 1-13. https ://doi.org/10.1016/j.ocemod.2011.07.004.

Marsaleix, Patrick, Francis Auclair, Jochem Willem Floor, Marine Julie Herrmann, Claude Estournel, Ivane Pairaud, et Caroline Ulses. 2008. « Energy Conservation Issues in Sigma-Coordinate Free-Surface Ocean Models ». Ocean Modelling 20 (1) : 61-89. https ://doi.org/10.1016/j.ocemod.2007.07.005.

Marsaleix, Patrick, Caroline Ulses, Ivane Pairaud, Marine Julie Herrmann, Jochem Willem Floor, Claude Estournel, et Francis Auclair. 2009. « Open Boundary Conditions for Internal Gravity Wave Modelling Using Polarization Relations ». Ocean Modelling 29 (1) : 27-42. https ://doi.org/10.1016/j.ocemod.2009.02.010.

Martzikos, N. T., Prinos, P. E., Memos, C. D., et Tsoukala, V. K. 2021. « Statistical analysis of Mediterranean coastal storms. » Oceanologia, 63(1), 133-148.

Masselin, P., Amzil, Z., Carreras, A., Chiantella, C., Le Bec, C., Nezan, E., et Truquet, P. 2000. « Paralytic Shellfish Poisoning on French Mediterranean coast in the autumn of 1998 : Alexandrium tamarense as a causative agent ». In : Ninth International Conference on Harmful Algae Blooms, Tasmania.

Mazouni N. 1995.« Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude in situ de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute ». Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II, Marseille

Mazouni N. 2004.« Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau, France). Mar Ecol Prog Ser 276 : 103-113

Mazouni N, Gaertner JC, Deslous-Paoli JM, Landrein S, Geringer d'Oedenberg M. 1996.« Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France) ». Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 205 : 91-113

Mazouni N, Gaertner JC, Deslous-Paoli JM. 1998.« Influence of oyster culture on water column characteristics in a coastal lagoon (Thau, France) ». In : Amiard JC, Le Rouzic B, Berthet B, Bertru G (eds) Oceans, rivers and lakes : energy and substance transfers at interfaces. Springer, Dordrecht, p 149-156

Mendoza Ponce, Ernesto T. 2008. « Coastal Vulnerability to Storms in the Catalan Coast ». Universitat Politécnica de Catalunya.

Merckx, B., P. Goethals, M. Steyaert, A. Vanreusel, M. Vincx, J. Vanaverbeke. 2009. « Predictability of marine nematode biodiversity ». Ecological Modelling, 220 (2009), pp. 1449-1458.

Météo-France. 2018. « Changements climatiques et épisodes méditerranéens ». www.meteofrance.fr. 2018.

Michaelides, Silas, Theodore Karacostas, Jose Luis Sánchez, Adrianos Retalis, Ioannis Pytharoulis, Víctor Homar, Romualdo Romero, et al. 2018. « Reviews and Perspectives of High Impact Atmospheric Processes in the Mediterranean ». Atmospheric Research 208 (août) : 4-44. https ://doi.org/10.1016/j.atmosres.2017.11.022.

Michaelis, L., et M.L. Menten. 1913. « Die Kinetik des Invertinwirkung ». Biochemische Zeitschrift 49 : 333-69.

Michaud, Héloïse. 2011. « Impact des vagues sur les courants marins : Modélisation multi-échelle de la plage au plateau continental ». Université de Montpellier II.

Michaud, Héloïse, Yann Leredde, Claude Estournel, Éric Berthebaud, et Patrick Marsaleix. 2013. « Modelling and In-Situ Measurements of Intense Currents during a Winter Storm in the Gulf of Aigues-Mortes (NW Mediterranean Sea) ». Comptes Rendus Geoscience 345 (9-10) : 361-72. https ://doi.org/10.1016/j.crte.2013.07.001.

De Michele, C., Salvadori, G., Passoni, G., et Vezzoli, R. 2007. « A multivariate model of sea storms using copulas ». Coastal Engineering, 54(10), 734-751.

Millet B. 1989. « Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Ecothau) ». Oceanologica Acta, 1 (1989), pp. 37-47

Ministerie van Verkeer en Waterstaat, et Waterbouwkunde, D. W. E. 2005. « Veiligheid Nederland in Kaart ». Tussenstand onderzoek overstromingsrisico's. Den Haag.

Molina, R., Manno, G., Lo Re, C., Anfuso, G., et Ciraolo, G. 2019. « Storm energy flux characterization along the Mediterranean coast of Andalusia (Spain) ». Water, 11(3), 509.

Mongruel, R., Vanhoutte-Brunier, A., Fiandrino, A., Valette, F., Ballé-Béganton, J., Pérez Agúndez, J.A., Gallai, N., Derolez, V., Roussel, S., Lample, M., Laugier, T. 2013. « Why, How, And how far should microbiological contamination in a coastal zone be mitigated ? An application of the systems approach to the Thau lagoon (France) ». J. Environ. Manage. 118, 55-71.

Monna, F, D Benothman, et J Luck. 1995. « Pb Isotopes and Pb, Zn and Cd Concentrations in the Rivers Feeding a Coastal Pond (Thau, Southern France) : Constraints on the Origin(s) and Flux(Es) of Metals ». Science of The Total Environment 166 (1-3) : 19-34. https ://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04514-2.

Moriondo, M, P Good, R Durao, M Bindi, C Giannakopoulos, et J Corte-Real. 2006. « Potential Impact of Climate Change on Fire Risk in the Mediterranean Area ». Climate Research 31 (juin) : 85-95. https ://doi.org/10.3354/cr031085.

Mostajir, Behzad, Cécile Roques, Corinne Bouvier, Thierry Bouvier, Éric Fouilland, Patrice Got, Emilie Le Floc'h, Jean Nouguier, Sébastien Mas, et Richard Sempéré. 2015. « Microbial food web structural and functional responses to oyster and fish as top predators ». Marine Ecology Progress Series 535 : 11–27.

Moullec, Fabien. 2019. « Capturing the Big Picture of Mediterranean Marine Biodiversity with an End-to-End Model of Climate and Fishing Impacts ». Progress in Oceanography 178 : 102-79.

Newton, Alice, John Icely, Sónia Cristina, Ana Brito, Ana Cristina Cardoso, Franciscus Colijn, Simona Dalla Riva, et al. 2014. « An Overview of Ecological Status, Vulnerability and Future Perspectives of

European Large Shallow, Semi-Enclosed Coastal Systems, Lagoons and Transitional Waters ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 140 (mars) : 95-122. https ://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.05.023.

Nixon, Scott W. 1995. « Coastal Marine Eutrophication : A Definition, Social Causes, and Future Concerns ». Ophelia 41 (1) : 199-219. https ://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422044.

Nixon, S.W. 1982. « Nutrient Dynamics, Primary Production and Fisheries Yields of Lagoons ». Oceanologica Acta, 357-71.

Pagès R., 2016. Impact des épisodes de tempêtes et de crues sur la production primaire en zone côtière exploitée (lagune de Thau). Approche par modélisation couplée hydrodynamique-biogéochimie. Mémoire de stage de Master 2. 29 p. Université d'Aix-Marseille.

Pairaud, I L, F Lyard, F Auclair, T Letellier, et P Marsaleix. 2008. « Dynamics of the Semi-Diurnal and Quarter-Diurnal Internal Tides in the Bay of Biscay. Part 1 : Barotropic Tides ». Continental Shelf Research 28 : 1294– 1315.

Pairaud, Ivane L, Francis Auclair, Patrick Marsaleix, Florent Lyard, et Annick Pichon. 2010. « Dynamics of the Semi-Diurnal and Quarter-Diurnal Internal Tides in the Bay of Biscay. Part 2 Baroclinic Tides ». Continental Shelf Research 30 : 253–269.

Pastor, L., C. Cathalot, B. Deflandre, E. Viollier, K. Soetaert, F. J. R. Meysman, C. Ulses, E. Metzger, et C. Rabouille. 2011. « Modeling Biogeochemical Processes in Sediments from the Rhône River Prodelta Area (NW Mediterranean Sea) ». Biogeosciences 8 (5) : 1351-66. https ://doi.org/10.5194/bg-8-1351-2011.

Pecqueur, D., Vidussi, F., Fouilland, E., Floc'h, L., Mas, S., Roques, C., et al. 2011. « Dynamics of microbial planktonic food web components during a river flash flood in a Mediterranean coastal lagoon ». Hydrobiologia, 673(1), 13-27.

Pernet, Fabrice, Nathalie Malet, Annie Pastoureaud, André Vaquer, Claudie Quéré, et Laurent Dubroca. 2012. « Marine Diatoms Sustain Growth of Bivalves in a Mediterranean Lagoon ». Journal of Sea Research 68 (février) : 20-32. https ://doi.org/10.1016/j.seares.2011.11.004.

Pernet, F., Lagarde, F., Cesmat, L., Jeannée, N., Barret, J., Le Gall, P. et al. 2012. « Facteurs explicatifs de la dynamique spatio-temporelle des mortalités d'huîtres creuses Crassostrea gigas dans la lagune de Thau ». Rapport Ifremer RST/LER/LR 12-011.

Pete Romain, Thomas Guyondet, Beatrice Bec, Valérie Derolez, Ludovic Cesmat, Franck Lagarde, Stéphane Pouvreau, Annie Fiandrino, Marion Richard. 2020. « A box-model of carrying capacity of the Thau lagoon in the context of ecological status regulations and sustainable shellfish cultures ». Ecological Modelling 426. https ://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109049.

Petti, Marco, Silvia Bosa, et Sara Pascolo. 2018. « Lagoon Sediment Dynamics : A Coupled Model to Study a Medium-Term Silting of Tidal Channels ». Water 10 : 569.

Pirolley, Alexandre. 2016. « Analyse fréquentielle des débits caractéristiques d'étiage et de crue ». Projet de Fin d'étude, Rapport technique HSM. Université de Montpellier : Polytech Montpellier.

Plus, M, A Chapelle, P Lazure, I Auby, G Levavasseur, M Verlaque, T Belsher, J.M. Deslous-Paoli, J.-M. Zaldívar, et C N Murray. 2003. « Modelling of Oxygen and Nitrogen Cycling as a Function of Macrophyte Community in the Thau Lagoon ». Continental Shelf Research 23 : 1877-98.

Plus, Martin, Jose-Manuel Zaldıvar, Annie Chapelle, et Pascal Lazure. 2006. « Modelling Water Discharges and Nitrogen Inputs into a Mediterranean Lagoon Impact on the Primary Production ». Ecological Modelling 193 : 69–89.

Plus, M., I. Auby, D. Maurer, G. Trut, Y. Del Amo, F. Dumas, et B. Thouvenin. 2015. « Phytoplankton versus Macrophyte Contribution to Primary Production and Biogeochemical Cycles of a Coastal Mesotidal System. A Modelling Approach ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 165 (novembre) : 52-60. https ://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.09.003.

Pörtner, H.-O., D. C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, M. Tignor, et al. 2019. « Technical Summary ». In IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate.

Prunet P, Minster JF, Ruiz-Pino D, Dadou I. 1996.« Assimilation of surface data in a one-dimensional physical-biogeochemical model of the surface ocean. 1. Method and preliminary results ». Global Biogeochemical Cycles 10 : 111-138

Pugnetti, A., Viaroli, P., et Ferrari, I. 1992. « Processes leading to dystrophy in a Po River Delta lagoon (Sacca di Goro) : phytoplankton-macroalgae interactions ». In : Marine Coastal Eutrophication (pp. 445-456). Elsevier.

Le Quere, Corinne, Sandy P. Harrison, I. Colin Prentice, Erik T. Buitenhuis, Olivier Aumont, Laurent Bopp, Herve Claustre, et al. 2005. « Ecosystem Dynamics Based on Plankton Functional Types for Global Ocean Biogeochemistry Models ». Global Change Biology 11 (octobre) : 2016–2040. https ://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.1004.x.

Quintana-Seguí, P., F. Habets, et E. Martin. 2011. « Comparison of Past and Future Mediterranean High and Low Extremes of Precipitation and River Flow Projected Using Different Statistical Downscaling Methods ». Natural Hazards and Earth System Science 11 (5) : 1411-32. https ://doi.org/10.5194/nhess-11-1411-2011.

Raul Rocha, N.. 2014. « Débits de crue et analyse hydrologique de petits bassins versants ». Mémoire de Master Sc., Université de Laval, Québec, Canada.

Redfield, A.C., B.H. Ketchum, et F.A. Richards. 1963. « The influence of organisms on the composition of sea-water ». In The composition of seawater : Comparative and descriptive oceanography. The sea : ideas and observations on progress in the study of the seas, Hill M.N. (Ed.), 26-77. New York : Wiley Interscience.

Reffray, Guillaume, P Fraunie, et P Marsaleix. 2004. « Secondary FLows Induced by Wind Forcing in the Rho^ Ne Region of Freshwater Influence ». Ocean Dynamics 54 : 179-96.

Rétif, Fabien. 2015. « Modélisation du niveau instantané de la mer en conditions paroxysmales ». Université de Montpellier.

Richard M, Archambault P, Thouzeau G, McKindsey CW, Desrosiers G. 2007.« Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons Lagoon, Îles-de-laMadeleine (Quebec, Canada) ». Can J Fish Aquat Sci 64 : 1491-1505

Richard M, Bec B, Vanhuysse C, Mas S and others. 2019. Changes in planktonic microbial components in interaction with juvenile oysters during a mortality episode in the Thau lagoon (France) ». Aquaculture 503 : 231-241

Reichert P., Langhans S., Lienert J., Schuwirth N. 2015. « The conceptual foundation of environmental decision support ». Journal of Environmental Management 154, 316-332. http ://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.01.053.

Reichert P., Mieleitner J. et Schuwirth N. 2018 (consulté en 2018).« Modelling Aquatic Ecosystems ». Course material, ETH Zürich, Department of Environmental Systems Science. Zürich, Switzerland.

Robert P, Mckindsey CW, Chaillou G, Archambault P. 2013. « Dose-dependent response of a benthic system to biodeposition from suspended blue mussel (Mytilus edulis) culture ». Marine Pollution Bulletin 66 : 92-104

Ruggiu, D., Morabito, G., Panzani, P., Pugnetti, A. 1998. « Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the long-term oligotrophication of Lake Maggiore (Italy) ». Hydrobiologia 369-370, 243-257. doi :10.1023/A :1017058112298

Sabatier, P. 2009. « Reconstitution des événements climatiques extrêmes (crues et tempêtes) au cours de l'holocène dans le golfe d'Aigues-Mortes (Sud de la France) ». These de doctorat, Terre solide. Géodynamique des enveloppes supérieures, paléobiosphère. Université de Montpellier, France.

Salman, A. M., et Li, Y. 2018. « Flood risk assessment, future trend modeling, and risk communication : a review of ongoing research ». Nat. Hazards Rev, 19(3), 04018011.

Sarmiento, J L, R D Slater, M J R Fasham, H W Ducklow, J R Toggweiler, et G T Evans. 1993. « A Seasonal Three-dimensional Ecosystem Model of Nitrogen Cycling in the North Atlantic Euphotic Zone ». Global Biogeochemical Cycles 7 (2) : 417-50.

Sénéchal, N., Castelle, B., Bryan, K.R. 2017. « Storm Clustering and Beach Response ». In : Coastal Storms. John Wiley et Sons, Ltd., Chichester, UK, 151-174.

Sherman, Elliot, J. Keith Moore, Francois Primeau, et David Tanouye. 2016. « Temperature Influence on Phytoplankton Community Growth Rates : Temperature and phytoplankton growth rates ». Global Biogeochemical Cycles 30 (4) : 550-59. https ://doi.org/10.1002/2015GB005272.

Sime-Ngando T, Gosselin M, Roy S, Chanut JP. 1995.« Significance of planktonic ciliated protozoa in the Lower St. Lawrence Estuary :comparison with bacterial, phytoplankton, and particulate organic carbon ». Aquatic Microbial Ecology 9 : 243-258

Six, Katharina D., et Ernst Maier-Reimer. 1996. « Effects of planktondynamics on seasonal carbon fluxes in an ocean general circulation model ». Global Biogeochemical Cycles 10 (4) : 559-83.

Soetaert, Karline, Jack J. Middelburg, Peter M.J. Herman, et Kerst Buis. 2000. « On the Coupling of Benthic and Pelagic Biogeochemical Models ». Earth-Science Reviews 51 (1-4) : 173-201. https ://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00004-0.

Souchu, P., A. Gasc, G. Cahet, A. Vaquer, Y. Collos, et J.M. Deslous-Paoli. 1997. « Biogeochemical Composition of Mediterranean Waters Outside Thau Lagoon ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 44 (3) : 275-84. https ://doi.org/10.1006/ecss.1996.0117.

Souchu, P., Abadie, E., Vercelli, C., Buestel, D., Sauvagnargues, J.C. 1998. « La crise anoxique du bassin de Thau de l'été 1997 . Bilan du phénomène et perspectives ». 36 pp. https ://archimer.ifremer.fr/doc/00039/15010/

Souchu, P., Vaquer, A., Collos, Y., Landrein, S., Bibent, B. 2001. « Influence of shellfish farming activities on the biogeochemical composition of the water column in Thau lagoon ». 218, 141-152.

Souchu, Philippe, Béatrice Bec, Val H. Smith, Thierry Laugier, Annie Fiandrino, Laurent Benau, Valérie Orsoni, Yves Collos, et André Vaquer. 2010. « Patterns in Nutrient Limitation and Chlorophyll a along an Anthropogenic Eutrophication Gradient in French Mediterranean Coastal Lagoons ». Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 67 (4) : 743-53. https ://doi.org/10.1139/F10-018.

Soulié, Tanguy, Francesca Vidussi, Justine Courboulès, Sébastien Mas, et Behzad Mostajir. 2022. « Metabolic Responses of Plankton to Warming during Different Productive Seasons in Coastal Mediterranean Waters Revealed by in Situ Mesocosm Experiments ». Scientific Reports 12.1 : 9001.

Soulsby, R.L. 1997. « Dynamics of marine sands : a manual for practical applications ». Oceanographic Literature Review 44 (9) : 947.

Spillman CM, Hamilton DP, Hipsey MR, Imberger J. 2008.« A spatially resolved model of seasonal variations in phytoplankton and clam (Tapes philippinarum) biomass in Barbamarco Lagoon, Italy ». Estuarine, Coastal and Shelf Science 79 : 187-203

Sylaios, G. K., Tsihrintzis, V. A., Akratos, C., et Haralambidou, K. 2006. « Quantification of water, salt and nutrient exchange processes at the mouth of a Mediterranean coastal lagoon ». Environmental monitoring and assessment, 119(1), 275-301.

Tabeaud, Martine. 1995. « Les tempêtes sur les côtes françaises de Méditerranée ». Annales de géographie, 389-401.

Taylor, Karl E. 2001. « Summarizing Multiple Aspects of Model Performance in a Single Diagram ». Journal of Geophysical Research : Atmospheres 106 (avril) : 7183-92. https ://doi.org/10.1029/2000JD900719.

Tesi, T., L. Langone, M.A. Goñi, S. Miserocchi, et F. Bertasi. 2008. « Changes in the Composition of Organic Matter from Prodeltaic Sediments after a Large Flood Event (Po River, Italy) ». Geochimica et Cosmochimica Acta 72 (8) : 2100-2114. https ://doi.org/10.1016/j.gca.2008.02.005.

Thingstad TF, Zweifel UL, Rassoulzadegan F. 1998.« P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwest Mediterranean ». Limnology Oceanography 43 : 88-94

Thingstad TF, Havskum H, Zweifel UL, Berdalet E et al. 2007.« Ability of a 'minimum' microbial food web model to reproduce response patterns observed in mesocosms manipulated with N and P, glucose, and Si ». Journal of Marine Systems 64 : 15-34

Tournoud M.-G., Payraudeau S., Cernesson F., Salles C. 2006. « Origins and quantification of nitrogen inputs into a coastal lagoon : Application to the Thau lagoon (France) ». Ecological Modelling, 193, pp. 19-33.

Tramblay, Y., Ribes, A., Somot, S., Neppel, L., Lucas-Picher, P., Vinet, F., et Sauquet, E. 2021. « Impacts du changement climatique sur les pluies intenses et les crues en Méditerranée ». LHB, 107(1), 1-5.

Trombetta, Thomas, Francesca Vidussi, Sébastien Mas, David Parin, Monique Simier, et Behzad Mostajir. 2019. « Water Temperature Drives Phytoplankton Blooms in Coastal Waters ». Édité par Adrianna Ianora. PLOS ONE 14 (4) : e0214933. https ://doi.org/10.1371/journal.pone.0214933.

Trottet A, Roy S, Tamigneaux E, Lovejoy C, Tremblay R. 2008.« Impact of suspended mussels (Mytilus edulis L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Québec, Canada) :a mesocosm approach ». Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 365 : 103-115.

Troussellier, M., Deslous-Paoli, J. M. 2001. « Thau lagoon : a working site for the acquisition, integration and valorization of lagoon ecosystem knowledges ». Oceanis. Serie de documents oceanographiques, 27(2), 257-289.

Ubertini M., Fiandrino A., Bernard I., Thomas Y., Dumas F., Pouvreau S., Roque D'Orbcastel E., Lagarde F. 2014. « Oyster (c. gigas) recruitment in Mediteranean lagoons ; new approaches for studying larval connectivity using MARS3D modeling tools ». Summary report website, Aquaculture Europe 2014.

Ullmann, Albin. 2008. « Surcotes Dans Le Golfe Du Lion et Conditions Atmosphériques : Variabilité Contemporaine et Future (1900-2100) ». Univserité de Provence - Aix-Marseille I.

Ullmann, Albin. 2009. « Changement climatique et évolution des tempêtes dans le Golfe du Lion : approche par intégration d'échelles spatio-temporelles ». Cybergeo : European Journal of Geography, Environnement, Nature, Paysage, no 441. http ://journals.openedition.org/cybergeo/22013.

Ulses, C, C Estournel, J Bonnin, X Durrieu de Madron, et P Marsaleix. 2008. « Impact of Storms and Dense Water Cascading on Shelf-Slope Exchanges in the Gulf of Lion (NW Mediterranean) ». Journal of Geophysical Research 113 : 18.

Ulses, C., C. Estournel, X. Durrieu de Madron, et A. Palanques. 2008. « Suspended Sediment Transport in the Gulf of Lions (NW Mediterranean) : Impact of Extreme Storms and Floods ». Continental Shelf Research 28 (15) : 2048-70. https ://doi.org/10.1016/j.csr.2008.01.015.

Ulses, C., P.-A. Auger, K. Soetaert, P. Marsaleix, F. Diaz, L. Coppola, M.J. Herrmann, F. Kessouri, et C. Estournel. 2016. « Budget of Organic Carbon in the North-Western Mediterranean Open Sea over the Period 2004-2008 Using 3-D Coupled Physical-Biogeochemical Modeling : BUDGET OF ORGANIC CARBON IN THE NWMOS ». Journal of Geophysical Research : Oceans 121 (9) : 7026-55. https ://doi.org/10.1002/2016JC011818.

UNFCCC, 2016. Report of the Conference of the Parties on its twenty-first session, held in Paris from 30 November to 13 December 2015 Conf. CoP 21, FCCC/CP/2015/10, United Nation Framework Convention on Climate Change, 16 pp.

Van Dongeren, A., Ciavola, P., Viavattene, C., de Kleermaeker, S., Martinez, G., Ferreira, O., Costa, C., McCall, R. 2014. « RISC-KIT : Resilience-Increasing Strategies for Coasts - toolKIT ». Journal of Coastal Research 70, 366-371.

Velasco, J., Lloret, J., Millán, A., Marin, A., Barahona, J., Abellán, P., Sánchez-Fernández, D. 2006. « Nutrient and particulate inputs into the Mar Menor lagoon (SE Spain) from an intensive agricultural watershed ». Water, Air, and Soil Pollution, 176(1), 37-56.

Volf, G., N. Atanasova, B. Kompare, R. Precali, N. Oani. 2011. « Descriptive and prediction models of phytoplankton in the northern Adriatic ». Ecological Modelling, 222 (2011), pp. 2502-2511

Vidussi F, Mostajir B, Fouilland E, Le Floc'h E et al. 2011.« Effects of experimental warming and increased ultraviolet B radiation on the Mediterranean plankton food web ». Limnology Oceanography 56 : 206-218

Walker, R. A., et Basco, D. R. 2011. « Application of coastal storm impulse (COSI) parameter to predict coastal erosion ». Coastal Engineering Proceedings, (32), 23-23.

Wang, Bin, Jian Liu, Hyung-Jin Kim, Peter J. Webster, et So-Young Yim. 2012. « Recent Change of the Global Monsoon Precipitation (1979–2008) ». Climate Dynamics 39 (5) : 1123-35. https ://doi.org/10.1007/s00382-011-1266-z.

Wang, Q., R. Cao, X. Ning, L. You, C. Mu, C. Wang, L. Wei, M. Cong, H. Wu, et J. Zhao. 2016. « Effects of ocean acidification on immune responses of the Pacific oyster Crassostrea gigas ». Fish Shellfish Immunol., 49 (2016), pp. 24-33.

Wasko, Conrad, et Ashish Sharma. 2017. « Global Assessment of Flood and Storm Extremes with Increased Temperatures ». Scientific Reports 7 (1) : 7945. https ://doi.org/10.1038/s41598-017-08481-1.

de Wit, R., Mostajir, B., Troussellier, M., et Do Chi, T. 2011. « Environmental management and sustainable use of coastal lagoons ecosystems ». Lagoons : Biology Management and Environmental Impact Series. Nova publishers, Hauppauge, New York, 333-350.

Wunsch C. 1978. The North Atlantic general circulation west of 50°W determined by inverse methods ». Reviews of Geophysics 16 : 583-620

Zaldívar, J.-M., Cardoso, A.C., Viaroli, P., Wit, R. De, Ibañez, C., Reizopoulou, S., Razinkovas, A., Basset, A., Holmer, M., Murray, N. 2008. « Eutrophication in transitional waters : an overview ». TWM, Transit. Waters Monogr. 1, 1-78. doi :10.1285/i18252273v2n1p1

Zanuttigh, B. 2011. « Coastal flood protection : What perspective in a changing climate ? The THESEUS approach ». Environ. Sci. Policy 14, 845—863.

Table des figures

1.1 Prédiction des changements en terme de biomasse d'animaux marins (incluant les poissons et les invertébrés) basée sur les sorties des 10 projections effectuées pour chacun des scénarios RCP par le groupe-projet FISHMIP (Lotze et al., 2018).(a, b) Moyenne des changements (%) pour cette biomasse entre les périodes 2085-2099 et 1986-2005 suivant les scénarios RCP2.6 et RCP8.5. (c) Prédiction des changements globaux pour la biomasse marine totale entre 1970 et 2099, suivant les scénarios RCP2.6 (bleu) et RCP8.5 (rouge). Figure extraite de IPCC (2019). 5
1.2 Période de retour (A, B et C), calculée pour (2035-2064), des crues dont la période de retour était de 10 ans en (1970-1999). Anomalies des débits fluviaux (D, E et F) entre (2035-2064) et (1970-1999) pour des crues dont la période de retour est de 10 ans. Les méthodes statistiques utilisées sont : Anomalie (AN), Quantile Mapping (QM) et Weather Typing (WT). Selon Quintana-Seguí et al. (2011). 8
1.3 Définition possible d'un événement de tempête marine et description des paramètres importants. D'après Martzikos et al. (2021). 10
1.4 Paramètres permettant de définir l'hydrogramme unitaire, c'est-à-dire une représentation simplifiée du débit instantané d'un cours d'eau en fonction du temps à l'exutoire d'un bassin versant. Figure tirée de Raul Rocha (2014). . . . 12
1.5 Schéma général expliquant les épisodes de pluies intenses sur le sud-est de la France. Il y a alors convergence de masses d'air humides venues du sud (en rouge). Il existe trois autres flux possibles. Des basses pressions en surface sous le vent de la péninsule ibérique (« Lee surface pressure low ») peuvent engendrer des flux vers l'est en altitude (en rose). À l'est, des masses d'air peuvent se trouver déviées et canalisées entre les reliefs de la Corse et de l'Italie (en violet). Le même phénomène se produit également avec de l'air venu de l'Adriatique (en orange) et s'insinuant entre les Apennins et les Alpes (« Deviation and channeling by mountains and islands »). Ces convergences peuvent être soulevées par une masse d'air froid sur les côtes françaises (« Cool pool ») puis, plus loin, par le relief (« Orogenic lifting »), ce qui justifie alors le terme d'épisode cévenol. D'après Ducrocq et al. (2016). 16
1.6 Carte de la température au-dessus du sol (couleurs) et isobares de la pression atmosphérique au niveau du sol le 12 octobre 2016 à 20h (données du modèle ECMWF, Météo-France). La dépression (bleue) formée sur l'Atlantique au nord-ouest de l'Espagne, engendre des vents de sud ou sud-est au niveau du golfe du Lion. Cela provoque un flux d'air chaud provenant des zones chaudes au nord du Maghreb. 17

1.7 Bilan des processus induits par les vagues en zone côtière et en particulier sur le compartiment benthique et sédimentaire. D correspond à la profondeur bathymétrique et L à la longueur d'onde des vagues. Depuis Mermex group (2011). 20
1.8 Situation de la lagune de Thau, d'après une carte du Syndicat Mixte du Bassin de Thau (SMBT, 2005). La lagune de Thau est la plus grande lagune de la région Occitanie. Une grande partie de la lagune est exploitée pour la production d'huîtres. On peut d'ailleurs distinguer sur cette carte la disposition des parcs dans l'étang depuis Bouzigues jusqu'à Marseillan. 25
1.9 Représentation des débits au niveau du canal de Sète sur le mois de février 2016 pour les observations fournies par le SMBT (rouge), et pour les résultats du modèle SYMPHONIE-ECO3M-S utilisé dans cette thèse (bleu). 26
1.10 Photographies de la lagune de Thau en vue aérienne (a) et depuis le mont Saint-Clair (b) (sources : photographies publiques par « Sandervalya »et Christian Ferrer). On y distingue l'emprise des parcs à huîtres. L'activité conchylicole est majeure dans le fonctionnement économique de la lagune. 28
1.11 Diagramme synthétique représentant le cycle de génération et validation d'un modèle numérique. Depuis Reichert et al. (2018). 31
1.12 Revue des processus importants rencontrés dans la zone pélagique. Les processus suivants sont représentés : (1) la croissance des algues (production primaire), (2) la croissance du zooplancton herbivore (broutage), (3) la prédation des omni- et carnivore par le zooplancton, (4) la prédation des poissons sur le zooplancton, (5) la prédation des poissons carnivores, (6) la respiration, (7) le relargage de matière organique dissoute durant la mort ou l'alimentation partielle (ou « sloppy-feeding ») de certains organismes, (8) la mort d'organismes, (9) l'hydrolyse (généralement gérée par des organismes), (10) la minéralisation (gérée par des organismes qui peuvent être explicitement inclus ou non dans le modèle), (11) le croissance des bactéries, champignons ou autres micro-organismes hétérotrophes. Les flèches secondaires indiquent une consommation ou une production d'oxygène. Il est important de noter que tous les processus ne sont pas représentés et que certains peuvent être plus pertinents, en particulier les minéralisations anaérobie et anoxique, ainsi que la nitrification. Depuis Reichert et al. (2018). 33
1.13 Méthodologie générale de la thèse. Le diagramme présente l'approche par modélisation couplée. La dernière partie répond à l'objectif principal de cette thèse concernant la réponse de l'écosystème marin côtier considéré à une modification des événements hydro-météorologiques intenses sur la zone d'étude, en termes de bilans biogéochimiques et d'évolution des producteurs primaires. 37

2.1 Représentation schématisée d'une maille de la grille de type C (Arakawa et Lamb 1977) utilisée par le modèle 3D. Les points u, v et w représentent la position des composantes de la vitesse. Le point t représente le milieu de la maille, c.-à-d. où sont calculés les traceurs. 46
2.2 Représentation des niveaux verticaux pour la grille utilisée durant cette thèse. On y distingue le resserrement des niveaux proches des côtes. 47

2.3 Carte de la bathymétrie (m) affichée sur la grille bipolaire du modèle couplée. La grille a une emprise sur l'ensemble du Golfe du Lion (à gauche) avec une résolution variable, plus fine au niveau de la zone d'étude (lagune de Thau, à droite). 50
2.4 Représentation schématique du modèle Eco3m-S montrant les principaux groupes fonctionnels, les composantes et processus biochimiques, adaptée de Auger et al. (2011). Le nouveau compartiment pour les huîtres a été introduit au cours de cette thèse (Caillibotte et al., 2020), filtrant la matière particulaire de la colonne d'eau. Au sein du compartiment pour le zooplancton, trois groupes fonctionnels sont distingués (Z1, Z2, Z3), prédatant sélectivement les autres groupes de zooplancton, phytoplancton, bactéries, et matière particulaire non-vivante (MOP). MOD : matière organique dissoute. 53
2.5 Différents couplages benthiques utilisés dans le modèle, d'après Soetaert et al. (2000). Les équations de ces différents couplages sont explicitées dans cette même référence. 61
2.6 Carte représentant les points d'observation dont les données ont été utilisées dans cette thèse. La légende sur la figure indique l'emplacement de ces observations. 64
2.7 Evolution de la pluviométrie (A, en mm h^{-1}), de l'intensité du vent (B, en m s^{-1}) et de la pression atmosphérique (C, en hPa) pour différentes sources de données sur la lagune de Thau. 65
2.8 Diagramme représentant les directions du vent sur l'année 2015 au dessus de la lagune de Thau, estimées selon les produits du modèle ECMWF. Les directions indiquées correspondent à l'origine du vent, c.-à-d. qu'un pic indiquant nord-ouest correspond à un vent provenant du nord-ouest. 66
2.9 Evolution du niveau de la mer (m) sur l'année 2015 observé au marégraphe de Sète situé dans le port de Sète (rouge) et à la station BESSète située sur l'avant-côte (bleu). 67
2.10 Evolution de la hauteur significative des vagues $H_{1/3}$ (m) sur l'année 2015 au niveau de la bouée CANDHIS. 68
2.11 Evolution des profils verticaux des deux composantes de vitesse, vers le nord et vers l'est, entre juillet 2015 et octobre 2015 à la station BESSète. 69
2.12 Evolution de la température (°C) et de la salinité en surface entre janvier et mai 2015 au niveau du ponton de la station marine de Sète, dans la lagune de Thau (données Suivi-Thau). 70
2.13 Evolution de la température (°C) et de la salinité (psu) en surface entre février et décembre 2015 au niveau de la station SOMLIT-Sète, sur l'avant-côte (données SOMLIT). 71
2.14 Evolution de la concentration en ammonium, chlorophylle *a*, nitrate, oxygène, phosphate et silicate sur 2015-2016, pour différents points d'observation situés dans la lagune de Thau. Données Ifremer. 72
2.15 Evolution de la concentration en oxygène (A) et en chlorophylle *a* (B) de janvier à mai 2015, mesurées au niveau du ponton de la station marine de Sète, dans la lagune de Thau. Données Suivi-Thau. 73
2.16 Evolution de la concentration en oxygène (bleu) et en chlorophylle *a* (vert) sur l'année 2015, mesurées au niveau de la station SOMLIT-Sète. Données SOMLIT. 75

2.17 Carte représentant les zones "Lagune de Thau " et "Avant-côte" définies afin d'effectuer les calculs de bilans et de flux. Les flux latéraux y sont aussi représentés. Les échanges avec le sédiment au fond ne sont pas représentés sur cette figure. 76

3.1 Température d'eau et rayonnement photosynthétique actif (PAR) mesurés dans les mésocosmes durant l'étude expérimentale. Ces données ont été utilisées comme forcages pour le modèle biogéochimique 0D. 83
3.2 Concentrations en (A) nitrate, (B) phosphate, (C) silicate, (D) carbone organique dissout, (E) chlorophylle a, et (F) biomasse carbonée de bactéries de l'expérience en mésocomes (points ; moyenne et écart-type), et des résultats modélisés pour la simulation initiale (version « **Contrôle** », bleu pointillé) et la simulation optimisée (version « **Contrôle** », rouge). 84
3.3 Concentrations en (A) nitrate, (B) phosphate, (C) silicate, (D) carbone organique dissout, (E) chlorophylle a, et (F) biomasse carbonée de bactéries de l'expérience en mésocomes (points ; moyenne et écart-type), et des résultats modélisés pour la simulation initiale (version « **Huîtres** », bleu pointillé) et la simulation optimisée (version « **Huîtres** », rouge). 85
3.4 Comparaison entre la simulation initiale (ligne discontinue) et l'optimisation « Contrôle » (lignes continues) pour la concentration (A) en ammonium et (B) en biomasse carbonée de zooplancton. Dans la figure (B), les trois compartiments de zooplancton sont représentés : Zoo1 (bleu ; principalement les flagellés bactérivores et les petits ciliés), Zoo2 (rouge ; principalement les ciliés et les plus gros flagellés), et Zoo3 (vert ; métazooplancton dominé par les copépodes). 92
3.5 Résolution des données pour chaque type d'observation, détaillée pour chaque jour d'expérimentation pour l'optimisation (A) « Contrôle » et (B) « Huîtres ». COD : carbone organique dissout. 97
3.6 Comparaison entre la simulation initiale « Huîtres » (ligne discontinue) et l'optimisation « Huîtres » (lignes continues) pour la concentration (A) en ammonium et (B) en biomasse carbonée de zooplancton. Dans la figure (B), les trois compartiments de zooplancton sont représentés : Zoo1 (bleu ; principalement les flagellés bactérivores et les petits ciliés), Zoo2 (rouge ; principalement les ciliés et les plus gros flagellés), et Zoo3 (vert ; métazooplancton dominé par les copépodes). 99
3.7 Biomasse carbonée des huîtres (mmol C m-3) pour les simulations initiales (courbe bleu discontinue) et optimisée (courbe rouge continue) « Huîtres ». . . 101
3.8 Résolution des données calculées pour chaque type d'observation, moyenné sur la période expérimentale, pour les optimisations de (A) « Contrôle » et (B) « Huîtres », dans le cas où les 10 observations considérées sont disponibles. COD : carbone organique dissout ; Zoo1 : principalement les flagellés bactérivores et les petits ciliés ; Zoo2 : principalement les ciliés et les plus gros flagellés ; Zoo3 : métazooplancton dominé par les copépodes. 105
3.9 Comparaison de l'index structurel Autotrophe :Hétérotrophe (A :H) entre l'expérience en mésocosme (points) et la modélisation biogéochimique (ligne) pour les optimisations de « Contrôle » et « Huîtres ». 106
3.10 Filtration des composants du réseau trophique microbien par les huîtres : phytoplancton, zooplancton, bactérie, MOP légère et lourde. 107

3.11 Comparaison entre les optimisations de « Contrôle » et « Huîtres » pour (A) l'absorption d'ammonium par le phytoplancton, (B) l'absorption de phosphate par le phytoplancton, (C) l'absorption d'ammonium par les bactéries, et (D) l'excrétion du phosphate par les bactéries. 110

4.1 Carte représentant la lagune de Thau et la position des stations de mesures situées à l'embouchure de La Vène (S1, S2 et S3) et des points de références pour la modélisation situés dans les parcs à huîtres (Z1, Z2 et Z3) et dans la zone du petit étang (B1). 119
4.2 Evolution des précipitations (mm/h) et du débit de La Vène ($m^3\ s^{-1}$), dont l'embouchure est située au nord-est de la lagune de Thau, dans la crique de l'angle. Données mesurées pour la période de novembre 2008 (SO REC-Thau, OSU OREME). 120
4.3 Roses des vents, indiquant la provenance et l'intensité (m s-1), pour (a) la totalité de la période de l'événement et (b) la période de tempête. Les données présentées correspondent aux observations Météo-France (station de Sète) pour l'événement de novembre 2008. 121
4.4 Evolution de la pression atmosphérique (vert) et de l'élévation de la surface libre mesurée par le marégraphe de Sète (bleu) et calculée par le modèle couplé (rouge) sur la période d'octobre- novembre 2008. Les différentes périodes (pré-tempête, tempête et post-tempête) définies précédemment sont indiquées. . . 122
4.5 PAR (Photosynthetically Active Radiation) à la station M3 sur la période de l'événement. 122
4.6 Comparaison entre la salinité calculée par le modèle couplé aux points S1 et S3, et les observations effectuées par Fouilland et al. (2012) (triangles) et l'Ifremer (carrés). 124
4.7 Comparaison entre les résultats du modèle aux points S1 et S3 et les observations effectuées par Fouilland et al (2012) (triangles) pour les concentrations en (A) nitrate, (B) COD et (C) biomasse carbone du phytoplancton. 125
4.8 Intensité et direction du courant en surface pour trois dates : avant (26/10), pendant (02/11), et après (13/11) la tempête. 131
4.9 (A) Elévation de la surface libre en deux stations situées dans le port de Sète (bleu) et dans les eaux blanches (verts), à l'intérieur de la lagune (station B1). (B) Débits instantané (rouge) et moyenné sur une période glissante (violet) dans le canal de Sète. Résultats de la modélisation couplée. 132
4.10 Concentration de chlorophylle *a* en surface pour trois dates : avant (26/10), pendant (02/11), et après (13/11) la tempête. 134
4.11 Concentration de nitrate en surface pour trois dates : avant (26/10), pendant (02/11), et après (13/11) la tempête. La borne maximale de la l'échelle de couleur a été saturée par soucis de visualisation. Il se peut que la concentration soit ponctuellement supérieure à 10 mmol m^{-3} en particulier à l'embouchure de la Vène. 135
4.12 Flux d'azote échangé avec la mer ouverte par le canal de Sète (bleu) et par le grau de Pisse-Saumes (vert), exprimés en tonnes par jour, sur la période de l'événement. 137

4.13 Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau. Ce bilan est calculé pour les trois périodes définies précédemment : (A) pré-tempête du 25 au 31 octobre, (B) tempête du 31 octobre au 4 novembre, (C) post-tempête du 4 au 20 novembre. Enfin, le bilan est aussi calculé sur l'ensemble de la période de l'événement (D), c'est-à-dire entre le 25 octobre et le 20 novembre 2008. 138
4.14 Comparaison entre la simulation de référence (bleu) et la simulation test (rouge) pour la biomasse phytoplanctonique en quatre stations : S1, S3, M3 et SOMLIT. La simulation test correspond ici à un PAR doublé sur toute la période de simulation. 140
4.15 Fonction de limitation par la température intervenant dans les processus biogéochimiques du phytoplancton. Carte représentant la moyenne de cette fonction sur la verticale en trois dates : le 26 octobre, le 5 novembre et le 22 novembre. Si la fonction est inférieure à 1, les processus sont limités par un température trop faible. 141
4.16 Anomalie de biomasse phytoplanctonique entre la simulation test et la simulation de référence. La simulation test correspond ici à un apport d'eau douce provenant de la Vène plus chaud de 2 degrés par rapport à la référence. 142
4.17 Cartes représentant le terme de limitation pour l'assimilation en nutriment par le phytoplancton, suivant une loi Michaelis-Menten, moyenné sur la verticale. Les figures (a),(b) et (c) représentent la limitation en ammonium ; (d),(e) et (f) la limitation en nitrate ; (g),(h) et (i) la limitation en phosphate. Plus le terme est petit, plus la limitation est grande. 143

5.1 Evolution de la température au cours des années (A) 2015 et (B) 2016 en terme de minimale, maximale et moyenne mensuelle à Sète (données Météo France, source Info-Climat). 149
5.2 Evolution des précipitations au cours des années (A) 2015 et (B) 2016 en terme de cumul mensuel à Sète (données Météo France, source Info-Climat). 150
5.3 Evolution de certains forçages atmosphériques (A : pluviométrie, B : intensité du vent moyen, C : pression atmosphérique) (modèle ECMWF, Météo-France, au point de grille le plus proche de Sète) et des données de houles CANDHIS (D : hauteur significative) durant l'année 2015. Les triangles indiquent la position de l'apex des événements intenses identifiés pour la période. 152
5.4 Evolution des forçages atmosphériques (A : pluviométrie, B : intensité du vent, C : pression atmosphérique) (modèle ECMWF, Météo-France) et des données de houles CANDHIS (D) durant l'année 2016. Les triangles indiquent la position de l'apex des événements intenses identifiés pour la période. 153
5.5 Carte de la température au-dessus du sol (couleurs) et isobares de la pression atmosphérique au niveau du sol le 12 octobre 2016 à 20h (données du modèle ECMWF, Météo-France). La dépression (bleue) formée sur l'Atlantique, au nord-ouest de l'Espagne, engendre des vents de sud ou sud-est au niveau du Golfe du Lion. Cela provoque un flux d'air chaud provenant des zones chaudes au nord du Maghreb. 156
5.6 Intensité et direction du vent entre le 7 et le 20 octobre 2016 (données du modèle ECMWF en un point au milieu de la lagune de Thau, Météo France). 157
5.7 Hauteur maximale et significative de la houle entre le 7 et le 20 octobre 2016 (données CANDHIS, Sète). 157

5.8 (A) Pluviométrie sur l'étang de Thau et (B) débit de la Vène entre le 7 et le 20 octobre 2016 (données REC-Thau, OSU OREME). 158
5.9 Carte représentant les points d'observation dont les données ont été utilisées durant cette thèse. 159
5.10 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de hauteur d'eau au niveau du marégraphe de Sète (données SHOM) sur (A) la période 2015-2016 et sur (B) le mois de septembre 2015. 161
5.11 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de hauteur d'eau au niveau du point SOMLIT (données SOMLIT), (A) de juillet 2015 à octobre 2015 et (B) de janvier à avril 2016. 162
5.12 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de débits au niveau du canal de Sète (données fournies par le SMBT) pour (A) les années 2015-2016 et (B) le mois de février 2016. 163
5.13 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de température (A et C) et de salinité (B et D) récoltées par la bouée SIRENE à Marseillan sur les années 2015 (A et B) et 2016 (C et D) (données fournies par le SMBT). . . . 164
5.14 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de température (A et C) et de salinité (B et D) récoltées par l'Ifremer à Bouzigues sur les années 2015 (A et B) et 2016 (C et D) (données Ifremer). 165
5.15 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de température (A et C) et de salinité (B et D) récoltées à la station SOMLIT sur les années 2015 (A et B) et 2016 (C et D) (données SOMLIT). 166
5.16 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de nutriments sur les années 2015-2016 pour différentes stations situées à l'intérieur de la lagune de Thau : (A) ammonium, (B) nitrate, (C) phosphate, (D) silicate. Données Ifremer. 169
5.17 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de nutriments sur les années 2015-2016 à la station SOMLIT sur l'avant-côte : (A) ammonium, (B) nitrate, (C) phosphate, (D) silicate. Données SOMLIT. 169
5.18 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de chlorophylle *a* sur 2015-2016 en différentes stations dans la lagune de Thau, en surface. Données Ifremer. 170
5.19 Comparaison, en surface, entre les résultats du modèle et les observations haute-fréquence de chlorophylle *a* au niveau du ponton de la station marine de Sète dans la lagune de Thau (A) de janvier à mai 2015 et (B) de décembre 2015 à juillet 2016. Données Suivi-Thau (REC-Thau, OSU OREME ; Trombetta et al., 2019). 171
5.20 Comparaison entre les résultats du modèle et les observations de chlorophylle *a* en surface sur 2015-2016 à la station SOMLIT sur l'avant-côte. Données SOMLIT. 171
5.21 Diagramme de Taylor pour les années 2015-2016 : écart-type normalisé (noir), coefficient de corrélation (bleu), erreur quadratique moyenne centrée (vert). . 176
5.22 Concentration en biomasse phytoplanctonique (1 : pico-, 2 : nano-, 3 : micro-phytoplancton), moyennée sur la verticale, au milieu de la lagune de Thau (A) et au point SOMLIT sur l'avant-côte (B) pour la période 2015-2016. 178
5.23 Concentration en biomasse de zooplancton (1 : nano-, 2 : micro-, 3 : meso-zooplancton) et de bactéries hétérotrophes, moyennée sur la verticale, au milieu de la lagune de Thau (A) et au point SOMLIT sur l'avant-côte (B) pour la période 2015-2016. 179

5.24 Rapport (N:P) dissout, moyennée sur la verticale, au milieu de la lagune de Thau (rouge) et au point SOMLIT sur l'avant-côte (bleu) pour la période 2015-2016. Les pointillés correspondent au rapport de Redfield (N_{16} :P_1). 180
5.25 Evolution mensuelle du stock (A et C) et des flux (B et D) d'azote pour la lagune de Thau (A et B) et pour l'avant-côte (C et D) sur la période 2015 - 2016. Les échelles verticales (exprimées en tonne d'azote, tN) sont différentes d'un graphique à l'autre. 182
5.26 Evolution journalière du stock (barres) et des flux (lignes) de carbone (A) et d'azote (B) pour la lagune de Thau lors de l'événement d'octobre - novembre 2015. Les bandes grises et blanches découpent les deux tempêtes sèches successives en plusieurs périodes : pré-évenement, événement 1, inter-événement, événement 2 et post-événement. 186
5.27 Evolution journalière du stock (barres) et des flux (lignes) de carbone (A) et d'azote (B) pour la lagune de Thau lors de l'événement d'octobre 2016. Les bandes grises et blanches découpent l'épisode cévenol en plusieurs périodes : pré-évenement, événement et post-événement. 187
5.28 Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau pour les cinq événements intenses choisis sur la période 2015-2016 : septembre et novembre 2015 ; février, octobre et novembre 2016 189

6.1 Approche méthodologique suivie dans ce chapitre permettant de répondre à l'objectif principal de cette thèse concernant la réponse de l'écosystème considéré à une modification des événements hydrométéorologiques intenses sur la zone d'étude, en terme de bilans biogéochimiques et d'évolution des producteurs primaires. 197
6.2 Frise chronologique représentant la période d'octobre 2016 (rouge) qui a été dupliquée en octobre (S2) ou en novembre (S1, S2 et S3) de l'année 1 selon le scénario. Les triangles représentent les apex de tempêtes présents dans toutes les simulations (oranges) ou seulement dans les scénarii (violets). 198
6.3 Comparaison des conditions environnementales entre la simulation initiale et les différentes simulation S1, S2 et S3 : hauteur significative (A, données CANDHIS), intensité du vent (B, modèle ECMWF de Météo-France), débit de La Vène (C, observations BV-Thau, OSU OREME). 199
6.4 Comparaison entre la simulation initiale (pointillés, bleu) et la simulation S1 (continu, vert) de la variation nette de biomasse phytoplanctonique dans la lagune de Thau. Les courbes représentent l'évolution en tonnes par jour. Les barres représentent la moyenne effectuée sur les différentes périodes grisées. . 202
6.5 Evolution du PAR (Photosynthetically active radiation, orange) et de la concentration en chlorophylle *a* (vert) pour la simulation initiale (pointillés) et S1 (continu) prises en un point au milieu de la lagune de Thau. 202
6.6 Comparaison entre la simulation initiale (pointillés, bleu) et la simulation S1 (continu, vert) de la variation nette de biomasse phytoplanctonique sur l'avant-côte. Les courbes représentent l'évolution en tonnes par jour. Les barres représentent la moyenne effectuée sur les différentes périodes grisées. 203

6.7 Comparaison, entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus), des flux de matières (A-vivante, B-particulaire, C-dissoute) journaliers pour la lagune de Thau. Les points indiquent l'apex des événements présents dans les deux simulations (orange) ou uniquement dans la simulation S1 (rouge). 205
6.8 Comparaison entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus) de la variation du stock de carbone dans la lagune de Thau pour les différents compartiments biogéochimiques : (A) zooplancton, (B) phytoplancton, (C) bactéries, (D) matière particulaire, (E) matière dissoute, (F) total. Les courbes représentent la variation journalière de stock. Les barres représentent les moyennes sur les périodes grisées. 207
6.9 Comparaison, entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus), des flux de matières (A-vivante, B-particulaire, C-dissoute) journaliers pour l'avant-côte. Les points indiquent l'apex des événements pour les deux simulations (orange) ou uniquement pour la simulation S1 (rouge). . . 209
6.10 Comparaison entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation S1 (traits continus) de la variation du stock de carbone sur l'avant-côte pour les différents compartiments biogéochimiques : (A) zooplancton, (B) phytoplancton, (C) bactéries, (D) matière particulaire, (E) matière dissoute, (F) total. Les courbes représentent la variation journalière de stock. Les barres représentent les moyennes sur les périodes grisées. 211
6.11 Comparaison entre la simulation initiale (traits en pointillés) et la simulation modifiée (traits continus), de la variation du stock de sédiment, en carbone, (rouge) et des flux entrants (bleu) et sortants (vert) pour la lagune de Thau. . . 212
6.12 Comparaison entre la simulation initiale (pointillés) et la simulation modifiée (continu), de la variation du stock de sédiment, en carbone, (rouge) et des flux entrants (bleu) et sortants (vert) pour l'avant-côte. 213
6.13 Comparaison entre la simulation initiale et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au milieu de la lagune de Thau, pour la fin de l'année 1. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton. 215
6.14 Comparaison entre la simulation initiale et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au milieu de la lagune de Thau, sur la fin de l'année 1 et l'année 2. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton. 215
6.15 Comparaison entre la simulation initiale et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au point SOMLIT sur l'avant-côte, pour la fin de l'année 1. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton. 216
6.16 Comparaison entre la simulation de référence et les différents scénarii S1, S2 et S3 de la concentration moyenne sur la verticale de biomasse de phytoplancton calculée par le modèle au point SOMLIT sur l'avant-côte, sur l'année 1 et 2. Les trois classes de phytoplancton sont représentées : (A, Phy_1) pico-, (B, Phy_2) nano- et (C, Phy_3) micro-phytoplancton. 217

6.17 Bilans mensuels de la variation du stock d'azote (A) et des flux entrants/sortants (B), sur les années 1 et 2, pour la simulation initiale (Ref) et les différents scénarii (S1, S2 et S3), à l'intérieur de la lagune de Thau. 218
6.18 Bilans mensuels de la variation du stock d'azote (A) et des flux entrants/sortants (B), sur les années 1 et 2, pour la simulation initiale (Ref) et les différents scénarii (S1, S2 et S3), pour la zone avant-côte. 221
6.19 Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau sur la **première année** pour les différents scénarios : simulation de référence, S1, S2 et S3. 224
6.20 Bilan en azote (tonnes) pour la lagune de Thau sur la **deuxième année** pour les différents scénarios : simulation de référence, S1, S2 et S3. 225

Liste des tableaux

1.1 Quantités recensées par pays et surface des lagunes côtières méditerranéennes. D'après Cataudella et al. (2015). 21
1.2 Caractéristiques des principales lagunes méditerranéennes françaises en communication avec la mer de façon temporaire ou permanente. Tableau extrait de Deslous-Paoli (1996). 24

2.1 Liste des variables d'état du modèle Eco3m-S utilisées dans cette thèse. 54
2.2 Nouveaux paramètres pour les huîtres introduits dans le modèle Eco3m-S. (1) Chapelle et al. (2000), (2) Le Gall et al. (1997), (3) Defossez & Hawkins (1997), (4) De Crignis (2007), (5) Dupuy et al. (2000), (6) Grant et al. (2008), (7) Mazouni (1995), (8) Le Gall & Raillard (1988). Zoo : zooplancton ; Phy : phytoplancton ; POM : matière organique particulaire. Les paramètres sont sans dimension, excepté pour le taux de filtration (s^{-1}) et la température de référence des huîtres (°C). 59

3.1 Nouveaux paramètres pour les huîtres, désormais incluses dans le modèle Eco3m-S. (1) Chapelle et al. (2000), (2) Le Gall et al. (1997), (3) Defossez et Hawkins (1997), (4) De Crignis (2007), (5) Dupuy et al. (2000), (6) Grant et al. (2008), (7) Mazouni (1995), (8) Le Gall et Raillard (1988). Les paramètres sont principalement sans unité, excepté pour le taux maximal de filtration (s^{-1}) et la température de référence des huîtres (°C). 90
3.2 Paramètres clés modifiés durant la procédure d'optimisation « Contrôle », assimilant les observations du mésocosme « Contrôle ». COD : carbone organique dissous ; Phy : phytoplancton ; Zoo : zooplancton. 94
3.3 Paramètres clés modifiés durant l'optimisation « Huîtres », assimilant les observations des mésocosmes « Huîtres ». COD : carbone organique dissout ; Phy : phytoplancton ; Zoo : zooplancton. 101

5.1 Récapitulatif des cinq événements intenses identifiés sur la période 2015-2016. Ces événements sont identifiés par le débit de la Vène, l'intensité et la direction des vents maximum et la hauteur significative et la direction des vagues les plus hautes. 155
5.2 Résultats statistiques concernant la comparaison entre les résultats du modèle et les observations *in situ* dans la lagune de Thau et sur l'avant-côte. RMSE : Root Mean Square Error (dimensionné) ; PCC : Pearson Correlation Coefficient (sans dimension) ; Biais (sans dimension) ; Index de Willmott (sans dimension). 174

5.3 Résultats statistiques concernant la comparaison entre les résultats du modèle et les observations *in situ* dans la lagune de Thau et sur l'avant-côte pour des observations dont la fréquence d'acquisition est supérieure à une fois par semaine. 175
5.4 Bilans biogéochimiques (exprimés en tonnes d'azote tN) pour la lagune de Thau, calculés pour les années 2015 et 2016, ainsi que pour les périodes automnales. Le tableau représente la somme de tous les flux (est, ouest, fleuve et sédiments), ainsi que le bilan pour le stock présent dans la masse d'eau de la lagune de Thau. Pour les périodes automnales, les flux et stocks sont aussi exprimées en pourcentages sur l'année concernée afin de représenter la part de ces périodes automnales dans le bilan annuel. 184

6.1 Synthèse des bilans biogéochimiques en azote (exprimés en tonnes) pour les deux années modélisées pour la lagune de Thau. Les résultats pour la simulation de référence et les 3 scénarii sont affichés, décomposés en flux (est, ouest, fleuve et sédiments) et en stocks (Dstock). Les bilans sont calculés pour chaque année et pour les deux saisons automnales. Pour les périodes automnales, les flux et stocks sont aussi exprimées en pourcentages sur l'année concernée afin de représenter la part de ces périodes automnales dans le bilan annuel. 222

Annexes

A1 Article publié dans MEPS en mai 2020

Cette annexe reprend l'article publié dans le journal MEPS en mai 2020 intitulé « Impact of oysters as top predators on microbial food web dynamics : a modelling approach with parameter optimisation ». Cet article discute de l'impact des huîtres sur une colonne d'eau, à l'aide de simulations du modèle biogéochimique ECO3M-S en 0D, intégrant un compartiment modélisant le forçage des huîtres sur les différentes composantes du réseau trophique microbien. Ce travail est original et a été effectué durant cette thèse.

Vol. 641: 79–100, 2020
https://doi.org/10.3354/meps13319

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar Ecol Prog Ser

Published May 7

Impact of oysters as top predators on microbial food web dynamics: a modelling approach with parameter optimisation

R. Caillibotte[1,*], Y. Leredde[1], F. Vidussi[2], C. Ulses[3], P. Marsaleix[3], C. Estournel[3], B. Mostajir[2]

[1]Laboratoire Géosciences Montpellier (GM), UMR 5243, CNRS/Université de Montpellier/Université des Antilles, 34090 Montpellier, France

[2]Center of Marine Biodiversity, Exploitation and Conservation (MARBEC), UMR 9190, CNRS/Université de Montpellier/IRD/IFREMER, 34095 Montpellier, France

[3]Laboratoire d'Aérologie (LA), UMR 5560, Université de Toulouse/CNRS/Université Paul Sabatier, 31400 Toulouse, France

ABSTRACT: Aquaculture is becoming a relevant and productive source of seafood, and production is expected to double in the near future. However, bivalve activities can significantly impact coastal ecosystem functioning. To study the direct and indirect impacts of oysters on the microbial food web, a 0D biogeochemical modelling approach was adopted. The model was adjusted by parameter optimisation, assimilating data from several mesocosm observations of concentrations of nitrate, phosphate, silicate, dissolved organic carbon, chlorophyll, and bacterial biomass. The optimisation method provided a set of optimal parameters to fit the experimental observations of 'control' (i.e. natural water without oysters) and 'oyster' (i.e. natural water with oysters) mesocosms. The modelling results showed good accordance with the experimental observations, suggesting that the oysters directly reduced phytoplankton community biomass, thus constraining the ecosystem to a more heterotrophic state. Oysters also reduced competition between bacteria and phytoplankton for nutrient uptake, favouring higher bacterial biomass than in the control experiment. Additionally, the presence of oysters strongly increased large micro-zooplankton biomass (50–200 µm; mainly ciliates and large flagellates). This was a consequence of bacterivory by small zooplankton (5–50 µm; mostly flagellates and small ciliates), providing a trophic link between bacteria and larger zooplankton. In conclusion, parameter optimisation showed good capacity to manage experimental data in order to build a more realistic model. Such models, in connection with future developments in aquaculture and global change scenarios, could be a promising tool for exploited ecosystem management and testing different environmental scenarios.

KEY WORDS: Oysters · Microbial food web · Biogeochemical modelling · Parameter optimisation · Bacteria · Phytoplankton · Zooplankton · Mesocosm

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

1. INTRODUCTION

Bivalve activities exert a non-neutral influence on coastal ecosystems (e.g. Dupuy et al. 1999, 2000, Chapelle et al. 2000, Mostajir et al. 2015), and an increase in the number of shellfish farms in specific areas will certainly impact nearby ecosystems. The roles of bivalves can be summarised by 3 main functions (Richard et al. 2019): filtration (Dupuy et al. 2000, Trottet et al. 2008), excretion (Mazouni 2004, Richard et al. 2007, Jansen et al. 2011), and biodeposition (Callier et al. 2006, 2009, Robert et al. 2013).

*Corresponding author: remi.caillibotte@gm.univ-montp2.fr

© Inter-Research 2020 · www.int-res.com

Author copy

Filtration by oysters selectively removes suspended living or non-living particles from the water column (Gosling 2015, Bayne 2017). Several studies have considered the type and size of particles trapped by oysters, ranging from 3–5 µm (Barillé et al. 1993, Dupuy et al. 1999, 2000) to 500 µm (Barillé et al. 1993, Dupuy et al. 2000, Gosling 2015 and references therein), including nano- (3–20 µm) and microplankton (20–200 µm), comprising phyto-, protozoo-, and metazooplankton. Oyster biodeposition, resulting from the production of faeces and pseudofaeces (Haven & Morales-Alamo 1966), can also influence the ecosystem as it affects the composition of total particulate matter and nutrient recycling. Souchu et al. (2001), comparing suspended particulate matter and dissolved nutrient distributions between oyster farms and nearby areas not used for cultivation in a Mediterranean lagoon (Thau, France), showed that nitrogen (N) in the biodeposits, which accumulated at the water–sediment interface, was recycled by mineralisation to ammonium (NH_4^+), stimulating phytoplankton biomass as a result.

In exploited areas, bivalves can modify microbial plankton community structure (e.g. Froján et al. 2014, Mostajir et al. 2015). For example, a mesocosm study was conducted in the northwestern (NW) Mediterranean lagoon of Thau (France) to assess the structural and functional impacts of oysters on the microbial food web (MFW) (Mostajir et al. 2015). In this confined environment, the authors analysed the autotroph:heterotroph (A:H) carbon (C) biomass ratio structural index, indicating that the MFW became more heterotrophic in the presence of oysters as top predators.

Several modelling studies have simulated the evolution of oysters or their influence on biogeochemical cycles and other MFW components. Two main categories can be distinguished with diverse approaches and goals. The first category of models is focused on oyster evolution and behaviours in a specified environment, comprising models using the dynamic energy budget (DEB) theory (Kooijman 1986, 2000, 2009) and other population growth models (e.g. Gangnery et al. 2001, 2003, 2004). The second category includes models commonly used to investigate bivalve–environment interactions, but where bivalves are considered a forcing factor for the ecosystem. This category concerns biogeochemical models integrating oysters, where biogeochemical models describe MFW processes generally forced by the physical environment (e.g. temperature and light). Several studies have included the N and/or phosphorus (P) cycles (e.g. Chapelle et al. 2000, Zaldívar et al. 2003). In parallel with these developments and because of the strong coupling between physics and biology, biogeochemical models are regularly coupled with 3-dimensional (3D) oceanic circulation models (e.g. Auger et al. 2014, Plus et al. 2015, Ulses et al. 2016). Other developments have been made in coupling biogeochemical models including bivalves with hydrodynamic models to simulate food availability and thus the carrying capacities of bivalve populations (Duarte et al. 2003, Marinov et al. 2007) or the impact of bivalves on the spatial distribution of phytoplankton (Spillman et al. 2008, Cugier et al. 2010, Ibarra et al. 2014).

The present study focused on the interaction between oysters and MFW components and fluxes, using a 0D modelling approach. This work was part of the development of a 3D coupled hydrodynamic–biogeochemical model of an exploited coastal NW Mediterranean lagoon (Thau, France). The Thau lagoon is a shallow marine lagoon connected to the sea by 3 narrow channels. It has been highly exploited for bivalve culture and, in particular, the culture of the non-native oyster *Crassostrea gigas*, which has been cultivated in the lagoon since 1972 (Hamon et al. 2003). The originality of the present study lies in the insertion of a new oyster compartment into the highly comprehensive Eco3m-S biogeochemical model, presented in detail in Auger et al. (2011), forming part of the development of a coupled model of the exploited Thau lagoon. An optimisation method assimilating mesocosm observations described in Mostajir et al. (2015) was performed to determine the best control parameters for the model. The Eco3m-S biogeochemical model was used to simulate complex ecosystem dynamics composed of several cycles of biogenic elements (C, N, P, and silica, Si). The new oyster compartment was implemented to investigate the impact of the insertion of oysters as top predators of the MFW. The mesocosm study of Mostajir et al. (2015) showed very good experimental results regarding MFW structure and functioning resulting from the introduction of oysters, but some questions remained unsolved. The advantage of the new model is that it provides high-frequency results and deeper insight into interactions and fluxes within the MFW. In further studies, the model could also be used to elucidate the potential response of the ecological system to new environmental conditions and forcings. Future studies involving this new model will use 3D coupled hydrodynamic–biogeochemical modelling of the same study area. Specific questions addressed by the current study were (1) What are the essential

Author copy

biogeochemical processes modified within the MFW by the insertion of oysters? (2) What are the direct and indirect impacts of the insertion of oysters on the different components of the MFW?

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Experimental data

A mesocosm study was conducted at the Mediterranean Centre for Marine Ecosystem Experimental Research (MEDIMEER) (Mostajir et al. 2015) based at the marine station of Sète (southern France). The purpose was to determine the MFW structural and functional responses to oysters as top predators. Four mesocosms filled simultaneously with screened (<1000 µm) natural Thau lagoon surface water were studied over 10 d in October 2005 near the MEDIMEER pontoon. Two of the mesocosms contained only natural water ('Control'), and 2 contained 10 *Crassostrea gigas* each ('Oyster'). These mesocosms mimicked a water column without including a sedimentary compartment. Water-column homogeneity was maintained with a mixing pump.

The present modelling study does not reproduce all observations described in Mostajir et al. (2015) because only a few of them were relevant for the model. Temperature and photosynthetically active radiation (PAR: 400–700 nm) were used as external forcings. In total, 6 experimental observations, detailed below, were used to initialise the numerical model on Day 0 (beginning of the mesocosm experiment) and for parameter optimisation thereafter.

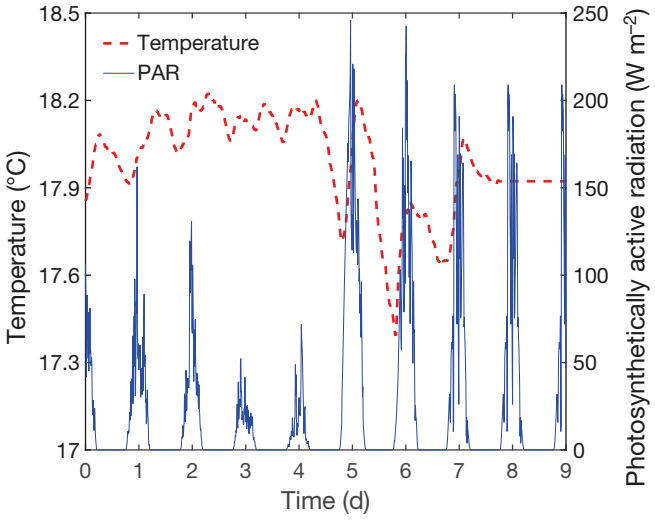


Fig. 1. Temperature and photosynthetically active radiation (PAR) measured in the Thau lagoon (southern France) during the experimental mesocosm study and used to force the biogeochemical model

Temperature (Fig. 1) was measured every 10 min throughout the mesocosm experiment. PAR (Fig. 1) was recorded every 10 min, between 14:00 h on Day 0 and 23:50 h on Day 7. On Day 8, measurements were stopped due to sensor failure; however, to complete our model's forcings, the observed values obtained on Day 7 were replicated on Days 8 and 9. Nutrient concentration data (nitrate [NO_3^-]: Figs. 2A & 3A; phosphate [PO_4^{3-}]: Figs. 2B & 3B; silicate [SiO_4^{2-}]: Figs. 2C & 3C) as well as dissolved organic carbon (DOC) concentration data (Figs. 2D & 3D) were determined with samples taken once a day at 10:00 h from Day 1 until Day 9. Chlorophyll *a* (chl *a*) concentration (Figs. 2E & 3E) was measured using high-performance liquid chromatography (HPLC). Bacterial abundances measured by flow cytometry were converted to C biomass (in mmol of C m^{-3}; Figs. 2F & 3F) using a factor of 20 fg C bacterium^{-1} (Sime-Ngando et al. 1995, Vidussi et al. 2011). More details about the experimental observations can be found in Mostajir et al. (2015).

2.2. Model description and initial simulation

The Eco3m-S biogeochemical model used in this study is presented in detail in Auger et al. (2011). It was built to simulate the temporal evolution of a complex ecosystem composed of several decoupled cycles of biogenic elements (C, N, P, and Si), with a mechanistic approach for biogeochemical processes. A schematic view of the model is presented in Fig. 4. The Eco3m-S model includes 36 variables, comprising photoautotroph and heterotroph biomasses, non-living particulate organic matter (POM) concentration, dissolved organic matter (DOM) concentration, and nutrient and oxygen concentrations (detailed in Table 1). The initial model comprises 166 fundamental control parameters defining the modelled biogeochemical processes. As an example, the model requires 10 parameters to define the grazing function of the first zooplankton size class (5–50 µm).

The model is composed of several plankton groups characterised by their functional type, resulting from an analysis of experimental and modelling information on the biogeochemical functioning of the NW Mediterranean Sea. Autotrophs included 3 size classes of phytoplankton: 0.7–2 µm (Phy_1), >2–20 µm (Phy_2), and >20–200 µm (Phy_3; largely dominated by silicifiers such as diatoms); heterotrophs included 4 size

Author copy

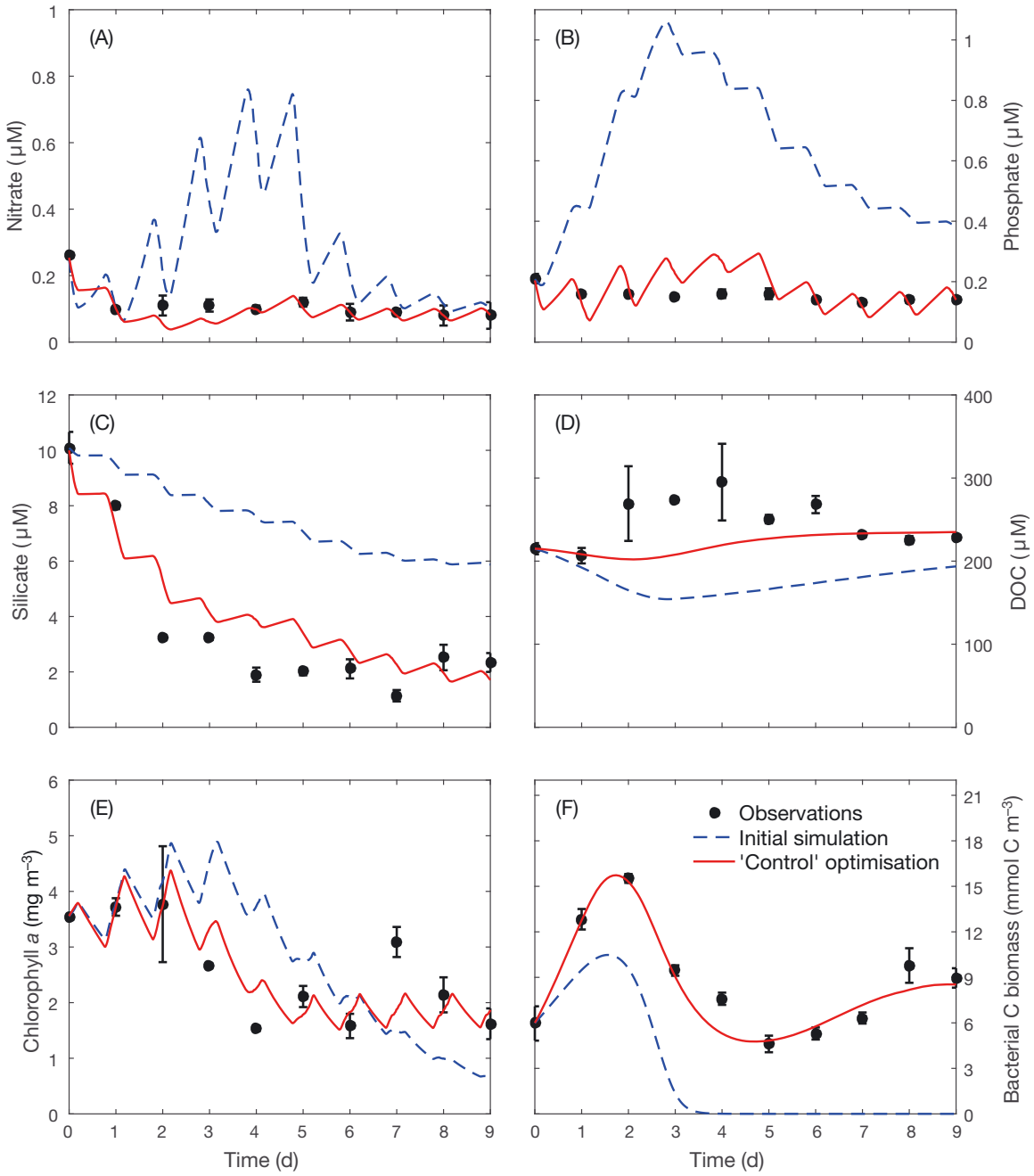


Fig. 2. Concentrations of (A) nitrate, (B) phosphate, (C) silicate, (D) dissolved organic carbon (DOC), (E) chlorophyll *a*, and (F) bacterial C biomass from the mesocosm experimental observations (means, with whiskers showing range, n = 2), and the modelled (Control) initial simulation and Control optimisation

classes: 0.3–1 µm (Bact; mainly bacteria), 5–50 µm (Zoo_1; mostly bacterivorous flagellates and small ciliates), >50–200 µm (Zoo_2; mainly ciliates and large flagellates), and >200 µm (Zoo_3; metazooplankton dominated by copepods). To ease the comparison with the total chl *a* concentration measurements, only one group of phytoplankton (Phy) was considered in our study, representing the entire phytoplankton community. The initial parameters of this group were similar to the parameter values of Phy_3, because diatoms dominated the phytoplankton community during the mesocosm experiment. Optimal parameters obtained by our method thus correspond to the total phytoplankton community. However, the 3 types of zooplankton were maintained in the model, as they prey on different groups of living

Author copy

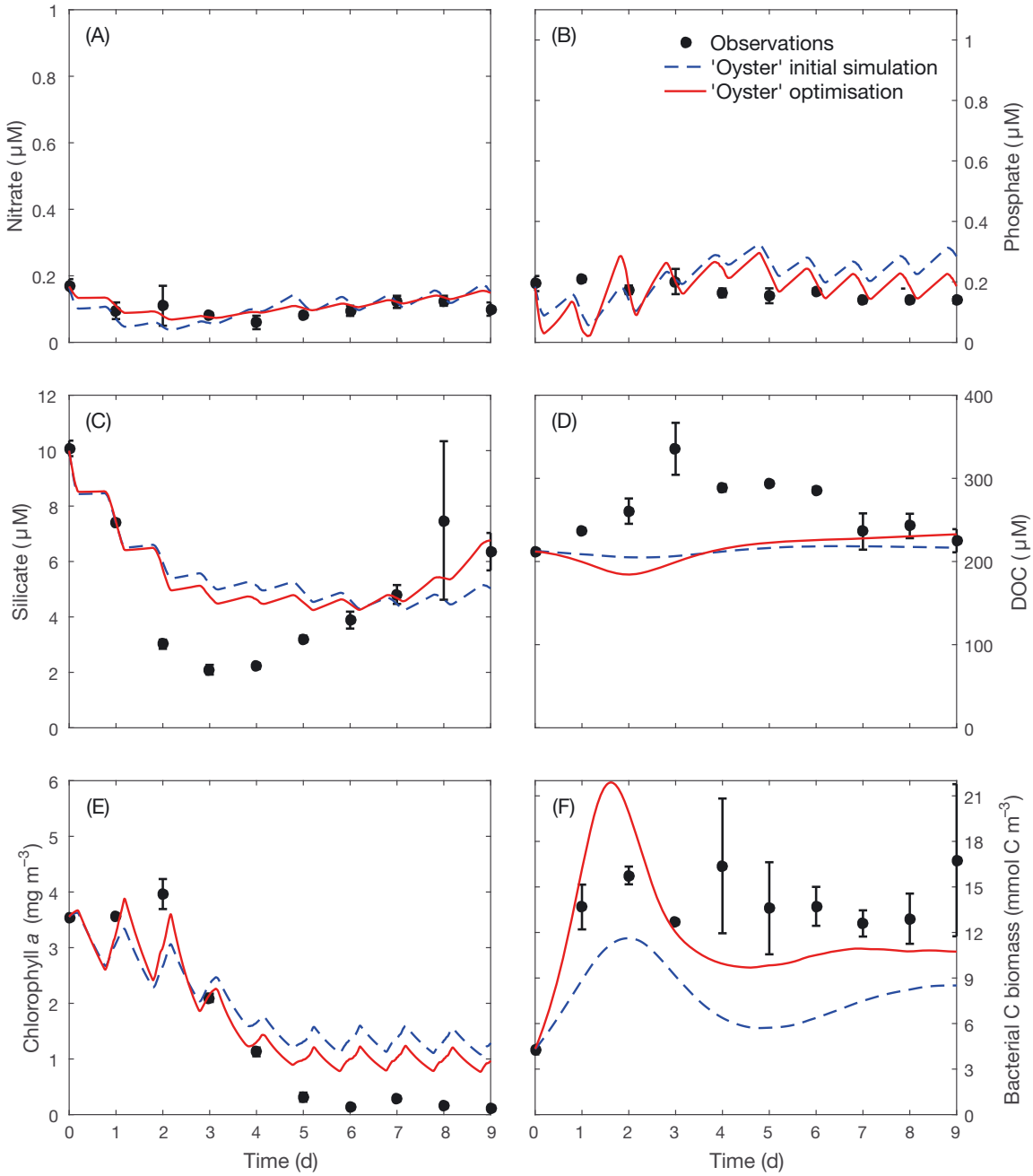


Fig. 3. Concentrations of (A) nitrate, (B) phosphate, (C) silicate, (D) dissolved organic carbon (DOC), (E) chlorophyll *a*, and (F) bacterial C biomass from the mesocosm experimental study observations (means, with whiskers showing range, n = 2), and the modelled Oyster initial simulation and Oyster optimisation

organisms (bacteria, phytoplankton, and even smaller zooplankton) or non-living POM (see Fig. 4).

Four types of dissolved inorganic nutrients were considered: NO_3^-, NH_4^+, PO_4^{3-}, and SiO_4^{2-}. The distinct roles of NO_3^- and NH_4^+, which are involved in new and regenerated production, were taken into account. DOM (in the forms of C, N and P) was also considered, as it was consumed by heterotrophic bacteria. Non-living POM (in the form of C, N, P, and Si) was divided into 2 size classes: ≤50 µm (light) and >50 µm (heavy). Light non-living POM was also in the form of chlorophyll, resulting from phytoplankton death and zooplankton egestion.

Experimental observations of nutrients, DOC, bacteria and chl *a* on Day 0 fixed some of the initial conditions required for running the model. Without

Author copy

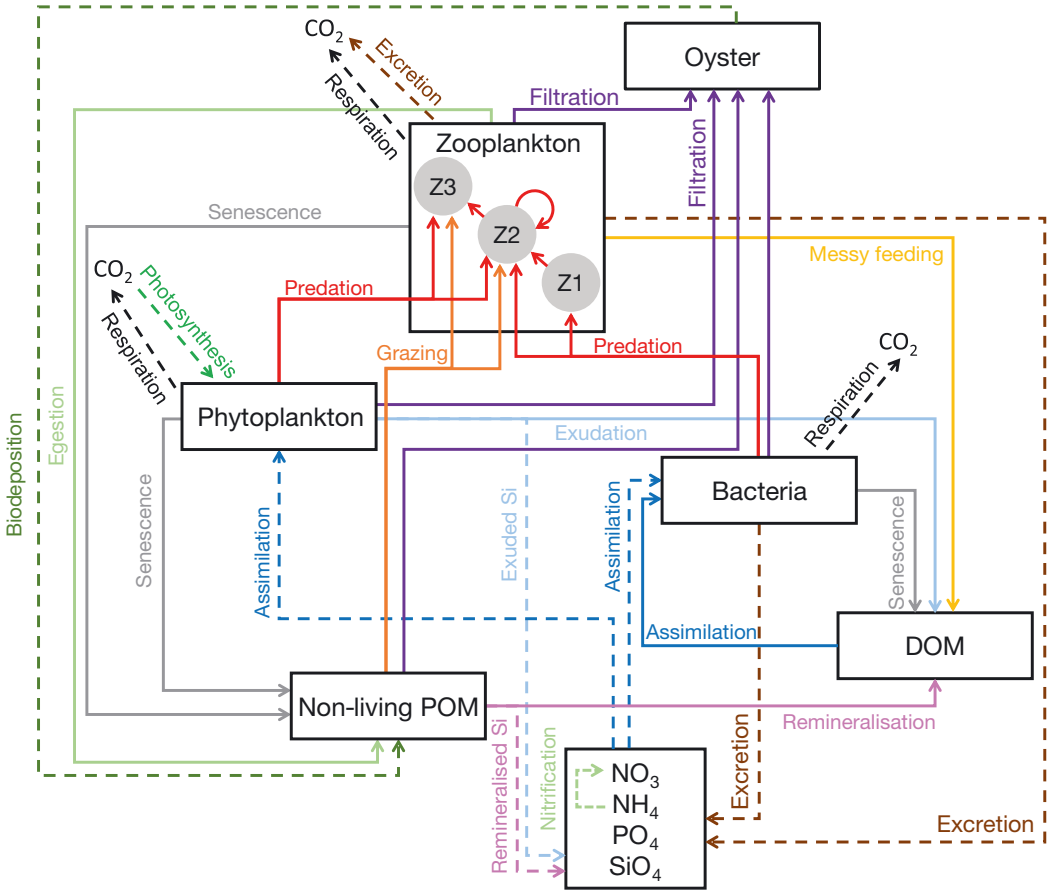


Fig. 4. The ecosystem model showing the main functional groups, biochemical constituents and processes, adapted from Auger et al. (2011). A new compartment for oysters was introduced, filtering particulate matter from the water column. Within the zooplankton box, 3 functional groups were considered (Z1, Z2, Z3), preying selectively upon other zooplankton groups, phytoplankton, bacteria, and non-living particulate organic matter (POM). DOM: dissolved organic matter

Table 1. List of state variables in the Eco3m-S model. Zooplankton — Zoo_1: 5–50 µm (mostly bacterivorous flagellates and small ciliates); Zoo_2: >50–200 µm (mainly ciliates and large flagellates); Zoo_3: >200 µm (metazooplankton dominated by copepods)

State variables	Description	Units
NO_3^-, NH_4^+, PO_4^{3-}, SiO_4^{2-}	Nitrate, ammonium, phosphate, silicate	mmol m^{-3}
X_{Phy}	Phytoplankton community in X, where X corresponds to carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), or silica (Si)	mmol X m^{-3}
Chl_{Phy}	Phytoplankton in chlorophyll	mg chl m^{-3}
C_{Zoo_1}, C_{Zoo_2}, C_{Zoo_3}	Zooplankton C biomass	mmol C m^{-3}
C_{Bact}	Bacterial C biomass	mmol C m^{-3}
DO_X	Dissolved organic X, with X = C, N, P, or Si	mmol X m^{-3}
nl-POX_y	Heavy (y = h) and light (y = l) non-living particulate organic X (organic detritus), with X = C, N, P, or Si	mmol X m^{-3}
Chl_{Det}	Light chlorophyll detritus coming from phytoplankton death or egestion of zooplankton	mg chl m^{-3}

any information on non-living matter, initial non-living POM concentrations were set to zero at the beginning of the experiment. Since the experimental study did not provide zooplankton biomasses, the initial conditions for Zoo_1, Zoo_2, and Zoo_3 were fixed after calibration. The water column was considered to be well-mixed, so the oxygen concentration was set to be sufficient (200 mmol m^{-3}) to avoid limiting biogeochemical processes. Temperature and PAR measured during the mesocosm experiment were used in the model to force biogeochemical processes.

Author copy

Once initial conditions were established and forcings were defined, an initial simulation was performed to simulate the 10 d of the experiment, using parameters suitable for the NW Mediterranean Sea where the model is usually implemented (Auger et al. 2011). The model can provide daily variations in the 36 variables at a high frequency, typically every 10 min, for applied simulations. In fact, this interval of time corresponds to the time step chosen to resolve the differential equations of the model. Biogeochemical fluxes such as primary production, grazing, and respiration were extracted as outputs of the model.

The results obtained for this initial simulation were then compared with the available data (NO_3^-: Fig. 2A; PO_4^{3-}: Fig. 2B; SiO_4^{2-}: Fig. 2C; DOC: Fig. 2D; chl *a*: Fig. 2E; bacteria: Fig. 2F). The model results provided the same orders of magnitude as the experimental data, even though the 2 sets of magnitudes did not exhibit similar patterns. For instance, the N, P, and Si nutrient concentrations were excessively high. However, N concentrations were similar to the experimental data at the end of the experiment. It should also be noted that bacterial C biomass was reduced to zero after Day 4 of the experiment. Because bacteria were involved in the decomposition process and assimilation of DOM, the very low simulated bacterial biomass led to discrepancies between model results and experimental data in terms of nutrients and DOM. The model also provided additional information such as NH_4^+ concentration (see Fig. 5A) and zooplankton biomasses (see Fig. 5B) for which no corresponding experimental data were measured.

2.3. Optimisation method

To reduce discrepancies between experimental observations and biogeochemical model results, an optimisation method suggested by Prunet et al. (1996) was adopted. The mathematical method is described through Eqs. (A1) to (A8) in Appendix 1. The mesocosm experiment provided a total of 54 experimental observations by the measurement of 6 variables, once a day, for 9 d (see Section 2.1; Day 0 was used as the initial condition). The aim of this mathematical method was to modify and optimise the biogeochemical control parameters of the model in order to minimise a cost function representing the gap between observations and model results.

The value of the cost function was used to determine if the model results became more similar to the experimental observations with the iterative optimisation method. In the present study, for the first iteration, the control parameter values were extracted from the literature (see Auger et al. 2011) and corresponded to the initial simulation.

The optimisation method was used to assess the parameter resolutions, which were estimators of the determination of each control parameter. Similar information concerning the data was assessed, i.e. data resolutions showing the contribution of each observation as useful information the optimisation method (e.g. Wunsch 1978).

The optimisation procedure involved all 166 parameters; however, in practice, most of them had a weak influence on the results. For example, as noted above (Section 2.2), the oxygen concentration was sufficient to avoid limiting biogeochemical processes. Thus, the modification of parameters linked with oxygen processes did not affect our results, and the resolutions of these parameters were always null.

2.4. System of equations for oysters

To insert the new compartment for oysters into the ecosystem model, a method inspired by Chapelle et al. (2000) was applied, assuming 2 main functions. The first function was the filtration of all living (zooplankton, phytoplankton, and bacteria) and non-living (non-living POM) particles. The second function was biodeposition (e.g. pseudofaeces). These 2 processes defined the temporal evolution of oyster biomass ($[Oyster]_C$), expressed as C concentration (mmol C m^{-3}):

$$\frac{d[Oyster]_C}{dt} = \sum filt_X - biodO \quad (9)$$

where $filt_X$ is the filtration by oysters of the living and non-living particulate matter X present in the water column (bacteria, Zoo_1, Zoo_2, Zoo_3, Phy, and light and heavy non-living POM). Bacteria were also considered in the filtration process as they can be attached to larger non-living particulate matter (Frikha et al. 1987, found in De Crignis 2007), but the efficiency of this filtration was assumed to be very low (see Table 2). The biodO term corresponds to the biodeposition of non-living POM (light and heavy). The first modelling results showed no impact of oyster excretion on the water column for this specific experimental period. Therefore, this process was not modelled in this study to reduce the number of control parameters needed and simplify the optimisation method. However, this process certainly needs more experimental data and modelling efforts, as it may affect the MFW over time periods longer than the 10 d of the present

Author copy

mesocosm experiment. The variables and fluxes presented here were first calculated in units of C, as were the processes in other compartments. To include filtration efficiency, $effO_X$, for each filtered particle X, the filtration term was expressed as in Eq. (10):

$$filt_X = \alpha_{filt} \times effO_X \times [X]_C \quad (10)$$

The coefficient α_{filt} depends on temperature, oyster biomass, and the maximum filtration rate of oysters ($filt_0$):

$$\alpha_{filt} = filt_0 \times f(T) \times [Oyster]_C \quad (11)$$

where, in addition to other temperature-dependent processes, f(T) represents the temperature limitation of the biological process. This variable was expressed with the commonly used Q_{10} model (e.g. Sherman et al. 2016):

$$f(T) = Q_{10}^{(T_{ref}-T)/10} \quad (12)$$

The biodO term was calculated as a constant fraction of predation (bd%; Mazouni 1995, Chapelle et al. 2000):

$$biodO = bd_{\%} \times \sum filt_X \quad (13)$$

To impact other compartments of the biogeochemical model, the filtration term was included as a sink term for each filtered particle, and the biodeposition term was included as a source term for light and heavy non-living POM. A total of 14 new parameters (Table 2) were introduced to the existing Eco3m-S model in order to control the 2 main functions of oysters.

3. RESULTS

The results of this study are presented in 2 parts. The first part provides the results of the 'Control' optimisation (corresponding to the results of the optimisation procedure applied for the initial Eco3m-S model, before the addition of the new oyster compartment). The second part presents the results of the 'Oyster' optimisation, corresponding to the new biogeochemical model including oysters. Each part is discussed in 3 steps: a description of simulation results, an analysis of adjusted parameters, and an analysis of data resolutions.

3.1. Control optimisation

The optimisation method was first performed on the original biogeochemical model, without the oyster compartment, using the experimental observations available for the Control mesocosms (i.e. including the entire MFW but without oysters). The initial simulation presented in Section 2.2 was used as the first guess. Similar weights for the observations were imposed (managed by matrix W; see the Appendix). The optimisation sequence, aiming at minimising the cost function and optimising the parameters of the model, was iterated 47 times (i.e. 47 × 167 simulation runs) until the parameters reached a fixed value and plateaued. The value of the cost function ranged from 1.00 initially to 0.08 at the end.

Table 2. New parameters for oysters introduced to the Eco3m-S model. (1) Chapelle et al. (2000), (2) Le Gall et al. (1997), (3) Defossez & Hawkins (1997), (4) De Crignis (2007) (5) Dupuy et al. (2000), (6) Grant et al. (2008), (7) Mazouni (1995), (8) Le Gall & Raillard (1988). Zoo: zooplankton; Phy: phytoplankton; POM: particulate organic matter. Parameters are unitless except maximal filtration rate (s^{-1}) and reference temperature for oysters (°C)

Name		Initial value	Final value	Resolution
Maximal filtration rate[1]	$filt_0$	2.31×10^{-7}	2.02×10^{-7}	0.05
Filtration efficiency on Zoo_3	$effO_{Zoo3}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on Zoo_2[2,3,4,5]	$effO_{Zoo2}$	0.10	0.10	0.00
Filtration efficiency on Zoo_1[2,3,4,5]	$effO_{Zoo1}$	0.15	0.15	0.00
Filtration efficiency on Phy_3[2,4,5]	$effO_{Phy3}$	0.50	0.45	0.02
Filtration efficiency on Phy_2	$effO_{Phy2}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on Phy_1	$effO_{Phy1}$	0.00	0.00	0.00
Filtration efficiency on bacteria[2,4]	$effO_{Bact}$	0.05	0.05	0.00
Filtration efficiency on light non-living POM[2,6]	$effO_{lDet}$	0.10	0.10	0.00
Filtration efficiency on heavy non-living POM[2,6]	$effO_{hDet}$	0.10	0.10	0.00
Biodeposition rate[7]	$bd_{\%}$	0.30	0.34	0.02
Fraction of light non-living POM in biodeposits (with the rest being heavy)	k_{Det}	0.50	0.48	0.01
Temperature coefficient for the oyster temperature function[1]	Q_{10}^{oyster}	2.00	2.02	0.00
Reference temperature for oysters[1,8]	T_{ref}^{oyster}	18.00	21.07	0.08

Author copy

The Control optimisation was thus more similar to the experimental observations than the initial simulation was.

3.1.1. Simulation results

Nutrient concentrations for the Control optimisation were more similar to the experimental observations than were the initial simulation results. For NO_3^- concentration (Fig. 2A), the gap between the Control optimisation results and observations was 0.03 µM on average, whereas the gap was 0.1 µM for the initial simulation. The amplitude of daily variations was also reduced by the optimisation procedure. Between Days 3 and 4, the concentration ranged from 0.05–0.10 µM, whereas it was 0.33–0.76 µM in the initial simulation.

Concerning PO_4^{3-} concentration (Fig. 2B), from the beginning until Day 3, the decrease in PO_4^{3-} during the daytime was greater in the Control optimisation than in the initial simulation. However, the increase in PO_4^{3-} concentration at night was lower for the optimised simulation. The mean concentration over the entire period was 0.18 µM for the optimised simulation, compared to 0.16 µM for the experimental observations.

The SiO_4^{2-} concentration (Fig. 2C) for the Control optimisation was lower than that for the initial simulation. The values obtained remained generally larger than the observations, but the trend was well represented. The optimised average concentration throughout the study period was 4.04 µM, compared to 7.50 µM in the initial simulation.

The NH_4^+ concentration (Fig. 5A) increased gradually from Day 0 (0.3 µM) until Day 5 (3.2 µM) in the Control optimisation. Thereafter, it was stable around a value of 2.6 µM, in contrast to the initial simulation, in which the concentration decreased towards a much lower value (i.e. 0.3 µM at the end of the initial simulation).

The DOC concentration (Fig. 2D) in the optimised simulation decreased less than that in the initial simulation and was nearly constant throughout the experimental period. It ranged from 202–235 µM. The maximum experimental values of DOC observed during Days 3 and 4 were not captured by the optimised simulation.

Regarding the chl *a* concentration (Fig. 2E) for the optimised simulation, the results were more similar to the observations than were those obtained with the initial simulation. The simulated results followed the behaviour of measurements taken during the mesocosm experiment. The decrease in chl *a* concentration on Day 3 was corrected by the optimisation procedure to fit the experimental points. From Day 5 until the end, the amplitude of the daily variations was almost constant for the Control optimisation, with an increase during daytime equal to the decrease during night-time (approximately 0.6 mg m^{-3}). Hence, the simulation did not reproduce the experimental observations on Day 7 but was clearly consistent with the last few days.

The most significant improvement was in the bacterial C biomass concentration (Fig. 2F), which showed a good fit of the control optimisation with experimen-

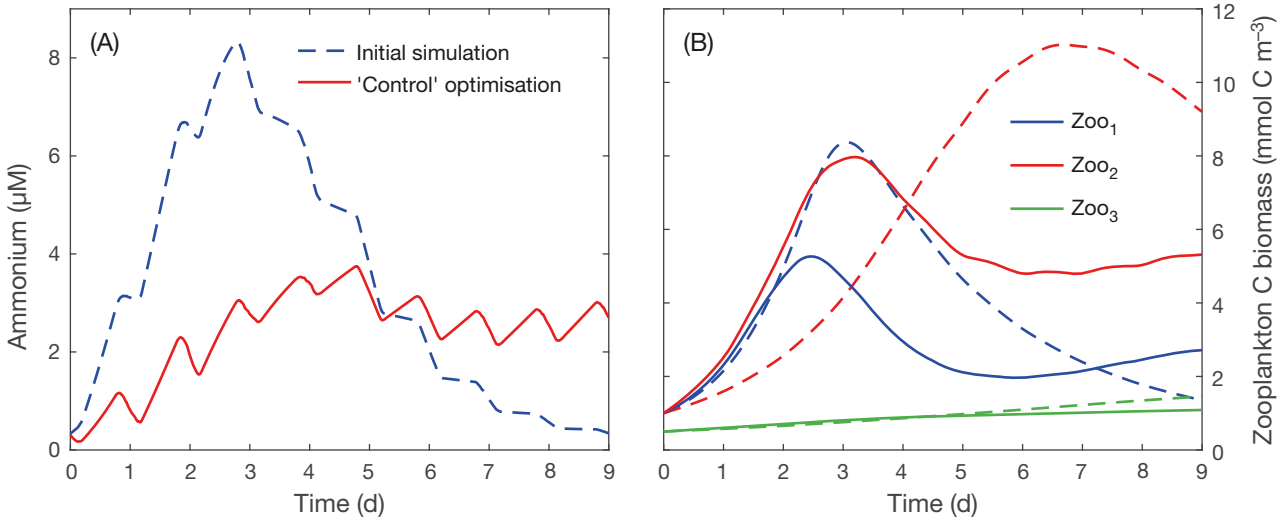


Fig. 5. Comparison between the initial simulation (dashed lines) and Control optimisation (solid lines) for concentrations of (A) ammonium and (B) zooplankton C biomass. In (B), the 3 compartments of zooplankton are represented: Zoo_1 (blue; mostly bacterivorous flagellates and small ciliates), Zoo_2 (red; mainly ciliates and large flagellates), and Zoo_3 (green; metazooplankton dominated by copepods)

Author copy

tal observations. In contrast to the initial simulation, the values obtained were not reduced to zero after Day 4. Note that bacterial growth during the first few days was higher in the optimised simulation than in the initial simulation. The concentration reached a maximum of 15.73 mmol C m^{-3} on Day 2 and a minimum of 4.76 mmol C m^{-3} between Days 4 and 5, compared to 15.52 and 4.61 mmol C m^{-3} for the observations, respectively.

Zoo_1 and Zoo_2 C biomass concentrations (Fig. 5B) in the Control optimisation followed a similar increase for the first 2 d of the experiment, contrary to those in the initial simulation. Then, the Zoo_2 C biomass concentration exceeded the Zoo_1 concentration, which depicted a link of predation. Between Days 2 and 3, the 2 concentrations reached a maximum (5.26 and 7.97 mmol C m^{-3} for Zoo_1 and Zoo_2, respectively). From Day 3 until the end of the experiment, Zoo_1 and Zoo_2 showed similar patterns, and the gap between the 2 concentrations remained almost constant. At the end, the Zoo_1 and Zoo_2 concentrations were 2.72 and 5.32 mmol C m^{-3}, respectively. The C biomass concentration of Zoo_3 was almost the same in the Control optimisation and the initial simulation.

3.1.2. Analysis of adjusted parameters

The method used in this study estimated the resolution of each parameter, i.e. the importance of each parameter for making the simulated results more similar to the observations. Parameter resolution was used to sort parameters and identify the key parameters for the optimisation procedure (Table 3). A small change in these parameters can affect the whole biogeochemical simulation. Therefore, modification of these key parameters by the optimisation procedure was investigated. Table 3 presents a list of key parameters presenting both a high resolution rate and a significant change.

Seven parameters among the identified key parameters (Table 3) controlled the zooplankton processes. The preference factor of micro-zooplankton for nano-zooplankton and the maximum grazing rate of micro-zooplankton both increased in the process, with changes of +64 and +86%, respectively. This led to higher predation of Zoo_1 by Zoo_2 in the Control simulation compared to that in the initial simulation. This might explain the shifting in time of the maximum Zoo_2 C biomass concentration (Fig. 5B), happening on Day 7 in the initial simulation and on Day 3 in the Control simulation. Zoo_2 preys on Zoo_1, and the change in the dynamics of Zoo_2 also impacted the dynamics of Zoo_1, with a diminution of the maximum Zoo_1 C biomass concentration. The maximal grazing rate of nano-zooplankton decrease also participated in this change.

Two of the selected parameters shown in Table 3 correspond to the growth of bacteria. During the optimisation procedure, the net growth efficiency of bacteria greatly increased from 0.3–0.99, whereas the maximum uptake rate of bacteria decreased from 4.25–1.97 × 10^{-5} s^{-1}. In our model, the growth of bacteria depended on the product of these 2 parameters. Finally, this modification led to an increase in total bacterial growth in the Control optimisation compared to the initial simulation (see Fig. 2F). These 2

Table 3. Key parameters that changed during the Control optimisation process assimilating Control mesocosm observations. DOC: dissolved organic carbon; Phy: phytoplankton; Zoo: zooplankton

Name	Initial value	Final value	Units	Resolution
Maximum uptake rate of bacteria for DOC	4.25 × 10^{-5}	1.97 × 10^{-5}	s^{-1}	0.78
Maximal chl:N ratio of Phy	2.30	2.03	mg chl (mmol N)$^{-1}$	0.77
Reference temperature for zooplankton processes	18.00	12.50	°C	0.64
Maximal internal Si:C ratio of Phy	0.19	0.38	mol Si (mol C)$^{-1}$	0.58
Maximal internal N:C quota of Phy	0.20	0.19	mol N (mol C)$^{-1}$	0.54
Preference factor of Zoo_2 for Zoo_1	0.25	0.41	–	0.49
Half-saturation constant for nitrate uptake for Phy	1.00	2.24	mmol N m^{-3}	0.49
Maximal grazing rate of Zoo_1	4.50 × 10^{-5}	3.68 × 10^{-5}	s^{-1}	0.40
Net growth efficiency of zooplankton	0.80	0.75	–	0.38
Maximal grazing rate of Zoo_2	3.00 × 10^{-5}	5.60 × 10^{-5}	s^{-1}	0.37
Net growth efficiency of bacteria	0.30	0.99	–	0.36
Maximal internal P:C quota of Phy	1.90 × 10^{-2}	2.85 × 10^{-2}	mol P (mol C)$^{-1}$	0.34
Preference factor of Zoo_2 for Phy	0.15	0.06	–	0.29
Reference temperature for decomposition processes	20.00	9.37	°C	0.28
Fraction of messy feeding for zooplankton	0.23	0.31	–	0.27
Maximal nitrification rate at 0°C	5.91 × 10^{-7}	2.52 × 10^{-7}	s^{-1}	0.17
Temperature coefficient for decomposition	2.95	4.35	–	0.16

Author copy

changes are antagonistic and highlight the fact that the optimisation process modified combinations of parameters and not individual parameters.

The decrease in the maximal nitrification rate from 5.91–2.52 × 10^{-5} s^{-1} contributed to the diminution of NO_3^- concentration (Fig. 2A) in the Control optimisation compared to the initial simulation.

The temperature coefficient for decomposition increased from 2.95–4.35°C^{-1}, and the reference temperature for decomposition greatly decreased. This change impacted the decomposition process, which was temperature-dependent in our model. The decomposition process converts, via the action of bacteria, non-living POM into DOM. The modification of these 2 parameters, in addition to higher bacterial C biomass (Fig. 2F), led to an increase in DOC concentration (Fig. 2D). Decomposition and other temperature-dependent processes in the model (primary production of phytoplankton, grazing by zooplankton, nitrification, etc.) were modified by the optimisation procedure by changing the reference temperature and/or the temperature coefficient. These 2 parameters acted as highly non-linear parameters. The adjustment of these 2 parameters is important, as the temperature varied during the experiment period. For example, on Day 5, the temperature variation was approximately 0.8°C (Fig. 1), the temperature function of zooplankton processes, phytoplankton processes, and decomposition was reduced by 8, 6, and 12%, respectively.

The internal quotas for Phy (N:C, P:C, and Si:C ratios) were also changed during the optimisation process. The range of the Si:C ratio increased as the maximal internal ratio was changed from 0.19–0.38 mol Si (mol C)$^{-1}$. The phytoplankton community could thus consume more SiO_4^{2-} to build their skeleton or frustules (in the case of diatoms). From the initial simulation to the Control optimisation, the SiO_4^{2-} concentration (Fig. 2C) decreased, becoming more similar to the observations. The consumption of NO_3^- by the phytoplankton community varied less (see Fig. 2A) because the interval length of the N:C quota, i.e. the gap between the minimum internal N:C and maximal internal N:C quota, was reduced. Similarly, the interval length of the P:C quota increased, allowing more PO_4^{3-} uptake by the phytoplankton community.

Several parameters presented a very large resolution, with a maximum of 0.78, but none of them had a resolution equal to 1. Thus, a change in a single parameter value was not enough to adjust our model. The optimisation procedure modified a linear combination of parameters.

3.1.3. Analysis of data resolution

The optimisation method allowed the calculation of data resolutions, which represent the contribution of each observation as effective information to optimise the model. Fig. 6A shows data resolutions for the Control optimisation, for the last iteration of the optimisation procedure. The data resolution varied between sets of observations, which depended on sampling time. Therefore, the data resolutions also varied during the experimental period.

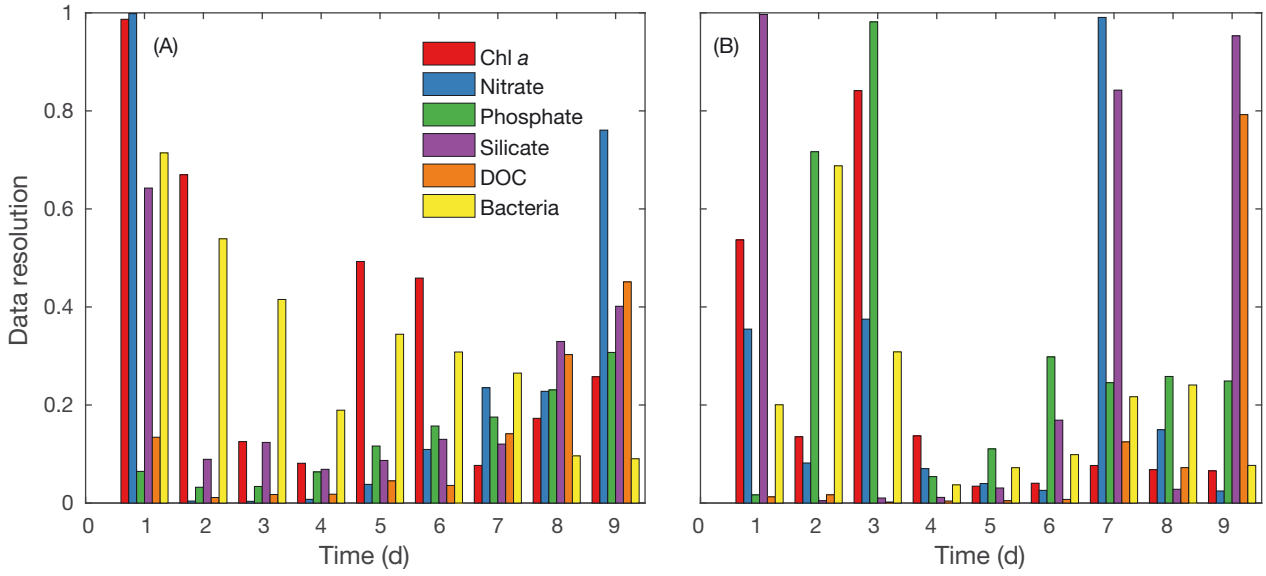


Fig. 6. Data resolution for each type of observation, detailed for each day of the experiment for the (A) Control and (B) Oyster optimisations. DOC: dissolved organic carbon

Author copy

Experimental observations of the chl *a* concentration were important for the optimisation procedure as they had the highest data resolution among the available observations. The data resolution decreased from 1.00 on Day 1 to 0.08 on Day 4, and then reached 0.49 and 0.46 on Days 5 and 6, respectively. At the end of the period, it remained below 0.25. The NO_3^- data also had a high resolution at the very beginning and during the last few days of the experiment. The resolution of the PO_4^{3-} data increased throughout the experimental period, from 0.06 initially to 0.31 at the end. The resolution of the SiO_4^{2-} data followed the same trend as that of the PO_4^{3-} data, except on Day 1, when the SiO_4^{2-} data were more useful for the optimisation process. The DOC data showed the same increase as the PO_4^{3-} data. However, on Days 2, 3, and 4, the resolution of the DOC data was very low. The resolution of the bacterial data decreased and varied between 0.71 and 0.09 during the experimental period.

On Day 1, the chl *a* and NO_3^- observations presented the highest resolutions for the optimisation process. From Days 2 to 6, the chl *a* and bacterial C biomass observations were the most influential. During those 5 days, the resolution of other observations remained low in comparison, except that of SiO_4^{2-} on Day 3. At the end of the period, the resolutions were almost homogeneous among observations, even if the NO_3^- data had a relatively high resolution.

3.2. Oyster optimisation

To estimate the best parameter values for the model including the new oyster compartment, an optimisation procedure was performed with 180 parameters (166 initially and 14 added for oysters). Realistic values for the new parameters were chosen according to the literature (see Table 2). The initial value of $filt_0$ was set to 2.31×10^{-7} s^{-1}, as suggested by Chapelle et al. (2000), and derived from Mazouni et al. (1996). The biodeposition rate, $bd_{\%}$, was initially set at 0.3 (Mazouni 1995). The coefficients of $effO_X$ were arbitrarily chosen (see Table 2) but were free to change with the optimisation process, as were other parameters. As previously mentioned, only one group of phytoplankton was considered, representing the entire phytoplankton community. However, the model included 3 filtration efficiencies for phytoplankton that can be used with 3 size classes of phytoplankton in future developments; 2 of them were useless for our study and were thus fixed at zero. Experimental observations from mesocosms including oysters as top predators (Mostajir et al. 2015) were assimilated. The first guess of the method included the 166 parameter values resulting from the Control optimisation plus the 14 new parameter values, defined as the Oyster initial simulation. The optimisation process was iterated 75 times (i.e. 75 × 181 simulation runs). The cost function ranged from 1.00 for the Oyster initial simulation to 0.51 for the Oyster optimisation.

3.2.1. Simulation results

The NO_3^- concentration after optimisation was very similar to that in the observations (Fig. 3A). The simulated mean value over the entire period in the Oyster optimisation was 0.108 µM, compared to 0.104 µM for the observations. Compared to the Control optimisation (Fig. 2A), in the Oyster optimisation the amplitude of the daily variations was low (Fig. 3A), and over the entire period the concentration ranged from a minimum of 0.07 µM to a maximum of 0.17 µM.

Similarly, the PO_4^{3-} concentration (Fig. 3B) of the Oyster optimisation was more similar to that of the observations than was the concentration in the Oyster initial simulation. This similarity was particularly pronounced for the second half of the experimental period, when the concentration varied between 0.02 and 0.29 µM. The daily variations occurring until Day 3 were greater compared with those on the following days.

The SiO_4^{2-} concentration (Fig. 3C) in the optimised simulation was more similar to that of the observations than the concentration in the initial simulation. The trend was also better than that in the initial simulation. The SiO_4^{2-} concentration decreased until Day 3 and remained almost constant thereafter, with a slight increase to 6.77 µM at the end of the experiment relative to the concentration of 6.35 µM observed in the mesocosms.

With the addition of oysters, the NH_4^+ concentration (Fig. 7A) exhibited an ever-increasing trend in the Oyster optimisation, varying from 1.20 µM in the Oyster initial simulation to 2.73 µM in the optimised simulation on Day 2. At the end, the simulated NH_4^+ concentration was 10.91 µM.

The optimised simulated DOC concentration (Fig. 3D) showed a slight decrease and then increased more than that in the Oyster initial simulation to be more similar to that observed in the mesocosms. However, the simulated concentrations were much lower than the observed concentrations. The average DOC concentration over the entire period

Author copy

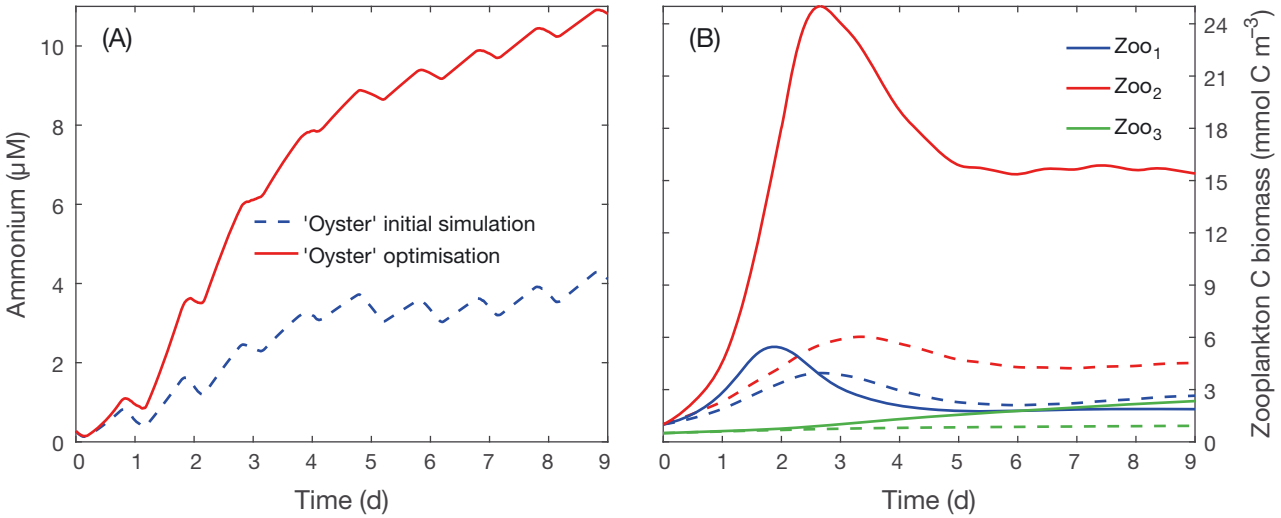


Fig. 7. Comparison between the Oyster initial simulation and Oyster optimisation for concentrations of (A) ammonium and (B) zooplankton C biomass. The 3 compartments of zooplankton are represented: Zoo_1 (mostly bacterivorous flagellates and small ciliates), Zoo_2 (mainly ciliates and large flagellates), and Zoo_3 (metazooplankton dominated by copepods)

was 214.07 µM for the optimised simulation and 261.73 µM for the observations.

From Day 0 to Day 2, the chl *a* concentration (Fig. 3E) for the Oyster optimisation exhibited the same increase observed in the mesocosms, with an amplitude of daily variations of 1.2 mg m^{-3}. It decreased sharply on Day 3 and periodically fluctuated thereafter. The maximum value in the optimised simulation, reached on Day 1, was 3.88 mg m^{-3}. Between Days 5 and 9, the average concentration was 0.98 mg m^{-3}, compared to 0.20 mg m^{-3} for the observations.

The bacterial C biomass concentration (Fig. 3F) in the optimised simulation was more similar to that for the observations than that in the initial simulation. It increased from Day 0 until the end of Day 1, where it reached a maximum of 21.87 mmol C m^{-3}. Then, a quick decrease was simulated until Day 3. However, for the Oyster optimisation, the simulated bacterial C biomass concentration remained lower than the observed concentration from Day 4 until the end of the experiment.

Concerning the zooplankton C biomass concentration (Fig. 7B), after Day 3, Zoo_2 largely dominated the zooplankton community. Its concentration reached a maximum of 25.00 mmol C m^{-3} on Day 3. The concentration in the optimised simulation followed a similar scheme as that in the Control simulation without oysters, with succession of domination by the different zooplankton classes. However, the spikes appeared earlier in the simulation. The Zoo_3 C biomass concentration was increased by the optimisation process. At the end of the experimental period, the C biomass concentrations of Zoo_1, Zoo_2, and Zoo_3 were 1.88, 15.41, and 2.34 mmol C m^{-3}, respectively.

Fig. 8 shows the temporal evolution of oyster C biomass ([Oyster]C) during the 10 d of the experiment, revealing a regular increase from the beginning until the end of the experiment of 9.2–16.5 mmol C m^{-3}. The only information that we had at the beginning of the experiment was the introduction of 10 oysters into each mesocosm. This initial condition was highly speculative, and this led to careful consideration of the optimised value obtained for the filtration rate

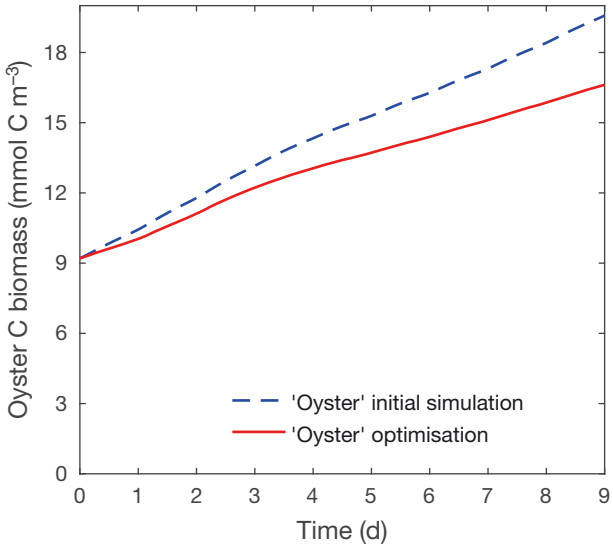


Fig. 8. Oyster C biomass concentration for the Oyster initial simulation and Oyster optimisation

Author copy

parameter after optimisation. The adjustment of this initial condition for oyster C biomass should result in an adjustment of oyster parameters.

3.2.2. Analysis of adjusted parameters

The optimisation procedure led to the calibration of the 180 parameters, including the new parameters for oysters, as detailed in Table 2. Table 4 shows that the key parameters changed during the optimisation according to their resolution. The new Oyster parameters did not have the highest resolution values (see Table 2). However, as expected, $filt_0$, $effO_{Phy_3}$, and $bd_{\%}$ changed very slightly during the process.

Two of these key parameters concerned bacterial processes (Table 4). The maximum uptake rate for bacteria greatly increased, from 1.97–2.87 × 10^{-5} s^{-1}, contributing to the increase in bacterial C biomass concentration (Fig. 3F). Furthermore, DOM transformation into inorganic nutrients greatly increased. The bacterial P:C ratio also changed during the optimisation process, affecting the consumption of PO_4^{3-} by bacteria.

Six key parameters concerned the processes of the phytoplankton community (Table 4). The modification of 2 of them during optimisation affected the growth of the phytoplankton community. First, the maximal internal chl:N ratio for Phy increased, which resulted in a faster increase in the chl *a* concentration for the Oyster optimisation than for the Oyster initial simulation. In contrast, the increase in the half-saturation constant for NO_3^- uptake from 2.24–4.66 µM tended to decrease the growth of the phytoplankton community at a constant NO_3^- concentration (Fig. 3A). These 2 changes had opposite effects, but the results showed higher growth for Phy (Fig. 3E). This discrepancy could be related to the fact that the maximal internal chl:N ratio had a higher resolution value (0.84 vs. 0.38), i.e. higher importance in the optimisation procedure. The maximal Si:C ratio also decreased, from 0.38–0.28 mol Si (mol C)$^{-1}$. This modification caused the diminution of the SiO_4^{2-} concentration after Day 3 (Fig. 3C) for the optimised simulation compared to the Oyster initial simulation, even if the chl *a* concentration remained low (Fig. 3E).

In the same manner as in the Control optimisation, 7 parameters linked with zooplankton processes are shown in Table 4. The parameters presented both a high resolution and a significant change during the optimisation procedure and concerned different processes. For example, the maximal grazing rate of Zoo_2 and the preference factor of Zoo_2 for bacteria concerned predation by zooplankton and thus their prey, whereas the fraction of messy feeding for zooplankton concerned their messy feeding and thus light and heavy non-living POM concentrations.

3.2.3. Analysis of data resolution

In the Oyster optimisation, the data resolution results were very different from those in the Control optimisation. According to Fig. 6B, on average the PO_4^{3-}, and SiO_4^{2-} data resolutions were the highest, while the resolutions of the NO_3^-, chl *a*, and bacteria data were almost equal. During the experimental period, the resolution for each observation showed great variation.

Table 4. Key parameters changed during the Oyster optimisation process assimilating Oyster mesocosm observations. DOC: dissolved organic carbon; Phy: phytoplankton; Zoo: zooplankton

Name	Initial value	Final value	Units	Resolution
Maximum uptake rate of bacteria for DOC	1.97 × 10^{-5}	2.87 × 10^{-5}	s^{-1}	0.84
Maximal internal Si:C ratio of Phy	0.38	0.28	mol Si (mol C)$^{-1}$	0.63
Maximal internal chl:N ratio of Phy	2.03	2.24	mg chl (mmol N)$^{-1}$	0.51
Reference temperature for zooplankton processes	12.50	11.52	°C	0.49
Ratio of small/large organic matter in dead zooplankton	0.99	1.09	–	0.48
Fraction of messy feeding for zooplankton	0.31	0.27	–	0.42
Maximal internal N:C ratio of Phy	0.19	0.13	mol N (mol C)$^{-1}$	0.40
P:C ratio of bacteria	0.94 × 10^{-2}	1.32 × 10^{-2}	mol P (mol C)$^{-1}$	0.38
Ratio of small/large particulate organic matter in dead Phy	0.82	0.87	–	0.36
Maximal grazing rate of Zoo_2	5.60 × 10^{-5}	5.49 × 10^{-5}	s^{-1}	0.32
Preference factor of Zoo_2 for bacteria	6.98 × 10^{-2}	6.18 × 10^{-2}	–	0.31
Half-saturation constant for nitrate uptake for Phy	2.24	4.66	mmol N m^{-3}	0.30
Fixed P:C ratio of Zoo_2	1.44 × 10^{-2}	1.51 × 10^{-2}	mol P (mol C)$^{-1}$	0.30
Maximal internal P:C ratio of Phy	2.85 × 10^{-2}	3.55 × 10^{-2}	mol P (mol C)$^{-1}$	0.27
Fixed N:C ratio of Zoo_2	0.19	0.14	mol N (mol C)$^{-1}$	0.24

Author copy

The chl *a* data resolution was high on Days 1 and 3, at 0.53 and 0.84, respectively, but remained low thereafter. The chl *a* data resolution was the highest on Day 4. The NO_3^- data resolution was high on Days 1, 3, and 7. It reached a maximum on Day 7, at 0.99. The PO_4^{3-} data resolution was very high on Days 2 and 3, reaching 0.98 on Day 3. It was almost constant at approximately 0.25 during the last few days of the experiment. The SiO_4^{2-} data resolution was also high on Days 1, 7, and 9, when it reached a very high value of approximately 0.93. The DOC data resolution remained very low during the experimental period, except on Day 9, when it was 0.79. The DOC data made the smallest contribution to the optimisation process. The bacterial data resolution was higher on Day 2, at 0.69, than on the other days of the experiment but made a good contribution to the optimisation during the entire period of the experiment.

4. DISCUSSION

To assess the impact of oysters as top predators in MFW dynamics, a modelling approach with parameter optimisation was applied. The Eco3m-S biogeochemical model, coupled with the optimisation method presented in Section 2.3, efficiently reproduced observations made during a mesocosm experiment. The optimisation method estimated a linear combination of parameters giving the best compatibility with the 6 different observations (NO_3^-, PO_4^{3-}, SiO_4^{2-}, DOC, chl *a*, and bacterial C biomass). Finding a solution for the assimilation process is not a simple curve-fitting procedure because of the complexity and non-linearity of the interactions among the compartments of the model. Once the new biogeochemical model including oysters was validated, the impact of oysters on the MFW was investigated by studying the structural changes in the MFW and the interactions within the MFW.

4.1. The potential of parameter optimisation

The parameter resolution resulting from the optimisation method reflected the importance of each biogeochemical process in the model. Using this new benefit, the biogeochemical processes could be sorted by importance. For example, in our modelling experiment, bacterial processes played a very important role in MFW dynamics. Indeed, in both the Control and Oyster optimisations, the maximum uptake rate for bacteria exhibited the highest resolution of the entire set of control parameters (see Tables 3 & 4), in line with the major role played by bacteria in the marine C cycle (e.g. Cho & Azam 1988, Azam et al. 1994).

In contrast, the low resolution of the control parameters of the new oyster compartment, with a maximum of 0.08 (Table 2), showed that changing associated processes was not beneficial for the optimisation process. However, the fact that parameter values did not change during optimisation might indicate that the choice of initial values was robust and that these values could thus be used for further studies.

To meet the mathematical requirements of the optimisation method, some of the most influential parameters, i.e. those with the highest resolutions, were modified by optimisation and reached unrealistic values. These unrealistic values allowed the simulated results to be more similar to the experimental observations by minimising the cost function more efficiently. This was the case for the net growth efficiency for bacteria and 3 other parameters controlling temperature functions: the reference temperature for zooplankton, the reference temperature for decomposition, and the temperature coefficient for decomposition. The optimisation method preferred changing one parameter controlling the temperature functions, affecting several temperature-dependent processes at the same time, over changing multiple parameters controlling only one process each. Note that the parameters controlling temperature functions generally had a high resolution value. Furthermore, unrealistic values could be explained with a deeper analysis of other parameter values. According to the scientific literature, the net growth efficiency for bacteria should be between 0.05 and 0.7 (Del Giorgio & Cole 1998). However, considering that bacterial growth depends on the product of this parameter value with the value of the maximal uptake rate of bacteria, the decrease in the maximal uptake rate of bacteria during the optimisation process partially balanced the increase in the net growth efficiency for bacteria. For example, for the Control optimisation, the product varied from $1.28–1.95 \times 10^{-5}$ s^{-1}. Indeed, the optimisation process modified a linear combination of parameters and not individual parameters.

Data resolution, also resulting from optimisation, can be of interest for managing experimental efforts in order to build more realistic modelling studies. They reflect the contribution of each assimilated data point as useful information for the optimisation method. For instance, chl *a* and bacterial C biomass were very important to render the biogeochemical model closer to observations, in the case where the

Author copy

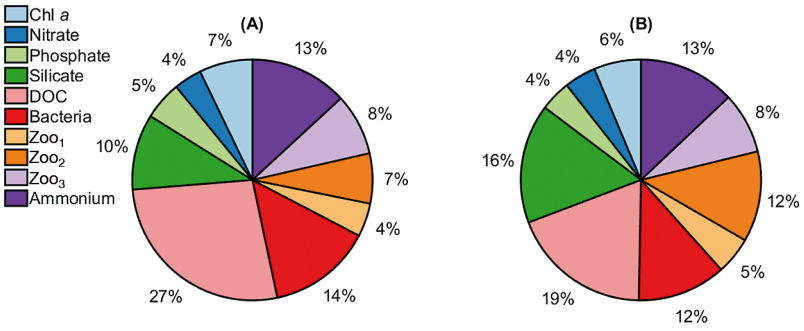


Fig. 9. Data resolution calculated for each type of observation, averaged over the experimental period, for the (A) Control and (B) Oyster optimisations, in the case where the 10 indicated observations were available. DOC: dissolved organic carbon; Zoo_1: bacterivorous flagellates and small ciliates; Zoo_2: ciliates and large flagellates; Zoo_3: metazooplankton dominated by copepods

method assimilated only 6 variables (Fig. 6). Following these results, a new modelling experiment was performed, assuming the method of assimilating zooplankton biomass and NH_4^+ in addition to the previous 6 variables. The calculation of data resolution for these new observable outputs was then made (Fig. 9). The results highlight the fact that, in the case where those 10 variables would be assimilated, NH_4^+ and zooplankton biomass are key variables for improving the ecological model, as well as DOC concentration. Therefore, the management of observational efforts for realistic modelling not only depends on the study area and biogeochemical model, but also on the assimilated variables.

4.2. Oysters induced structural changes in the MFW

The introduction of oysters as top predators of the MFW led to a more heterotrophic ecosystem. The structural A:H C biomass ratio index (Fig. 10) was calculated and compared to results from Mostajir et al. (2015). This calculation was simple with the model, which estimated the C biomass of each biological component of the model compared to experimental calculations, which were associated with strong uncertainties because of the C biomass calculation method. The gap between the 2 simulations was less important than the gaps associated with the experimental study, but the results were in the same direction. Overall, the experimental MFW was well represented by the model, at least structurally, with only 6 types of experimental observations assimilated. Therefore, the model corroborated the tendency for a transition to a more heterotrophic MFW with the addition of oysters as top predators, which could be useful for testing scenarios with the model. For example, the model could be used to simulate a scenario with a higher quantity of oysters to assess the structural impact of more intensive exploitation.

The main function of oysters in our model was filtering all mesocosm water containing living and non-living organisms. Fig. 11 shows the filtration of each MFW component, resulting from Eq. (10). According to the parameters used to define the filtration rate, the most filtered compartment corresponded to the phytoplankton community. Zooplankton was the second most filtrated, and light non-living POM and bacteria were the third most filtrated. Our model included the direct reduction of phytoplankton biomass by oysters by adding a new filtration term, $filt_{Phy}$. This result was in line with those of Cugier et al. (2010) and Mostajir et al. (2015). Nevertheless, this process also indirectly impacted other components of the MFW, such as zooplankton, which may find fewer prey in the phytoplankton community.

The simulated phytoplankton biomass was approximately 30% lower than the phytoplankton biomass in the Control optimisation (Fig. 2E vs. Fig. 3E).

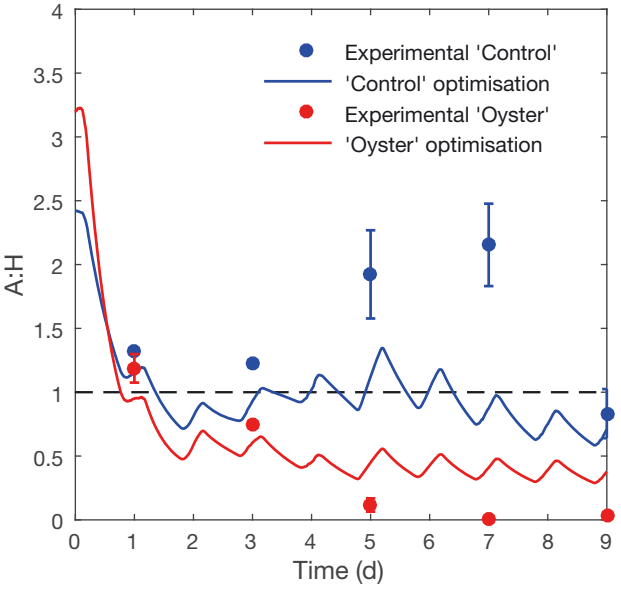


Fig. 10. Autotroph:heterotroph (A:H) structural index comparison between the mesocosm experimental study (points are means with whiskers showing range, n = 2) and biogeochemical modelling (solid lines) for the Control and Oyster optimisations

Author copy

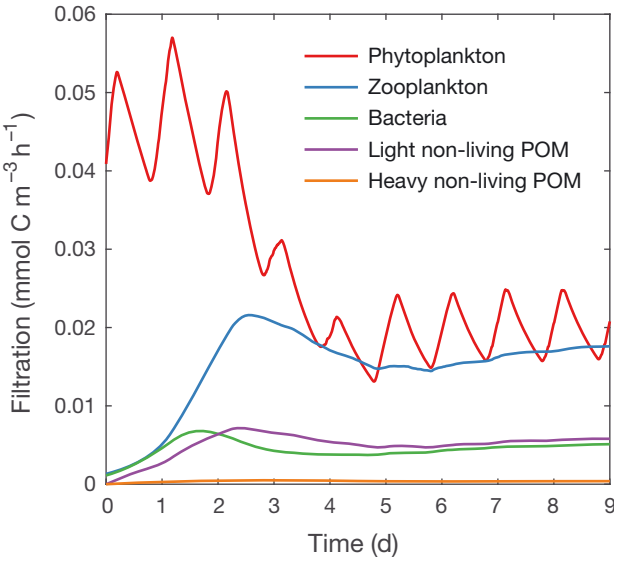


Fig. 11. Filtration by oysters of other components of the microbial food web: phytoplankton, zooplankton, bacteria, light non-living particulate organic matter (POM), and heavy non-living POM

The bacterial biomass was also affected, being 50% greater than that in the Control optimisation (Fig. 2F vs. 3F). Oysters strongly increased zooplankton biomass by approximately 110% (Fig. 5B vs. 7B). Therefore, the increase in the biomass of zooplankton and reduction in the biomass of phytoplankton, which are prey of zooplankton, could be in line with top-down control. The simulated predation of phytoplankton by zooplankton was slightly higher in the Oyster optimisation than in the Control optimisation (data not shown), but this result does not fully explain the large increase in zooplankton biomass. However, the reduction in phytoplankton biomass is explained by the top-down control of oysters but also by the increased predation of zooplankton. Losey & Denno (1998) showed that the combined influence of 2 predators could be greater than the sum of their individual impacts. Here, the combined influence of oyster and zooplankton biomasses on phytoplankton biomass was greater than the sum of the individual impacts.

The introduction of a top predator to an ecosystem could lead to unexpected results; in particular, the introduction of an alien top predator could have a devastating impact on native species (e.g. Bytheway et al. 2016). In our case, we cannot exclude this possibility for the Thau lagoon ecosystem, where non-native oysters (*Crassostrea gigas*, a Japanese oyster) have been cultivated since 1972 (Hamon et al. 2003), because oysters exert strong structural control of the natural lagoon MFW community.

4.3. Indirect impact of oysters on bacterial biomass

Simulated bacterial biomass strongly increased in the presence of oysters as top predators of the MFW, in accordance with the study of Mostajir et al. (2015). Those authors proposed different hypotheses to explain the increase in bacteria, and some of the hypotheses can be discussed based on the new modelling results acquired here. First, bacteria might benefit from oyster excreta (Mazouni et al. 1998), but since the excreta of oysters was not modelled in this study and simulated bacterial biomass was similar to that in the experimental observations, this benefit might not explain the increase. Second, Mostajir et al. (2015) highlighted the assumption that the reduction in virus-like particles due to oyster filtration could favour an increase in bacterial biomass. However, viruses were not modelled, particularly due to the complexity of their interactions with other components of the MFW, and this assumption was not investigated.

Our results support the third hypothesis posed by Mostajir et al. (2015), concerning the reduction in competition between bacteria and phytoplankton for the uptake of nutrients. To quantify competition between bacteria and phytoplankton, nutrient uptake fluxes were analysed. Fig. 12 shows the comparison between Control and Oyster optimisations for NH_4^+ (Fig. 12A) and PO_4^{3-} uptake (Fig. 12B) by phytoplankton. For bacteria, the same comparison is shown for NH_4^+ uptake (Fig. 12C) and PO_4^{3-} excretion (Fig. 12D). The model version of Auger et al. (2011) includes potential control of bacterial growth by P availability, in addition to limitation by C and N availability. This model formulation is derived from Thingstad et al. (1998). Bacteria first absorb DOM, but they can also assimilate NH_4^+ and/or PO_4^{3-} if dissolved organic nitrogen and/or phosphorus (DON and DOP) are lacking. Bacteria can also act as decomposers and excrete nutrients, depending on the comparison of DOC:DON and/or DOC:DOP with their internal ratios (Kirchman et al. 2000). All the processes (nutrient uptake, excretion, and respiration) make the control of their stoichiometry possible. Our results showed that, except for PO_4^{3-} uptake, phytoplankton nutrient uptake was lower with the addition of oysters (Fig. 12A,B). Furthermore, in contrast to the pattern observed in the Control optimisation, where no NH_4^+ bacterial uptake was observed (Fig. 12C), bacterial NH_4^+ uptake increased in the Oyster optimisation after Day 7. It can be concluded that competition

Author copy

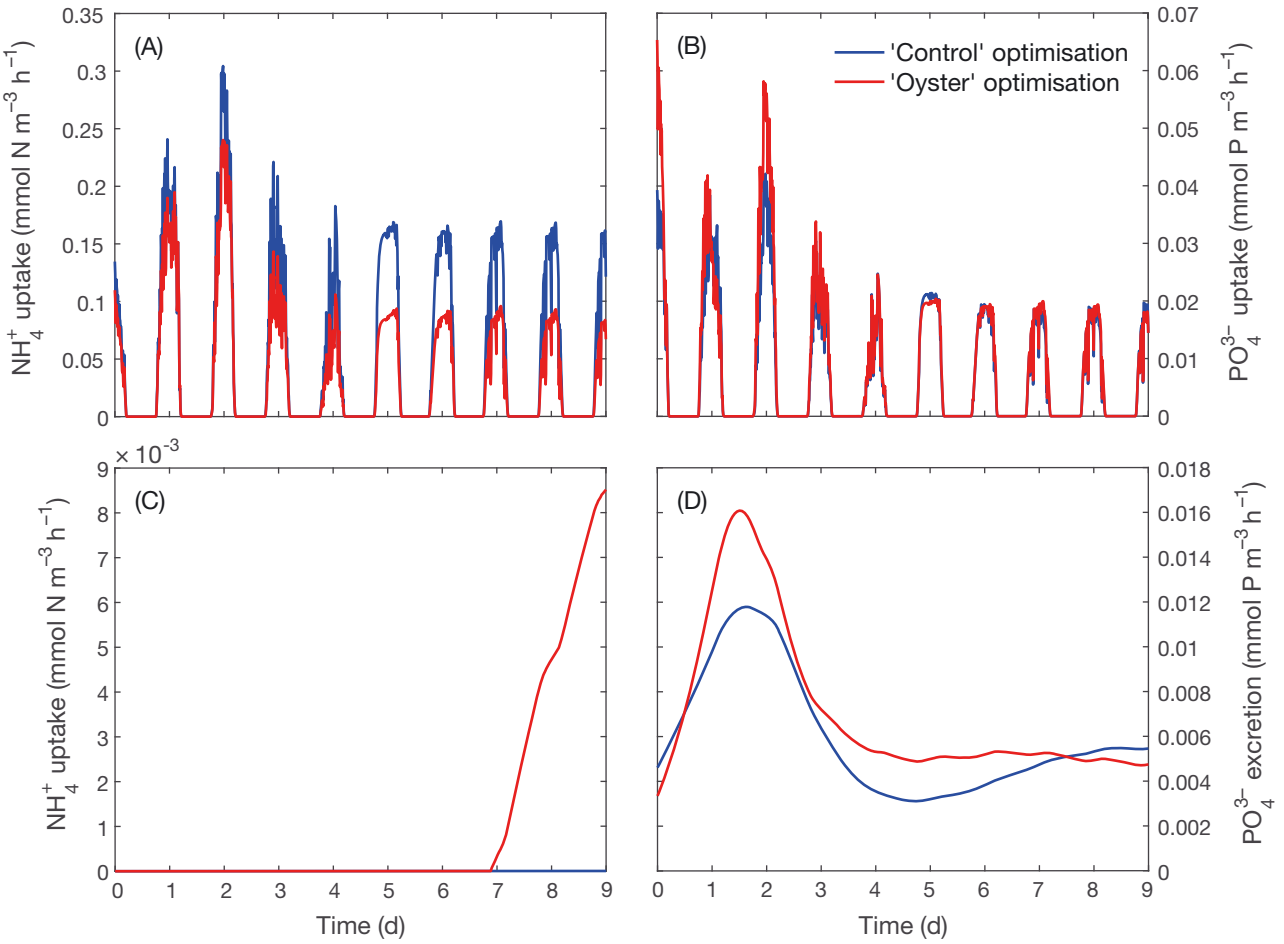


Fig. 12. Comparison between the Control and Oyster optimisations for the (A) uptake of ammonium by phytoplankton, (B) uptake of phosphate by phytoplankton, (C) uptake of ammonium by bacteria, and (D) excretion of phosphate by bacteria

between bacteria and phytoplankton was reduced in our model, especially for NH_4^+. In addition, the excretion of PO_4^{3-} by bacteria was higher with oysters and conveniently balanced the higher PO_4^{3-} needs of the phytoplankton community. Thingstad et al. (2007) showed that the dynamics of a water column receiving NO_3^-, PO_4^{3-}, and DOC continuously shift to lower nutrient competition and higher nutrient regeneration. The introduction of oysters slightly increased the DOC, NO_3^-, and PO_4^{3-} concentrations in the water column, which could correspond to the case studied by Thingstad et al. (2007).

Our results showed that the reduction in this competition benefited both bacterial and phytoplankton growth. However, the phytoplankton community was subject to other strong constraints, such as filtration by oysters, as explained above. Thus, the larger quantity of nutrients available for bacteria actually resulted in more bacterial biomass in the Oyster simulation.

4.4. Impact of oysters on the zooplankton community

The increase in bacterial biomass in the Oyster simulation favoured an increase in bacterivorous zooplankton biomass (mainly Zoo_1 but also Zoo_2 in a smaller proportion). However, the Zoo_1 C biomass slightly decreased with the addition of oysters (Fig. 5B vs. Fig. 7B). The maximum Zoo_1 C biomass of the Oyster optimisation was 5.46 mmol C m^{-3} and was reached at the beginning of Day 2. On the same date in the Control simulation, the Zoo_1 C biomass was 4.41 mmol C m^{-3}. This result supports the idea that the increase in bacterial biomass favoured bacterivorous zooplankton because the growth of Zoo_1 was higher in the presence of oysters.

The high Zoo_1 C biomass obtained in the presence of oysters led to a direct increase in the C biomass of Zoo_2. Thus, Zoo_1 served as a link between bacteria and Zoo_2. Moreover, our results showed an increase

Author copy

in Zoo_2 in the Oyster simulation that was faster than the increase in Zoo_1 (Fig. 7B). Indeed, the predation pressure of Zoo_2 on Zoo_1 was higher than the predation pressure of Zoo_1 on bacteria (data not shown).

Therefore, in the presence of oysters, the phytoplankton community (the main source of food for oysters) was greatly impacted by direct oyster filtration. Bacteria benefited from the reduction of phytoplankton community biomass through the reduction in competition between bacteria and phytoplankton for nutrient uptake. This increase in bacterial biomass favoured bacterivorous zooplankton (Zoo_1), which were preyed upon by Zoo_2. Finally, this phenomenon resulted in a higher Zoo_2 biomass in the Oyster simulation than in the Control simulation. This result could be compared to the 'minimum model' of Thingstad et al. (2007), where ciliates (Zoo_2) and bacterial abundances were positively correlated through the heterotrophic flagellates (Zoo_1) link. However, in the 'minimum model' the top-down control from copepods (Zoo_3) tended to stimulate diatoms, whereas in our model the insertion of oysters resulted in a reduction of the phytoplankton community.

The modelling approach provided a real advantage in investigating the interactions between different components of the MFW. The use of a mechanistic formulation of biogeochemical processes (see Section 2.2) renders the extraction of stocks and fluxes simple. This discussion focused on filtration by oysters (Fig. 11), predation by zooplankton, and competition between phytoplankton and bacteria for nutrients (Fig. 12). These biogeochemical fluxes, easily extracted from the simulation results, provide a great deal of new information for our understanding of the impact of oysters as top predators of the MFW.

5. CONCLUSIONS

In this study, numerical ecosystem simulations with the Eco3m-S model were performed to provide deeper insight into the interactions and fluxes within the MFW. A parameter optimisation method assimilating mesocosm experimental observations described in Mostajir et al. (2015) was used, and the model efficiently reproduced observations with and without oysters. The model provided high-frequency results over the period of the experiment, and fluxes within the MFW were extracted and analysed. For example, the comparison of nutrient uptake by bacteria and the phytoplankton community brought to light a decrease in competition for nutrients between these 2 components of the MFW in the presence of oysters. Due to the filtration of all mesocosm water including organisms and non-living particles, the direct and immediate impact of oysters was mainly a reduction in phytoplankton C biomass. In addition, our results showed an increase in zooplankton and bacterial biomasses. The mesocosms thus became more heterotrophic with oysters. The reduction in competition for nutrients between bacteria and phytoplankton, as mentioned above, resulted in higher bacterial biomass in the Oyster simulation. The increase in zooplankton biomass was explained by a strong increase in simulated Zoo_2 biomass (50–200 µm; mainly ciliates and large flagellates) due to the grazing of Zoo_1 bacterivorous zooplankton (5–50 µm; mostly bacterivorous flagellates and small ciliates), which appeared as an intermediary trophic link. In our study, oysters pushed the system to a more heterotrophic state with higher micro-zooplankton and bacterial C biomasses and lower phytoplankton C biomass.

Modelling, observation, and experimentation are complementary for obtaining a good understanding of ecological processes. Observation and experimentation provide a real but partial view of the processes involved, and the ideal scenario in which everything could be observed or monitored persists. Modelling approaches provide estimates more or less close to reality, depending on the quality of known assumptions. However, such approaches often yield information that is more complete and has a greater temporal resolution. Models are fed with theories and observations. The modelling approach introduces a new point of view, which is useful for understanding biogeochemical mechanisms, paying attention to assumptions made beforehand. In our case, we succeeded in reproducing not only the steady state of the observed mesocosm experiment but also the dynamics of the ecosystem over the 10 d experimental period. Additional information was provided by the model, such as biogeochemical fluxes within the MFW. This idea should encourage the scientific community to pursue more interactions between modelling, observations, and experimental communities.

Analysing data assimilated during the optimisation process could also be a simple way to define the most interesting data required for the modelling approach. It could help manage experimental efforts in order to conduct a more realistic modelling study. For example, in our study, data available for chl *a* or bacteria were very important for the Control optimisation. Furthermore, our results were very similar to mesocosm observations and suggest that NH_4^+ observations, which were not available, were not essential in this specific case. Data resolutions also contain tem-

Author copy

poral information that reveals, for example, if it is better to measure each variable once a day or measure one variable at a high frequency and others at a low frequency. The answer strongly depends on the system's dynamics and the complexity of the processes involved. Regarding our results, a good effort to obtain numerous chl *a* observations was needed compared to DOC observations, which, for example, could be measured only once a week.

Acknowledgements. This work was supported by the CNRS-INSU project 'CHIFRE' and a PhD grant from the Montpellier University. We also thank the American Journal Expert company for reviewing the English.

LITERATURE CITED

Auger PA, Diaz F, Ulses C, Estournel C and others (2011) Functioning of the planktonic ecosystem on the Gulf of Lions shelf (NW Mediterranean) during spring and its impact on the carbon deposition: a field data and 3-D modelling combined approach. Biogeosciences 8: 3231–3261

Auger PA, Ulses C, Estournel C, Stemmann L, Somot S, Diaz F (2014) Interannual control of plankton communities by deep winter mixing and prey/predator interactions in the NW Mediterranean: results from a 30-year 3D modeling study. Prog Oceanogr 124:12–27

Azam F, Smith DC, Steward GF, Hagström Å (1994) Bacteria-organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling. Microb Ecol 28:167–179

Barillé L, Prou J, Héral M, Bourgrier S (1993) No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. J Exp Mar Biol Ecol 171:91–106

Bayne BL (2017) Feeding. In: Osborn P (ed) Biology of oysters. Developments in aquaculture and fisheries science, Vol 41. Academic Press, London, p 209–330

Bytheway JP, Price CJ, Banks PB (2016) Deadly intentions: naïve introduced foxes show rapid attraction to odour cues of an unfamiliar native prey. Sci Rep 6:30078

Callier MD, Weise AM, McKindsey CW, Desrosiers G (2006) Sedimentation rates in a suspended mussel farm (Great-Entry Lagoon, Canada): biodeposit production and dispersion. Mar Ecol Prog Ser 322:129–141

Callier MD, Richard M, McKindsey CW, Archambault P, Desrosiers G (2009) Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition: An *in situ* 'benthocosm' experiment. Mar Pollut Bull 58:1544–1553

Chapelle A, Ménesguen A, Deslous-Paoli JM, Souchu P, Mazouni N, Vaquer A, Millet B (2000) Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. Ecol Model 127:161–181

Cho BC, Azam F (1988) Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. Nature 332: 441–443

Cugier P, Struski C, Blanchard M, Mazurié J and others (2010) Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. J Mar Syst 82:21–34

De Crignis M (2007) Sources de nourriture et bio-énergétique de l'huître creuse *Crassostrea gigas*: les nanoflagellés et les ciliés jouent-ils un rôle dans le budget d'énergie dynamique d'huîtres. MSc dissertation, Université de La Rochelle

Defossez JM, Hawkins AJS (1997) Selective feeding in shellfish: size-dependent rejection of large particles within pseudofaeces from *Mytilus edulis*, *Ruditapes philippinarum* and *Tapes decussatus*. Mar Biol 129:139–147

Del Giorgio PA, Cole JJ (1998) Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. Annu Rev Ecol Syst 29:503–541

Duarte P, Meneses R, Hawkins AJS, Zhu M, Fang J, Grant J (2003) Mathematical modelling to assess the carrying capacity for multi-species culture within coastal waters. Ecol Model 168:109–143

Dupuy C, Le Gall S, Hartmann HJ, Bréret M (1999) Retention of ciliates and flagellates by the oyster *Crassostrea gigas* in French Atlantic coastal ponds: protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders. Mar Ecol Prog Ser 177:165–175

Dupuy C, Vaquer A, Lam-Höai T, Rougier C and others (2000) Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. Mar Ecol Prog Ser 205:171–184

Frikha MG, Linley EAS, Delmas D (1987) Evolution annuelle et saisonnière de la microbiomasse d'une claire à huîtres: importance des populations bactérioplanctoniques. Oceanis 13:433–447

Froján M, Arbones B, Zúñiga D, Castro CG, Figueiras FG (2014) Microbial plankton community in the Ría de Vigo (NW Iberian upwelling system): impact of the culture of *Mytilus galloprovincialis*. Mar Ecol Prog Ser 498:43–54

Gangnery A, Bacher C, Buestel D (2001) Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau lagoon (Mediterranee, France) with a population dynamics model. Can J Fish Aquat Sci 58:1012–1020

Gangnery A, Chabirand JM, Lagarde F, Le Gall P, Oheix J, Bacher C, Buestel D (2003) Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau Lagoon (Méditerranée, France). Aquaculture 215:267–290

Gangnery A, Bacher C, Buestel D (2004) Modelling oyster population dynamics in a Mediterranean coastal lagoon (Thau, France): sensitivity of marketable production to environmental conditions. Aquaculture 230:323–347

Gonzalez Vicente P (1986) Recherche de la dimension de l'espace latent en ACP. Stat Anal Données 11:19–29

Gosling E (2015) How bivalves feed. In: Marine bivalve molluscs. John Wiley & Sons, Chichester, p 99–156

Grant J, Bacher C, Cranford PJ, Guyondet T, Carreau M (2008) A spatially explicit ecosystem model of seston depletion in dense mussel culture. J Mar Syst 73:155–168

Hamon PY, Vercelli C, Pichot Y, Lagarde F, Le Gall P, Oheix J (2003) Les malaïgues de l'étang de Thau. Tome 1. Description des malaïgues. Moyens de lutte, Recommandations. Archive Ifremer, Sete Cedex

Haven DS, Morales-Alamo R (1966) Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. Limnol Oceanogr 11:487–498

Ibarra DA, Fennel K, Cullen JJ (2014) Coupling 3-D Eulerian bio-physics (ROMS) with individual-based shellfish ecophysiology (SHELL-E): a hybrid model for carrying capacity and environmental impacts of bivalve aquaculture. Ecol Model 273:63–78

Jansen HM, Strand Ø, Strohmeier T, Krogness C, Verdegem M, Smaal A (2011) Seasonal variability in nutrient regen-

Author copy

eration by mussel *Mytilus edulis* rope culture in oligotrophic systems. Mar Ecol Prog Ser 431:137–149

Kirchman DL, Meon B, Cottrell MT, Hutchins DA, Weeks D, Bruland KW (2000) Carbon versus iron limitation of bacterial growth in the California upwelling regime. Limnol Oceanogr 45:1681–1688

Kooijman SALM (1986) Energy budgets can explain body size relations. J Theor Biol 121:269–282

Kooijman SALM (2000) Dynamic energy and mass budgets in biological systems, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Kooijman B (2009) Dynamic energy budget theory for metabolic organisation, 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge

Le Gall JL, Raillard O (1988) Influence de la température sur la physiologie de l'huître *Crassostrea gigas*. Oceanis 14: 603–608

Le Gall S, Hassen MB, Le Gall P (1997) Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders. Mar Ecol Prog Ser 152:301–306

Losey JE, Denno RF (1998) Positive predator–predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. Ecology 79:2143–2152

Marinov D, Galbiati L, Giordani G, Viaroli P, Norro A, Bencivelli S, Zaldívar JM (2007) An integrated modelling approach for the management of clam farming in coastal lagoons. Aquaculture 269:306–320

Mazouni N (1995) Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude in situ de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute. PhD dissertation, Université Aix-Marseille II, Marseille

Mazouni N (2004) Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau, France). Mar Ecol Prog Ser 276:103–113

Mazouni N, Gaertner JC, Deslous-Paoli JM, Landrein S, Geringer d'Oedenberg M (1996) Nutrient and oxygen exchanges at the water–sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France). J Exp Mar Biol Ecol 205: 91–113

Mazouni N, Gaertner JC, Deslous-Paoli JM (1998) Influence of oyster culture on water column characteristics in a coastal lagoon (Thau, France). In: Amiard JC, Le Rouzic B, Berthet B, Bertru G (eds) Oceans, rivers and lakes: energy and substance transfers at interfaces. Springer, Dordrecht, p 149–156

Mostajir B, Roques C, Bouvier C, Bouvier T and others (2015) Microbial food web structural and functional responses to oyster and fish as top predators. Mar Ecol Prog Ser 535:11–27

Plus M, Auby I, Maurer D, Trut G, Del Amo Y, Dumas F, Thouvenin B (2015) Phytoplankton versus macrophyte contribution to primary production and biogeochemical cycles of a coastal mesotidal system. A modelling approach. Estuar Coast Shelf Sci 165:52–60

Prunet P, Minster JF, Ruiz-Pino D, Dadou I (1996) Assimilation of surface data in a one-dimensional physical-biogeochemical model of the surface ocean. 1. Method and preliminary results. Global Biogeochem Cycles 10:111–138

Richard M, Archambault P, Thouzeau G, McKindsey CW, Desrosiers G (2007) Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons Lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). Can J Fish Aquat Sci 64: 1491–1505

Richard M, Bec B, Vanhuysse C, Mas S and others (2019) Changes in planktonic microbial components in interaction with juvenile oysters during a mortality episode in the Thau lagoon (France). Aquaculture 503:231–241

Robert P, Mckindsey CW, Chaillou G, Archambault P (2013) Dose-dependent response of a benthic system to biodeposition from suspended blue mussel (*Mytilus edulis*) culture. Mar Pollut Bull 66:92–104

Sherman E, Moore JK, Primeau F, Tanouye D (2016) Temperature influence on phytoplankton community growth rates. Global Biogeochem Cycles 30:550–559

Sime-Ngando T, Gosselin M, Roy S, Chanut JP (1995) Significance of planktonic ciliated protozoa in the Lower St. Lawrence Estuary: comparison with bacterial, phytoplankton, and particulate organic carbon. Aquat Microb Ecol 9:243–258

Souchu P, Vaquer A, Collos Y, Landrein S, Deslous-Paoli JM, Bibent B (2001) Influence of shellfish farming activities on the biogeochemical composition of the water column in Thau lagoon. Mar Ecol Prog Ser 218:141–152

Spillman CM, Hamilton DP, Hipsey MR, Imberger J (2008) A spatially resolved model of seasonal variations in phytoplankton and clam (*Tapes philippinarum*) biomass in Barbamarco Lagoon, Italy. Estuar Coast Shelf Sci 79: 187–203

Thingstad TF, Zweifel UL, Rassoulzadegan F (1998) P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwest Mediterranean. Limnol Oceanogr 43:88–94

Thingstad TF, Havskum H, Zweifel UL, Berdalet E and others (2007) Ability of a 'minimum' microbial food web model to reproduce response patterns observed in mesocosms manipulated with N and P, glucose, and Si. J Mar Syst 64:15–34

Trottet A, Roy S, Tamigneaux E, Lovejoy C, Tremblay R (2008) Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Québec, Canada): a mesocosm approach. J Exp Mar Biol Ecol 365:103–115

Ulses C, Auger PA, Soetaert K, Marsaleix P and others (2016) Budget of organic carbon in the North-Western Mediterranean open sea over the period 2004–2008 using 3-D coupled physical-biogeochemical modeling. J Geophys Res Oceans 121:7026–7055

Vidussi F, Mostajir B, Fouilland E, Le Floc'h E and others (2011) Effects of experimental warming and increased ultraviolet B radiation on the Mediterranean plankton food web. Limnol Oceanogr 56:206–218

Wunsch C (1978) The North Atlantic general circulation west of 50°W determined by inverse methods. Rev Geophys 16:583–620

Zaldívar JM, Cattaneo E, Plus M, Murray CN, Giordani G, Viaroli P (2003) Long-term simulation of main biogeochemical events in a coastal lagoon: Sacca Di Goro (northern Adriatic Coast, Italy). Cont Shelf Res 23: 1847–1875

Author copy

Appendix. Optimisation method

The ecosystem model was considered an application $M : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$, where n is the number of experimental observations (here, n = 54) and m is the number of parameters (m = 166 in the model without oysters). With the application M being non-linear, the component $(p_i)_{1\leq i\leq m}$ of the control parameter vector P was optimised iteratively to reduce the gap between the observations, denoted $(d_j)_{1\leq j\leq n}$, and the corresponding simulation results, denoted $(c_j)_{1\leq j\leq n}$. The error associated with observation d_j was denoted r_j. In practice, in order to set the initial value of the cost function to 1 and give the same importance to each observation in the optimisation, r_j was chosen to be equal to the difference $(d_j - c_j)$ of the first iteration. This optimisation procedure finally consisted of minimising a quadratic cost criterion (Eq. A1):

$$F(P) = \sum_{j=1}^{n}\left(\frac{d_j - c_j}{r_j}\right)^2 \quad \text{(A1)}$$

The vector of parameters, P_0, was defined as the first guess of the iterative method and corresponded to the initial simulation. $P_k \in \mathbb{R}^m$ was then defined as the control parameter vector for iteration number k. The vector of the difference between observed and simulated results $(d_j - c_j)$ for iteration number k, denoted $P_k \in \mathbb{R}^n$, was introduced. To find the optimal parameters, the aim was to determine $\Delta P = P_{k+1} - P_k$, which solved Eq. (A2):

$$M'(P_k) \times \Delta P = R_k \quad \text{(A2)}$$

where $M'(P_k)$ is the tangent application of M evaluated at point P_k. $M'(P_k) = \left(\frac{\partial c_j}{\partial p_i}\right)_{1\leq i\leq m}^{1\leq j\leq n}$, with a dimension of n × m, is also called the Jacobian matrix of the system. This yields the system of unknowns Δp_i, with $1 \leq i \leq m$:

$$\sum_{i=1}^{m}\frac{\partial c_j}{\partial p_i} \times \Delta p_i = d_j - c_j, \text{ for } 1 \leq j \leq n \quad \text{(A3)}$$

Each component $\left(\frac{\partial c_j}{\partial p_i}\right)$ was approximated by $\left(\frac{\delta c_j}{\delta p_i}\right)$ after small explicit perturbations of each parameter δp_i and compilation of deviations of the model results δc_j. This step required running the model (m + 1) times at every iteration: a first simulation run without perturbation and then m simulation runs with only parameter m perturbed. For this reason, the optimisation method could have a high computational cost. However, in the present work, the duration of a simulation run was very short and was not limiting in the process.

The system must be dimensionless for both parameters and observations. To render the system dimensionless regarding parameters, a parameter weight diagonal matrix S, containing the *a priori* variances of the control parameters, was inserted (Eq. A4):

$$S_{i,j} = \sigma_i^2, \text{ for } 1 \leq i \leq m \quad \text{(A4)}$$

In the present study, S was practically chosen to reduce $S^{-\frac{1}{2}} \times P_0$ to the vector identity. A weight diagonal matrix W containing the *a priori* weight of each observation was also introduced to render the system dimensionless regarding observations (Eq. A5):

$$W_{j,j} = \frac{1}{r_j^2}, \text{ for } 1 \leq j \leq n \quad \text{(A5)}$$

W was assumed to be diagonal here, which meant that the observations were uncorrelated. The advantage of using these 2 matrices is the ability to choose a more or less important weight for a specific parameter or observation. Then, Eq. (A6) was obtained from Eq. (A2), introducing the new weight matrices:

$$W^{\frac{1}{2}} \times M'(P_k) \times S^{\frac{1}{2}} \times S^{-\frac{1}{2}} \times \Delta P = W^{\frac{1}{2}} \times R_k \quad \text{(A6)}$$

Eq. (A6) was an under-determined system A × Q = T, with a number of equations (n = 54) strictly smaller than the number of unknowns (m = 166). The matrix $A = W^{\frac{1}{2}} \times M'(P_k) \times S^{\frac{1}{2}}$ was thus singular, and various combinations of parameters resulted in the same simulation. Matrix A can be decomposed by singular value decomposition (SVD) as follows:

$$A = U \times L \times V^t \quad \text{(A7)}$$

where L is a diagonal matrix of eigenvalues, U is a base of eigenvectors in the space of data, and V is a base of eigenvectors of parameters. As A was singular, some of the singular values were zero and defined the null space of the system and thus the rank. In practice, due to numerical computation, those values were not strictly zero, and the rank was difficult to define. It was typically between 5 and 20. The collinearities between parameters led to a rank deficiency problem, and the pseudo-inverse was influenced by small eigenvalues. The system was then truncated at rank r using the sphericity test of Gonzalez Vicente (1986). Without this truncation, the new estimated parameters could be far from their starting point, which was not desirable in terms of keeping the model realistic. The solution was finally calculated using Eq. (A8):

$$\Delta P = S^{\frac{1}{2}} \times V_r \times L_r^{-1} \times U_r^t \times W^{\frac{1}{2}} \times R_k \quad \text{(A8)}$$

where V_r, L_r, and U_r were the truncated matrices associated with V, L and U, respectively.

The diagonal elements of matrix $(V_r \times V_r^t)$ were estimators of the determination of each control parameter and were called parameter resolutions. The matrix $(U_r \times U_r^t)$ gave similar information for the data, and its diagonal elements were called data resolutions. They showed the contribution of each observation as useful information to the system (e.g. Wunsch 1978).

Editorial responsibility: Stephen Wing, Dunedin, New Zealand

Submitted: October 18, 2019; Accepted: April 1, 2020
Proofs received from author(s): May 1, 2020

A2 Equations et paramètres du modèle ECO3M-S

Cette annexe recense les équations des processus modélisés dans le modèle ECO3M-S initial. Le dernier tableau indique aussi les valeurs prises par les paramètres de contrôle pour une configuration adapté au Golfe du Lion, obtenu après un important travail bibliographique (Auger et al., 2011).

Table A.1: List of biogeochemical fluxes and functions

Symbol	Definition	Unit
GPP_i	Phytoplankton i gross primary production	mmolC m^{-3} d^{-1}
$\mu^{NR}_{Phy_i}$	Phytoplankton i maximal growth rate in nutrient-replete (NR) conditions	d^{-1}
μ_{Phy_i}	Phytoplankton i growth rate	d^{-1}
gml_i	Growth multi-nutrient limitation function for phytoplankton i	-
$f^{Q}_{Phy_i,Xlim}$	Phytoplankton i growth quota function, Xlim = N, P, Si	-
$f^{Q}_{Upt\,Phy_i,X}$	Phytoplankton i quota function for uptake of nutrient XNut, X = N, P, Si	-
$RespPhy_i$	Phytoplankton i respiration rate	mmolC m^{-3} d^{-1}
$UptPhy_{i,Nut_j}$	Phytoplankton i uptake rate of nutrient Nut_j, where $Nut_1 = NO_3$, $Nut_2 = NH_4$, $Nut_3 = PO_4$, $Nut_4 = SiO_4$	mmol m^{-3} d^{-1}
$V^{max}_{Phy_i,X}$	Phytoplankton i maximum carbon specific gross uptake rate of XNut, where X = N, P, Si	molX $molC^{-1}$ m^{-3} d^{-1}
$(X/C)_{Phy_i}$	Phytoplankton I internal X/C quota, X = C, N, P, Si, Chl	molX $molC^{-1}$
$Exu_{i,X}$	Phytoplankton i exudation rate of DOX, where X = C, N, P, or SiO_4	mmolX m^{-3} d^{-1}
$SynthChl_i$	Phytoplankton i chlorophyll synthesis rate	mgChl m^{-3} d^{-1}
$\rho_{Phy_i,Chl}$	Phytoplankton i chlorophyll synthesis regulation term	gChl $molN^{-1}$
$MortPhy_{i,X}$	Phytoplankton i mortality rate in X, where X = C, N, P, Si or Chl	mmolX m^{-3} d^{-1} or mgChl m^{-3} d^{-1}
$Graz_{i,XPrey}$	Zooplankton i grazing rate on XPrey, where Prey = Phy_i, Zoo_i, Bac, $Det_{L,H}$ and X = C, N, P, Si or Chl	mmolX m^{-3} d^{-1} or mgChl m^{-3} d^{-1}
$(X/C)_{Prey}$	X/C quota in zooplankton prey, where Prey = Phy_i, Zoo_i, Bac, $Det_{L,H}$	molX $molC^{-1}$
$MessyFeed_{i,X}$	Zooplankton i messy feeding rate, X = C, N, P	mmolX m^{-3} d^{-1}
$Eges_{i,X}$	Zooplankton i egestion rate in X, X = C, N, P, Si or Chl	mmolX m^{-3} d^{-1}
$GrowthZoo_{i,C}$	Zooplankton i net growth rate in carbon	mmolC m^{-3} d^{-1}
$RespZoo_i$	Zooplankton i respiration rate	mmolC m^{-3} d^{-1}
$FoodZoo_{i,X}$	Zooplankton i food flux in X, where X = C, N, P	mmolX m^{-3} d^{-1}
$(X/C)_{FoodZoo_i}$	Zooplankton i food X/C quota, where X = C, N, P	molX $molC^{-1}$
$ExcZoo_{i,XNut}$	Zooplankton i excretion of dissolved inorganic nutrient XNut, where XNut = NH_4, PO_4	mmolX m^{-3} d^{-1}
$RespZoo^{add}_i$	Zooplankton i additional respiration rate	mmolC m^{-3} d^{-1}
$MortZoo_{i,X}$	Zooplankton i mortality rate in X, X = C, N, P	mmolX m^{-3} d^{-1}
$PredZoo_{3,X}$	Mortality of zooplankton 3 through predation by higher trophic level rate in X, X = C, N, P	mmolX m^{-3} d^{-1}
$UptBac_{DOX}$	Bacteria uptake of dissolved organic X, where X = C, N, P	mmolX m^{-3} d^{-1}
$UptBac_{XNut}$	Bacteria uptake of dissolved inorganic nutrient XNut, XNut = NH_4, PO_4	mmolX m^{-3} d^{-1}
$UptBac^{max}_{XNut}$	Bacteria maximal uptake of dissolved inorganic nutrient XNut, XNut = NH_4, PO_4	mmolX m^{-3} d^{-1}
$GrowthBac$	Net bacterial production	mmolC m^{-3} d^{-1}
$GrowthBac^{*}$	Potential net bacterial production	mmolC m^{-3} d^{-1}
$(X/C)_{FoodBac}$	Bacteria food X/C quota, where X = C, N, P	molX $molC^{-1}$

$(X/C)_{DOM}$	Dissolved organic matter X/C quota, where X = C, N, P	molX $molC^{-1}$
$FoodBac_X$	Bacteria food flux in X, X = C, N, P	mmolX m^{-3} d^{-1}
$ExcBac_{XNut}$	Bacteria excretion of dissolved inorganic nutrient XNut, XNut = NH_4, PO_4	mmolX m^{-3} d^{-1}
RespBac	Bacteria respiration rate	mmolC m^{-3} d^{-1}
$MortBac_X$	Bacteria mortality rate in X, X = C, N, P	mmolX m^{-3} d^{-1}
Nitrif	Nitrification flux	mmolN m^{-3} d^{-1}
Rem_{XDet_Y}	Remineralisation of XDetY, X = C, N, P, Si, Chl and Y= L (light), H (heavy)	mmolX m^{-3} d^{-1}
f^T	Temperature function for phytoplankton growth, zooplankton grazing, bacterial growth, remineralization and nitrification processes	-
PAR(z)	Photosynthetically active radiation at the depth z	J m^{-2} d^{-1}
PAR_{surf}	Photosynthetically active radiation at the surface: PARsurf = PAR(z=0)	J m^{-2} d^{-1}

Table A.2. Equations of the biogeochemical rates of change of the state variables

---

Phytoplankton (Phy_i, i=1,2,3)

$$\frac{dCPhy_i}{dt} = GPP_i - RespPhy_i - Exu_{i,C} - MortPhy_{i,C} - \sum_{j=1}^{3} Graz_{j,CPhy_i} \quad [A.1]$$

$$\frac{dNPhy_i}{dt} = \sum_{j=1}^{2} UptPhy_{i,Nut_j} - Exu_{i,N} - MortPhy_{i,N} - \sum_{j=1}^{3} Graz_{j,NPhy_i} \quad [A.2]$$

X=P,Si

$$\frac{dXPhy_i}{dt} = UptPhy_{i,XO_4} - Exu_{i,X} - MortPhy_{i,X} - \sum_{j=1}^{3} Graz_{j,XPhy_i} \quad [A.3]$$

$$\frac{dChlPhy_i}{dt} = SynthChl_i - MortPhy_{i,Chl} - \sum_{j=1}^{3} Graz_{j,ChlPhy_i} \quad [A.4]$$

Zooplankton (Zoo_i, i=1,2,3)

$$\frac{dCZoo_i}{dt} = GrowthZoo_{i,C} - \sum_{j=1}^{3} Graz_{j,CZoo_i} - RespZoo_i^{add} - \ldots \left(\delta_{i,1} + \delta_{i,2}\right) MortZoo_{i,C} - \delta_{i,3} PredZoo_{3,C} \quad [A.5]$$

Bacteria (Bac)

$$\frac{dCBac}{dt} = GrowthBac - MortBac_C - \sum_{j=1}^{3} Graz_{j,CBac} \quad [A.6]$$

Particulate organic matter – light detritus (Det_L)

X ∈ [C, N, P]

$$\frac{dXDet_L}{dt} = \sum_{i=1}^{3} MortPhy_{i,X} + \sum_{i=1}^{3} Eges_{i,X} + \sum_{i=1}^{2} fr_{Det_L}^{MortZoo_i} MortZoo_{i,X} + fr_{Det_L}^{MortZoo_3} PredZoo_{3,X} \ldots - Rem_{XDet_L} - \sum_{j=1}^{3} Graz_{j,XDet_L} \quad [A.7]$$

$$\frac{dSiDet_L}{dt} = MortPhy_{3,Si} + fr_{Det_L}^{Eges_{Si}} \cdot \sum_{i=2}^{3} Eges_{i,Si} - Rem_{SiDet_L} \quad [A.8]$$

$$\frac{dChlDet_L}{dt} = \sum_{i=1}^{3} MortPhy_{i,Chl} + \sum_{i=1}^{3} Eges_{i,Chl} - Rem_{ChlDet_L} \quad [A.9]$$

Particulate organic matter – heavy detritus (Det_H)

X ∈ [C, N, P],

$$\frac{dXDet_H}{dt} = \sum_{i=1}^{2} \left(1 - fr_{Det_L}^{MortZoo_i}\right) MortZoo_{i,X} + \left(1 - fr_{Det_1}^{MortZoo_3}\right) \Pr edZoo_{3,X} - Rem_{XDet_H} - \sum_{i=1}^{3} Graz_{i,XDet_H}$$

[A.10]

$$\frac{dSiDet_H}{dt} = \left(1 - fr_{Det_L}^{Eges_{Si}}\right) \cdot \sum_{i=2}^{3} Eges_{i,Si} - Rem_{SiDet_H}$$

[A.11]

Dissolved organic matter (DOM)

X ∈ [C, N, P],

$$\frac{dDOX}{dt} = \sum_{i=1}^{3} Exu_{i,X} + \sum_{i=1}^{3} MessyFeed_{i,X} + MortBac_X + Rem_{XDet_L} + Rem_{XDet_H} - UptBac_{DOX}$$

[A.12]

Dissolved inorganic nutrients

$$\frac{dNO_3}{dt} = Nitrif - \sum_{i=1}^{3} UptPhy_{i,NO_3}$$

[A.13]

$$\frac{dNH_4}{dt} = \sum_{i=1}^{3} ExcZoo_{i,NH_4} + ExcBac_{NH_4} - Nitrif - \sum_{i=1}^{3} UptPhy_{i,NH_4} - UptBac_{NH_4}$$

[A.14]

$$\frac{dPO_4}{dt} = \sum_{i=1}^{3} ExcZoo_{i,PO_s} + ExcBac_{PO_s} - \sum_{i=1}^{3} UptPhy_{i,PO_s} - UptBac_{PO_4}$$

[A.15]

$$\frac{dSiO_4}{dt} = Exu_{3,Si} + Rem_{SiDet_L} + Rem_{SiDet_H} - UptPhy_{3,SiO_4}$$

[A.16]

Table A.3. Biogeochemical fluxes:

1. Phytoplankton:	
Gross primary production and growth rates	$$GPP_i = \frac{a_{Chl,\,Phy_i}\ \varphi_{max,\,Phy_i}\ PAR(z)\ f_{Phy}^{T}\ ChlPhy_i}{1+\tau_{Phy_i}\cdot\sigma_{Phy_i}\cdot PAR(z)+\tau_{Phy_i}\cdot\frac{k_d}{k_r}\cdot\left(\sigma_{Phy_i}\cdot PAR(z)\right)^2}$$ [A.17]
	$$\mu_{Phy_i}^{NR} = \frac{1}{CPhy_i}\cdot GPP_i$$ [A.18]
	$$\mu_{Phy_i} = gml_i\cdot\mu_{Phy_i}^{NR}$$ [A.19]
	with $\begin{cases} gml_i = 0 & \text{if} \quad (X_{lim}/C)_{Phy_i} < (X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min} \text{ or} \\ gml_i = f_{Phy_i,X_{lim}}^{Q} & \text{if} \quad (X_{lim}/C)_{Phy_i} \in \left[(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min},(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max}\right] \text{or} \\ gml_i = 1 & \text{if} \quad (X_{lim}/C)_{Phy_i} > (X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max} \end{cases}$ [A.20]
	where Xlim such as $\frac{(X_{lim}/C)_{Phy_i}}{(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max}} = \min\left(\frac{(X_{lim}/C)_{Phy_i}}{(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{max}}\right) \quad \text{with} \quad X\in[N,P,Si]$
	and $\begin{cases} f_{Phy_1,X_{lim}}^{Q} = 1-\frac{(X_{lim}/C)_{Phy_1}^{min}}{(X_{lim}/C)_{Phy_1}} \\ f_{Phy_i,X_{lim}}^{Q} = \frac{(X_{lim}/C)_{Phy_i}-(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min}}{(X_{lim}/C)_{Phy_i}-(X_{lim}/C)_{Phy_i}^{min}+\beta_{Phy_i,X}} \quad i=2,3 \quad \text{and} \quad X_{lim}\in[N,P] \\ f_{Phy_3,X_{lim}}^{Q} = \frac{(Si/C)_{Phy_3}-(Si/C)_{Phy_3}^{min}}{(Si/C)_{Phy_3}-(Si/C)_{Phy_3}^{min}+\beta_{Phy_3,Si}}\cdot\frac{\left((N/C)_{Phy_3}\right)^{\alpha}}{\left((N/C)_{Phy_3}\right)^{\alpha}+(k_{Si})^{\alpha}} \end{cases}$ [A.21]
Nutrient uptake	$$UptPhy_{i,NO_3} = V_{Phy_i,N}^{max}\cdot\frac{NO_3}{NO_3+k_{Phy_i,NO_3}}\cdot\left(1-(\delta_{i,1}+\delta_{i,2})\,Inhib.\frac{NH_4}{NH_4+k_{inhib}}\right)CPhy_i$$ [A.22]
	$$UptPhy_{i,NH_4} = V_{Phy_i,N}^{max}\cdot\frac{NH_4}{NH_4+k_{Phy_i,NH_4}}\cdot CPhy_i$$ [A.23]
	$$UptPhy_{i,XO_4} = V_{Phy_i,X}^{max}\cdot\frac{XO_4}{XO_s+k_{Phy_i,XO_4}}\cdot CPhy_i, \quad X\in[P,Si]$$ [A.24]
	with $V_{Phy_i,X}^{max} = \mu_{Phy_i}^{NR}\cdot(X/C)_{Phy_i}^{max},\ X\in[N,P,Si]$ [A.25]

Exudation of dissolved organic carbon	$\mathrm{Exu}_{\mathrm{i,C}} = \left(1-\mathrm{gml}_{\mathrm{i}}\right)\cdot \mathrm{GPP}_{\mathrm{i}}$	[A.26]
Exudation of dissolved organic X ($\mathrm{X}\in[\mathrm{N,P}]$) or SiO_4 resulting from nutrient uptake	$\mathrm{Exu}_{\mathrm{i,N}} = \sum_{\mathrm{j=1}}^{2}\left(1-f^{Q}_{Upt\,Phy_i,X}\right)\cdot \mathrm{UptPhy}_{\mathrm{i,Nut_j}}$	[A.27]
	$\mathrm{Exu}_{\mathrm{i,X}} = \left(1-\mathrm{f}^{\mathrm{Q}}_{\mathrm{upt\,X,Phyi}}\right)\cdot \mathrm{UptPhy}_{\mathrm{i,Nut_j}}, \quad j=3,4 \qquad X\in[P,Si]$	[A.28]
	where $f^{Q}_{Upt\,Phy_i,X} = \left(\frac{(X/C)^{\max}_{Phy_i} - (X/C)_{Phy_i}}{(X/C)^{\max}_{Phy_i} - (X/C)^{\min}_{Phy_i}}\right)^2 \quad ,X\in[N,P,Si]$	[A.29]
Respiration	$\mathrm{RespPhy}_{\mathrm{i}} = \mathrm{k}_{\mathrm{resp,\,Phy_i}}\cdot \mathrm{gml}_{\mathrm{i}}\cdot \mathrm{GPP}_{\mathrm{i}} + \sum_{j} \mathrm{r}_{\mathrm{Phy_i,Nut_j}}\,\mathrm{UptPhy}_{\mathrm{i,Nut_j}}$	[A.30]
Chlorophyll synthesis	$\mathrm{SynthChl}_{\mathrm{i}} = \rho_{\mathrm{Phy_i},Chl}\cdot \sum_{j=1}^{2}\ \mathrm{UptPhy}_{\mathrm{i},Nut_j}$	[A.31]
	$\rho_{\mathrm{Phy_i,Chl}} = \frac{(\mathrm{Chl/N})^{\max}_{\mathrm{Phy_i}}\cdot \mu_{\mathrm{Phy_i}}}{a_{\mathrm{Chl,\,Phy_i}}\cdot \varphi_{\max,\,Phy_i}\cdot PAR(\mathrm{z})\cdot(\mathrm{Chl/C})_{\mathrm{Phy_i}}}\cdot\frac{1-\frac{(\mathrm{Chl/N})_{\mathrm{Phy_i}}}{(\mathrm{Chl/N})^{\max}_{\mathrm{Phy_i}}}}{1.05-\frac{(\mathrm{Chl/N})_{\mathrm{Phy_i}}}{(\mathrm{Chl/N})^{\max}_{\mathrm{Phy_i}}}}$	[A.32]
Mortality	$\mathrm{MortPhy}_{\mathrm{i,X}} = \tau_{\mathrm{mort,\,Phy_i}}\cdot \mathrm{f}^{\mathrm{T}}_{\mathrm{Phy_i}}\cdot \mathrm{XPhy}_{i}, \quad X\in[C,N,P,Si,Chl]$	[A.33]
<u>2. Zooplankton</u>		
Grazing	$\mathrm{Graz}_{\mathrm{i,XPrey}} = \frac{\mathrm{f}^{\mathrm{T}}_{\mathrm{Zoo}}\cdot \mathrm{g}_{\mathrm{Zoo_i}}\cdot \mathrm{pref}_{\mathrm{i,Prey}}\cdot(\mathrm{CPrey})^2\cdot(\mathrm{X/C})_{\mathrm{Prey}}\cdot \mathrm{CZoo}_{\mathrm{i}}}{\mathrm{k}_{\mathrm{g,Zoo_i}}\cdot\left(\sum_{\mathrm{Prey}}\mathrm{pref}_{\mathrm{i,Prey}}\cdot\mathrm{CPrey}\right)+\sum_{\mathrm{Prey}}\mathrm{pref}_{\mathrm{i,Prey}}\cdot(\mathrm{CPrey})^2}, \quad X\in[C,N,P,Si,Chl]$	[A.34]
Messy feeding	$\mathrm{MessyFeed}_{\mathrm{i,X}} = \psi_{Zoo_i}\sum_{\mathrm{Prey}}\mathrm{Graz}_{\mathrm{i,XPrey}}, \quad X\in[C,N,P]$	[A.35]
Egestion	$\mathrm{Eges}_{\mathrm{i,X}} = \left(1-\beta_{\mathrm{Zoo_i}}\right)\cdot\left(1-\psi_{Zoo_i}\right)\sum_{\mathrm{Prey}}\mathrm{Graz}_{\mathrm{i,XPrey}}, \quad X\in[C,N,P]$	[A.36]
	and $\mathrm{Eges}_{\mathrm{i,Y}} = \sum_{\mathrm{Prey}}\mathrm{Graz}_{\mathrm{i,YPrey}}, \quad Y\in[Si,Chl]$	[A.37]
Zooplankton growth	$\mathrm{GrowthZoo}_{\mathrm{i,C}} = \mathrm{k}_{\mathrm{c,Zoo_i}}\cdot\left(Graz_{i,C\,\mathrm{Prey}} - Eges_{i,C} - MessyFeed_{i,C}\right)$	[A.38]
Basal respiration	$\mathrm{RespZoo}_{\mathrm{i}} = \left(1-k_{c,Zoo_i}\right)\cdot\left(Graz_{i,C\,\mathrm{Prey}} - Eges_{i,C} - MessyFeed_{i,C}\right)$	[A.39]
Dissolved inorganic matter excretion and additional respiration	$\mathrm{FoodZoo}_{\mathrm{i,C}} = GrowthZoo_{i,C}$	[A.40]
	$\mathrm{FoodZoo}_{\mathrm{i,X}} = \left(\mathrm{Graz}_{\mathrm{i,XPrey}} - \mathrm{Eges}_{\mathrm{i,X}} - \mathrm{MessyFeed}_{\mathrm{i,X}}\right) \qquad \mathrm{X}\in[\mathrm{N,P}]$	[A.41]

	$$(X/C)_{FoodZoo_i} = \frac{FoodZoo_{i,X}}{FoodZoo_{i,C}}, \quad X \in [N,P]$$ • If the most limiting element is carbon, that is $(N/C)_{FoodZoo_i} > (N/C)_{Zoo_i}$ and $(P/C)_{FoodZoo_i} > (P/C)_{Zoo_i}$: $$ExcZoo_{i,XNut} = FoodZoo_{i,X} - (X/C)_{Zoo_i} \cdot FoodZoo_{i,C} \ , \quad X \in [N,P] \text{ and } XNut \in [NH_4, PO_4] \qquad [A.42]$$ • If the food is carbon-enriched and the most limiting element is X_1= [N or P] found by the following conditions $\min_{X \in [N,P]} \left(\frac{(X/C)_{FoodZoo_i}}{(X/C)_{Zoo_i}} \right)$ and $\left(\frac{(X_1/X_2)_{FoodZoo_i}}{(X_1/X_2)_{Zoo_i}} \right) < 1$ (X_2= [N or P] being in excess relative to X_1) then: $$\begin{cases} ExcZoo_{i,X_2Nut} = FoodZoo_{i,X_2} - \frac{(X_2/C)_{Zoo_i}}{(X_1/C)_{Zoo_i}} \cdot FoodZoo_{i,X_1} \\ RespZoo_i^{add} = FoodZoo_{i,C} - \frac{1}{(X_1/C)_{Zoo_i}} \cdot FoodZoo_{i,X_1} \end{cases} \qquad [A.43]$$
Mortality and predation by higher trophic level	For $i \in [1,2]$ $\begin{cases} MortZoo_{i,C} = \tau_{mort,Zoo_i} \cdot f_{Zoo}^{T} \cdot CZoo_i \\ MortZoo_{i,X} = (X/C)_{Zoo_i} \cdot MortZoo_{i,C} \end{cases}$ [A.44] For Zoo_3 $\begin{cases} PredZoo_{3,C} = \tau_{pred} \cdot f_{Zoo}^{T} \cdot (CZoo_3)^2 \\ PredZoo_{3,X} = (X/C)_{Zoo_3} \cdot Pred Zoo_{3,C} \end{cases}$ [A.45]
<u>3. Bacteria</u>	
Uptake of dissolved organic matter	$$UptBac_{DOX} = \mu_{Bac} \cdot \left(\frac{DOC}{DOC + k_{DOC}} \right) \cdot (X/C)_{DOM} \cdot CBac \qquad [A.46]$$
Uptake and release of nutrients, and net bacterial growth	$$GrowthBac^{*} = \omega_{Bac} \cdot UptBac_{DOC} \qquad [A.47]$$ $$(X/C)_{FoodBac} = \frac{1}{\omega_{Bac}} (X/C)_{DOM} \qquad X \in [N,P]$$ $$UptBac_{XNut}^{max} = \mu_{Bac} \cdot (X/C)_{Bac} \cdot \frac{XNut}{XNut + k_{XNut,Bac}} \cdot CBac, \quad X \in [N,P] \qquad [A.48]$$ • If the most limiting element is carbon, *i.e.* $(N/C)_{FoodBac} > (N/C)_{Bac}$ and $(P/C)_{FoodBac} > (P/C)_{Bac}$:

$$\begin{cases} \mathrm{UptBac}_{\mathrm{XNut}} = 0 \quad \text{with} \quad \mathrm{X} \in [\mathrm{N},\mathrm{P}] \\ \mathrm{ExcBac}_{\mathrm{XNut}} = \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX}} - \mathit{Growth}\mathrm{Bac}^{*} \cdot (\mathrm{X}/\mathrm{C})_{\mathrm{Bac}} \quad \text{with} \quad \mathrm{X} \in [\mathrm{N},\mathrm{P}] \\ \mathrm{G}\mathit{rowthBac} = \mathit{GrowthBac}^{*} \end{cases} \quad [A.49]$$

- If the food has a deficit in element X_1 with X_1=P or N, and the element X_2 with $X_2 \neq X_1$=N or P is in excess relative to carbon. That is, $(X_1/C)_{\mathrm{FoodBac}} \leq (X_1/C)_{\mathrm{Bac}}$ and $(X_2/C)_{\mathrm{FoodBac}} > (X_2/C)_{\mathrm{Bac}}$

$$\begin{cases} \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}} = \min\left[\mathrm{UptBac}^{\max}_{\mathrm{X_1Nut}}, \mathrm{GrowthBac}^{*} \cdot (\mathrm{X_1}/\mathrm{C})_{\mathrm{Bac}} - \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_1}}\right] \\ \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_2}} = 0 \\ \mathrm{ExcBac}_{\mathrm{X_1Nut}} = 0 \\ \mathrm{ExcBac}_{\mathrm{X_2Nut}} = \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_2}} - \mathrm{G}\mathit{rowthBac}^{*} \cdot (\mathrm{X_2}/\mathrm{C})_{\mathrm{Bac}} \\ \mathrm{G}\mathit{rowthBac} = \dfrac{\mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_1}} + \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}}}{(\mathrm{X_1}/\mathrm{C})_{\mathrm{Bac}}} \end{cases} \quad [A.50]$$

- If the food has both deficit in nitrogen and phosphorus and X_1 is the most limiting element with X_1=P or N, that is $(X_1/C)_{\mathrm{FoodBac}} \leq (X_2/C)_{\mathrm{Bac}}$ and $(X_2/C)_{\mathrm{FoodBac}} \leq (X_2/C)_{\mathrm{Bac}}$ with $(X_2/X_1)_{\mathrm{FoodBac}} \leq (X_2/X_1)_{\mathrm{Bac}}$.

$$\mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}}{}^{*} = \min\left[\mathrm{UptBac}^{\max}_{\mathrm{X_1Nut}}, \mathrm{GrowthBac} \cdot (\mathrm{X_1}/\mathrm{C})_{\mathrm{Bac}} - \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_1}}\right]$$

If $\mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_2}} \leq (\mathit{UptBac}_{\mathit{DOX_1}} + \mathit{UptBac}_{\mathit{X_1Nut}}) \cdot (X_2/X_1)_{\mathit{Bac}}$

$$\begin{cases} \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_2Nut}} = \min\left[\mathrm{UptBac}^{\max}_{\mathrm{X_2Nut}}, \left(\mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_1}} + \mathit{UptBac}_{\mathit{X_1Nut}}{}^{*}\right) \cdot (\mathrm{X_2}/\mathrm{X_1})_{\mathrm{Bac}} - \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_2}}\right] \\ \mathrm{ExcBac}_{\mathrm{X_2Nut}} = 0 \\ \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}} = \min\left[\mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}}{}^{*}, \left(\mathrm{UptBac}^{\max}_{\mathrm{X_2Nut}} + \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_2}}\right) \cdot (\mathrm{X_1}/\mathrm{X_2})_{\mathrm{Bac}} - \mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_1}}\right] \\ \mathrm{ExcBac}_{\mathrm{X_1Nut}} = 0 \\ \mathrm{GrowthBac} = \dfrac{\mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_1}} + \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}}}{(\mathrm{X_1}/\mathrm{C})_{\mathrm{Bac}}} \end{cases} \quad [A.51]$$

else

	$$\begin{cases} \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_2Nut}} = 0 \\ \mathrm{ExcBac}_{\mathrm{X_2Nut}} = UptBac_{DOX_2} - \left(UptBac_{DOX_1} + UptBac_{X_1Nut}\right) \cdot \left(X_2 / X_1\right) \\ \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}} = UptBac_{X_1Nut}{}^{*} \\ \mathrm{ExcBac}_{\mathrm{X_1Nut}} = 0 \\ \mathrm{GrowthBac} = \dfrac{\mathrm{UptBac}_{\mathrm{DOX_1}} + \mathrm{UptBac}_{\mathrm{X_1Nut}}}{\left(\mathrm{X_1/C}\right)_{\mathrm{Bac}}} \end{cases}$$ [A.52]
Respiration	$$\mathrm{RespBac} = \mathrm{G}rowthBac \cdot \left(\frac{1}{\omega_{\mathrm{Bac}}} - 1\right)$$ [A.53]
Mortality 4. Other process	$$\mathrm{MortBac_X} = \tau_{\mathrm{mort,\,Bac}} \cdot \mathrm{f}_{\mathrm{Bac}}^{\mathrm{T}} \cdot \left(\mathrm{X/C}\right)_{\mathrm{Bac}} \cdot \mathrm{CBac}, \quad X \in [C, N, P]$$ [A.54]
Remineralisation	$$\mathrm{Rem}_{\mathrm{XDet_{L,H}}} = \tau_{\mathrm{rem,\,XDet}} \cdot \mathrm{XDet}_{\mathrm{L,H}}$$ [A.55]
Nitrification	$$\mathrm{Nitrif} = \tau_{\mathrm{nitrif}} \cdot \mathrm{NH_4} \cdot \mathrm{f}_{\mathrm{Nitrif}}^{\mathrm{T}} \cdot \left(1 - \frac{\mathrm{PAR(z)}}{\mathrm{PAR_{surf}}}\right)$$ [A.56]
Temperature function for phytoplankton, zooplankton and bacterial growth, and nitrification	$\mathrm{f}^{\mathrm{T}}\left(\mathrm{T}\right) = \mathrm{Q}^{10\left(\frac{\mathrm{T}-\mathrm{T}^{REF}}{10}\right)}$, Q^{10} and $\mathrm{T}^{\mathrm{REF}}$ empirical constants [A.57]

$\delta_{i,j}$ is the Kronecker symbol, equals to 1 if i=j, to 0 else

Table A.4: List of parameters of the biogeochemical model and references

Symbol	Description	Unit	Value			Reference
Phytoplankton			**Phy_1**	**Phy_2**	**Phy_3**	
$\varphi_{max,\,Phy_i}$	Maximum quantum yield	mmolC J^{-1}	2.2e-4	2.47e-4	3.45e-4	1,2,C
$a_{Chl,\,Phy_i}$	Chl-specific absorption coeff.	m^2 $mgChl^{-1}$	0.032	0.016	0.013	2,C
τ_{Phy_i}	Renewal time of photosystems	d	2.3e-8	3.5.e-8	4.7e-8	3,C
σ_{Phy_i}	Cross-section of photosystems	m^2 J^{-1}	18	12	9	4,5,C
k_d	Dimensionless photoinhibition rate	-	2.6e-8	2.6e-8	2.6e-8	6
k_{rep}	Rate of repair of photoinhibition damaged PSII	d	2.3e-9	2.3e-9	2.3e-9	6
$(N/C)_{min,\,Phy_i}$	Minimal internal N/C quota	molN $molC^{-1}$	0.05	0.05	0.05	7,8,9
$(N/C)_{max,\,Phy_i}$	Maximal internal N/C quota	molN $molC^{-1}$	0.2	0.2	0.2	7,8,9
$(P/C)_{min,\,Phy_i}$	Minimal internal P/C quota	molP $molC^{-1}$	0.004	0.002	0.002	8,10,11
$(P/C)_{max,\,Phy_i}$	Maximal internal P/C quota	molP $molC^{-1}$	0.019	0.019	0.019	8,10,11
$(Si/C)_{min,\,Phy_i}$	Minimal internal Si/C quota	molSi $molC^{-1}$	-	-	0.05	9,11
$(Si/C)_{max,\,Phy_i}$	Maximal internal Si/C quota	molSi $molC^{-1}$	-	-	0.19	9,11
$(Chl/N)_{max,\,Phy_i}$	Maximal internal Chl/N quota	molChl $molN^{-1}$	2.3	2.3	2.3	12,13,C
Q_{Phy}^{10}	Temperature coefficient	-	2.0	2.0	2.0	14
T_{Phy}^{REF}	Reference temperature	°C	14	14	14	15, C
$k_{resp,\,Phy_i}$	Respiration cost for growth	-	0.3	0.25	0.2	13,14,16, C
$\beta_{Phy_i,N}$	Nitrogen parameter for growth rate limitation	molN $molC^{-1}$	-	0.0072	0.002	C
$\beta_{Phy_i,P}$	Phosphorus parameter for growth rate limitation	molP $molC^{-1}$	-	0.0002	0.0005	C
$\beta_{Phy_i,Si}$	Silica parameter for growth rate limitation	molSi $molC^{-1}$	-	-	0.004	C
k_{Si}	Nitrogen parameter for growth rate limitation by silica	molN $molC^{-1}$	-	-	0.1	C
k_{Phy_i,NO_3}	Half saturation constant for NO_3	mmolN m^{-3}	0.5	0.7	1	11,15,17,18, C
k_{Phy_i,NH_4}	Half saturation constant for NH_4	mmolN m^{-3}	0.1	0.3	0.7	15,17,18, C
k_{inhib}	Inhibition coefficient by NH_4	mmolN m^{-3}	0.578	0.578	-	17
Inhib	Inhibition parameter by NH_4	-	0.82	0.82	-	17
k_{Phy_i,PO_4}	Half saturation constant for PO_4	mmolP m^{-3}	0.005	0.015	0.05	11,18,19, C
k_{Phy_i,SiO_4}	Half saturation constant for SiO_4	mmolSi m^{-3}	-	-	1.2	11,C
r_{Phy_i,NO_3}	Respiration cost for NO_3 uptake	molC $molN^{-1}$	0.397	0.397	0.397	16
r_{Phy_i,NH_4}	Respiration cost for NH_4 uptake	molC $molN^{-1}$	0.198	0.198	0.198	16
r_{Phy_i,PO_4}	Respiration cost for PO_4 uptake	molC $molP^{-1}$	0.155	0.155	0.155	16
r_{Phy_i,SiO_4}	Respiration cost for SiO_4 uptake	molC $molSi^{-1}$	-	-	0.14	16
$\tau_{mort,\,Phy_i}$	Natural mortality rate	d^{-1}	0.16	0.13	0.1	7,20,C

w_{s,Phy_i}	Sinking rate	m d^{-1}	-	-	0.7	7,15,C

Zooplankton			**Zoo_1**	**Zoo_2**	**Zoo_3**	
g_{Zoo_i}	Maximum grazing rate	d^{-1}	3.89	2.59	1.30	7,21,22, C
k_{g,Zoo_i}	Half saturation constant	mmolC m^{-3}	5	8.5	20	23,C
Ψ_{Zoo_i}	Messy feeding fraction	-	0.23	0.23	0.23	7,24
β_{Zoo_i}	Assimilation efficiency	-	0.6	0.6	0.6	7,24
k_{c,Zoo_i}	Net growth efficiency	-	0.8	0.8	0.8	7,24
$(N/C)_{Zoo_i}$	Internal N/C quota	molN $molC^{-1}$	0.18	0.18	0.18	7,10,25
$(P/C)_{Zoo_i}$	Internal P/C quota	molP $molC^{-1}$	0.013	0.013	0.013	10,25,C
τ_{mort,Zoo_i}	Natural mortality rate	d^{-1}	0.112	0.086	-	20,C
τ_{pred}	Predation mortality rate	$m^3(mmolC\ d)^{-1}$	-	-	0.061	20,C
$fr_{Det_L}^{Eges_{Si}}$	Ratio light/heavy Si detritus in residu of egestion		-	0.8	0.8	C
$fr_{Det_L}^{MortZoo_i}$	Ratio light/heavy detritus in zooplankton loss term	-	1	1	1	C
Q_{Zoo}^{10}	Temperature coefficient	-	2.0	2.0	2.0	7
T_{Zoo}^{REF}	Reference temperature	°C	18	18	18	C
$pref_{i,Prey}$	Preference of Zooplankton i for Prey	-				

Zooi/Prey	Bacteria	Phy_1	Phy_2	Phy_3	Zoo_1	Zoo_2	Det_L
Zoo_1	0.35	0.65	0	0	0	0	0
Zoo_2	0.08	0.06	0.3	0.15	0.25	0.12	0.05
Zoo_3	0	0	0	0.5	0	0.45	0.05

Bacteria

μ_{Bac}	Maximum DOC uptake	d^{-1}	3.67	15,24,C
k_{DOC}	Half-saturation for DOC uptake	mmolC m^{-3}	25	24
ω_{Bac}	Bacteria gross growth efficiency	-	0.3	24,C
$(N/C)_{Bac}$	Bacteria internal N/C quota	molN $molC^{-1}$	0.232	10
$(P/C)_{Bac}$	Bacteria internal P/C quota	molP $molC^{-1}$	0.022	10,28
$k_{NH_4,Bac}$	Half-saturation for NH_4 uptake	mmolN m^{-3}	0.2	24,C
$k_{PO_4,Bac}$	Half-saturation for PO_4 uptake	mmolP m^{-3}	0.007	25,C
$\tau_{mort,Bac}$	Bacteria natural mortality rate	d^{-1}	0.60	20
Q_{Bac}^{10}	Temperature coefficient	-	2.95	10
T_{Bac}^{REF}	Reference temperature	°C	20	C

Non-living matter

$\tau_{rem,CDet}$	Detritus remineralisation rate, C	d^{-1}	0.04	24,C
$\tau_{rem,NDet}$	Detritus remineralisation rate, N	d^{-1}	0.05	24,C
$\tau_{rem,PDet}$	Detritus remineralisation rate, P	d^{-1}	0.06	28,C
$\tau_{rem,ChlDet}$	Detritus remineralisation rate, Chl	d^{-1}	0.1	C
$\tau_{rem,SiDet}$	Detritus remineralisation rate, Si	d^{-1}	0.005	20

w_{s,Det_L}	Light detritus sinking rate	m d^{-1}	0.7	15,C
w_{s,Det_H}	Heavy detritus sinking rate	m d^{-1}	90	15,C
Q_{rem}^{10}	Temperature coefficient for remineralization	-	2.95	10
T_{rem}^{REF}	Reference temperature for remineralization	°C	20	c
τ_{nitrif}	Nitrification rate	d^{-1}	0.05	15,C
Q_{nitrif}^{10}	Temperature coefficient for nitrification	-	2.37	10
T_{nitrif}^{REF}	Reference temperature for nitrification	°C	10	C

C: carbon ; N: nitrogen ; P: phosphorus ; Si: silicate ; NO3 : nitrate ; NH4 : ammonium ; PO4 : phosphate ; SiO4 : silica ; Phy1 : pico-phytoplankton ; Phy2: nano-phytoplankton ; Phy3: micro-zooplankton ; Zoo1 : nano-zooplankton ; Zoo2: micro-zooplankton ; Zoo3: meso-zooplankton ; DOC: Dissolved organic carbon ; (c) Calibration ; (1) (Babin et al., 1996) ; (2) (Claustre et al., 2005) ; (3) (Laney et al., 2005) ; (4) (Moore et al., 2003) ; (5) (Gorbunov et al., 1999) ; (6) (Oliver et al., 2003) ; (7) (Raick et al., 2005) ; (8) (Riegman et al., 2000) ; (9) (Geider et al., 1998) ; (10) (Vichi et al., 2007) ; (11) (Sarthou et al., 2005) ; (12) (van den Meersche et al., 2004) ; (13) (Sondergaard et Theil-Nielsen, 1997) ; (14) (Soetaert et al, 2001) ; (15) (Lacroix et Grégoire, 2002) ; (16) (Cannell et Thornley, 2000) ; (17) (Harrison et al., 1996) ; (18) (Tyrrell et Taylor, 1996) ; (19) (Timmermans et al., 2005) ; (20) (Fasham et al., 2006) ; (21) (Christaki et al., 2002) ; (22) (Nejstgaard et al., 1997) ; (23) (Hansen et al., 1997); (24) (Anderson et Pondaven, 2003); (25) (Goldman et al., 1987) ; (26) (Liu et Dagg, 2003) ; (27) (Thingstad et al., 1993) ; (28) (Thingstad, 2005)