

**Université Pierre et Marie Curie, Université Paris-Sud,  
Ecole des Mines de Paris  
& Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts**

---

**DEA Hydrologie, Hydrogéologie, Géostatistique et Géochimie  
Filière Hydrologie et Hydrogéologie Quantitatives**

**Impact du lamellibranche invasif Dreissena spp.  
dans le bassin de la Seine : modélisation écologique  
Jean-Philippe Debruyne**

**UMR Sisyphe**

**27 Septembre 2002**



<b>I</b>	<b>INTRODUCTION</b>	<b>3</b>
<b>II</b>	<b>ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE</b>	<b>5</b>
II.1	Systématique	5
II.2	Distribution géographique	5
II.3	Caractéristiques biologiques et écologiques	6
II.4	Impacts écologiques et économiques	7
II.5	Paramètres physiologiques et dynamiques de la dreissène : étude bibliographique	7
<b>III</b>	<b>MATERIEL ET METHODES</b>	<b>9</b>
III.1	Méthode d'estimation des populations d'adultes	9
III.1.1.	Une méthode indirecte : A partir des flux larvaires	9
III.1.2.	Une méthode « directe » : les dragages.	10
III.2	Estimation des paramètres dynamique des population de dreissène	11
III.2.1.	Les stades larvaires planctoniques	11
III.2.2.	Les stades benthiques (larvaires terminal et adultes)	12
III.3	Simulation du taux de fixation des pédivéligères	13
<b>IV</b>	<b>RESULTATS ET DISCUSSION</b>	<b>15</b>
IV.1	Comparaison des techniques d'estimation des populations benthiques	15
IV.1.1.	Analyse des flux larvaires	15
IV.1.2.	Estimation des populations benthiques.	1
IV.1.3.	Estimations théoriques des populations d'adultes	20
IV.2	Dynamique de recrutement des pédivéligères	23
IV.2.1.	Les flux de pédivéligères	23
IV.2.2.	Fixation sur les pièges	24
IV.2.3.	Calcul de la fixation des pédivéligères	28
IV.3	Biodiversité et relations biotiques au sein du macrobenthos	29
IV.3.1.	Relations interspécifiques	29
IV.3.2.	Indices de diversité et de similarité	31
<b>V</b>	<b>CONCLUSION</b>	<b>34</b>
<b>VI</b>	<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>36</b>

## I INTRODUCTION

Actuellement, la gestion des écosystèmes aquatiques est devenue un thème prioritaire tant pour les scientifiques que pour les usagers de l'eau. Toutefois une meilleure gestion du milieu naturel est indissociable d'une compréhension des différents mécanismes qui le définissent, afin de répondre au mieux aux problèmes posés. Cela explique les démarches pluridisciplinaires des programmes menés ces dernières années pour mettre en relation les notions de biodiversité et d'accès au milieu et aux ressources.

La dreissène (*Dreissena polymorpha*), appelée encore moule zébrée, s'est introduite il y a 150 ans en France et 20 ans aux Etats-Unis. Les traits biologiques particuliers (une valence écologique très large, des stades larvaires de dispersion, une croissance et une maturité rapide, une fécondité élevée, etc.) confèrent à cette espèce un caractère invasif. Des modifications dans les structures des systèmes aquatiques colonisés ont rapidement été enregistrées en raison de leur grand pouvoir filtrant (MACKIE 1991 ; MACISAAC et al. 1992). En outre, d'autres problèmes de nature écologiques mais aussi économiques et industriels se sont posés. En France, le nombre de laboratoires et de chercheurs s'intéressant à l'écologie des dreissenés sont encore très limités. On peut citer, outre l'UMR « Sisyphe » de l'Université de Paris VI, l'équipe de Démoécologie de l'Université de Metz, qui travaillent depuis près de 10 ans sur *Dreissena polymorpha*. Plusieurs autres laboratoires en revanche utilisent la dreissène comme modèle biologique pour des études d'écotoxicologie. Les problématiques scientifiques de l'UMR Sisyphe sont surtout orientées sur la cinétique des dreissenés et sur la modélisation de l'effet des moules sur l'eutrophisation des écosystèmes, ce qui implique un champ spatial d'investigation large, à l'échelle des grandes rivières. Nous avons, pour cette exploration spatiale de la colonisation des dreissenés, collaboré avec le laboratoire de l'Université de Metz, spécialisé sur les problèmes relatifs à la structure de l'habitat et des communautés benthiques.

Cette étude de la dreissène dans le bassin de la Seine, s'intègre dans le programme InvaBio (Ministère de l'Ecologie et du Développement durable) et dans le cadre du PIREN-Seine (CNRS). Ce travail est mené au sein de l'UMR Sisyphe dont un des principaux thèmes de recherche est le problème de l'eutrophisation lié aux apports importants en nutriments et aux déséquilibres qui en résultent. Dans les milieux eutrophes, le phytoplancton (producteur d'oxygène) peut devenir une charge en matière organique (consommatrice d'oxygène) mais aussi une source de nourriture. Sa dynamique est conditionnée par différents facteurs, entre autres la dreissène qui est considérée comme un puissant filtreur agissant sur la biomasse phytoplanctonique par sa consommation (GARNIER et al. 1992 ; GARNIER et al. 1995). La résolution des problèmes d'eutrophisation dans la Seine, nécessite une connaissance approfondie de la dynamique du phytoplancton en rivière et de son contrôle par les facteurs hydrologiques et météorologiques, nutritionnels mais également biologiques. Sur la base d'expériences en laboratoire et d'observations *in situ* un modèle de la dynamique du phytoplancton, le modèle RIVE, a été élaboré (GARNIER et al. 1995 ; GARNIER et al. 1998). Par ailleurs un modèle descriptif de la dynamique des macrophytes fixées a récemment été adjoint au modèle. Il permet de résoudre le problème de la prise en compte d'une phase fixe dans ce modèle initialement conçu pour simuler les communautés planctoniques. La prise en compte de la dynamique des dreissenés à l'échelle de l'écosystème s'inspirera de cette base conceptuelle pour la construction du module décrivant le cycle de vie de dreissenés et leurs impacts sur les différents compartiments du modèle RIVE.

Avec des effectifs larvaires atteignant 5 000 ind.l<sup>-1</sup> (AKOPIAN 1999), des calculs d'abord préliminaires ont conduit à considérer la dreissène comme un facteur essentiel de la biomasse algale (GARNIER *et al.* 1999). Grâce à une méthode de calcul proposée par TESTARD (1990) et les travaux de RAMCHARAN *et al.* (1992), il est possible, à partir d'une quantification des flux larvaires et une analyse des cohortes, d'estimer les densités d'adultes géniteurs fixés.

Sur la base des valeurs des taux de filtration individuels très élevés (REEDERS *et al.* 1989), il apparaît que les adultes pourraient contribuer à la décroissance rapide de la biomasse phytoplanctonique, et modifier la structure en taille, en éliminant essentiellement les microalgues (< 20 µm), (AKOPIAN *et al.* 2001). Les dreissènes pourraient même contribuer à la chute abrupte de la biomasse phytoplanctonique aux exutoires des grands sous-bassins et au déficit en oxygène. C'est ce que montrent les résultats des simulations quand les dreissènes sont considérées par une densité d'organismes dont la filtration est modulée par la température.

L'objectif est désormais de représenter le compartiment des dreissènes par leur dynamique. C'est pourquoi l'étude des flux larvaires, réalisée depuis 1995 sur 4 stations du bassin de la Seine est, dans le cadre de cette étude, enrichie par des investigations sur les phases fixées, à l'aide de pièges et des dragages permettant d'accéder à des paramètres tels que le taux de colonisation, de croissance et de mortalité.

Les déterminations des stocks serviront à valider le modèle. Jusqu'alors les stocks étaient déterminés par une méthode indirecte, basée sur le calcul des flux larvaires. Un autre objectif de ce mémoire a été de comparer cette méthode indirecte par une méthode directe par dragage.

Ce mémoire s'attachera à d'abord présenter l'espèce (chapitre II) ainsi que les méthodes expérimentales (chapitre III) avant de valider la méthode indirecte d'estimation des adultes à l'aide d'une méthode directe grâce aux dragages (Chapitre IV). En 2001, le suivi permanent des larves planctoniques durant la saison de reproduction a été maintenu et il a été complété par des campagnes simultanées de pose de pièges benthiques pour approfondir les connaissances de l'écophysiologie des larves et des adultes afin de déterminer les paramètres qui régissent la dynamique de la moule zébrée. Un modèle monodimensionnel « DYNAMO » a été élaboré pour simuler la fixation des larves sur ces pièges. On étudiera enfin les relations interspécifiques grâce aux nombreuses données recueillies dans les pièges en s'attachant à étudier de plus près les autres espèces invasives présentes dans les échantillons.

## II ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

### II.1 *Systématique*

Embranchement :	MOLLUSCA
Classe :	BIVALVIA
Ordre :	EULAMELLIBRANCHIATA
Sous-ordre :	HETERODONTA
Super-famille :	DREISSENACEA
Famille :	DREISSENIDEA
Genre :	<i>Dreissena</i>
Espèce :	<i>polymorpha</i>

### II.2 *Distribution géographique*

Dès l'Eocène, apparaît le genre *Mytilopsis* (Super-famille des Dreissenacea) qui envahit toute l'Europe de l'Ouest à la fin de l'Oligocène. Les autres membres de la super-famille se développent à la fin du Miocène. Avec la fermeture de Téthys, *Mytilopsis* est isolé en Amérique centrale et s'éteint en Europe avec d'autres genres sauf *Dreissena* qui se restreint à une aire renfermant la Mer Noire, la Mer Caspienne et la Mer d'Aral (NUTTALL 1990).

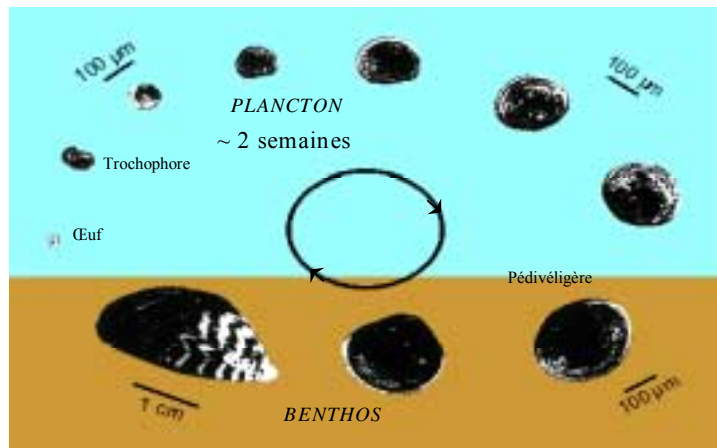
Dès le début du XIXème siècle, les dreissènes se répandent rapidement à travers l'Europe : le bivalve est observé pour la première fois à Londres en 1824 ; à Rotterdam en 1826 ; à Hambourg en 1830 et à Copenhague en 1840 (HAAS 1929 In D'ITRI 1997). Cette invasion d'origine involontaire, est associée au développement de l'industrie et à l'intensification du transport ; elle s'avère fortement corrélée à des aménagements hydrauliques et à des modifications de l'habitat (HEBERT et al. 1989). Les années 1950-60 sont marquées par une très forte baisse des populations de dreissènes en Europe occidentale liée à une eutrophisation des habitats (WALZ 1992). A partir de 1970, la population retrouve ses effectifs antérieurs. Le bivalve envahit la péninsule ibérique et même les lacs alpins comme le lac de Garde (Italie) en 1969-70 (ANNONI et al. 1978 In NALEPA et SCHLOESSER 1993) ou encore le lac Trichonis (Grèce), en 1980 (KOUSSOURIS et PUGH-THOMAS 1982).

Le premier recensement sur le continent américain date d'environ 1986, dans le lac Sainte-Claire (HEBERT et al. 1989). Les dreissènes sont apparues brutalement et se sont répandues en l'espace de quatre ans dans tout le réseau hydrographique de la partie orientale du continent. Dix ans plus tard, la moule zébrée a envahi l'ensemble des Grands Lacs ainsi que les rivières principales de dix-huit Etats américains et de deux provinces canadiennes (le Saint-Laurent, l'Hudson, le Mississippi, l'Ohio, l'Illinois, le Tennessee, la Susquehanna et l'Arkansas (LUDYANSKIY et al. 1993 ; HORVATH et al. 1996)). Les densités en dreissènes étaient de 20 000 ind. m<sup>-2</sup> dans le lac Sainte-Claire dès 1990 et représentaient près de 90 % de la faune benthique (NALEPA et SCHLOESSER 1993). La vidange des ballasts de navire contenant des larves véligères ou encore de jeunes adultes, dans un des grands lacs américains, serait la principale cause de son implantation (MCMAHON 1991).

Cet organisme invasif a été signalé pour la première fois en France en 1833 et dans la Seine en 1867 (BLANCHE 1867). Dernièrement, sa présence a été constatée dans tous les grands affluents de la Seine, surtout la Marne et l'Oise (TESTARD 1990 ; AKOPIAN 1999).

### II.3 Caractéristiques biologiques et écologiques

Figure 1 : Cycle biologique de *Dreissena polymorpha* modifié d'après NALEPA et



SCHLOESSER (1993)

Une des principales caractéristiques des dreissènes résulte de la nature atypique du cycle biologique de ce bivalve d'eau douce (Fig. 1). Son développement peut être divisé en deux phases bien distinctes :

1. Une phase larvaire planctonique qui permet une dispersion passive sur de longues distances. Cette phase, de courte durée (15 jours en moyenne mais pouvant aller jusqu'à 4 semaines en fonction de la température) (SPRUNG 1987 ; SPRUNG 1989) comporte plusieurs stades évolutifs depuis les trochophores (premier stade) aux véligères (80-180 µm). La dreissène est le seul bivalve d'eau douce en Europe à présenter de tels stades (SPRUNG 1990).
2. Une phase benthique (de 150 µm à 40 mm), séparée en deux stades :
  - a. Les pédivéligères sont caractéristiques d'une étape intermédiaire entre la phase planctonique et le stade adulte. A ce stade, les larves benthiques ont une mobilité réduite avec une taille de 150 µm à 1 mm (D'ITRI 1997).
  - b. Les adultes sont grégaires et coloniaux et forment des bancs dont la densité s'étend de quelques centaines à plusieurs centaines de milliers d'individus par m<sup>2</sup> (MACKIE 1991). A ce stade, la moule se fixe de préférence aux substrats durs (galets, béton, coques des bateaux, etc.).

Avec une extension rapide de ses effectifs, une haute capacité à se reproduire et une facilité d'intégration dans de nouveaux habitats colonisés, les dreissènes offrent toutes les caractéristiques propres à une espèce invasive. Leur succès écologique est principalement lié à leur physiologie particulière.

Ce bivalve benthique présente des facultés de développement formidables avec une **maturité sexuelle précoce**, atteinte à l'âge d'un ou deux ans (KACANOVA 1961 in SPRUNG 1990), une **fécondité élevée** de 500 000 ovules/femelle pouvant devenir exceptionnelle, jusqu'à plus d'un million d'ovules par femelle, (TESTARD 1990 ; BORCHERDING 1991) et une **durée de vie très longue** pour un invertébré de petite taille (de 2 à 5 ans (NALEPA et SCHLOESSER 1993)). Le nombre d'ovules est lié à la taille de la femelle (BORCHERDING et DE RUYTER VAN STEVENINCK 1992). La moule zébrée est également capable de produire plusieurs pontes, souvent deux : une en mai et une en août, mais elle peut en réaliser jusqu'à quatre (BORCHERING 1991). On observe par ailleurs une **simultanéité des pontes au sein d'une colonie** assurant une meilleure fécondation. Les dreissènes connaissent des phases de **pullulation massive** avec des flux larvaires atteignant  $10^{12}$  à  $10^{14}$  larves par jour (AKOPIAN et al. 2001) typiques de la phase initiale de colonisation, mais aussi récurrentes, à la suite de périodes de régression, dans des espaces colonisés depuis longtemps. Ces phases de pullulation ou de régression sont souvent imprévisibles.

Les dreissènes révèlent, en outre, une **tolérance pour une large gamme de conditions de milieu** (KINZELBACH 1992 et KARATAYEV 1995) comme une **tolérance au sel** jusqu'à des valeurs de 12 ‰ (STRAYER et SMITH 1993) ou encore une **capacité de résistance au jeûne** (des centaines de jours chez les adultes). Enfin, la présence d'une coquille et la formation de bancs massifs leur fournit une **protection vis à vis de leurs prédateurs**. Vecteurs de parasites tels que *Conchophthirus acuminatis* (Scuticociliatida : Conchophthiridae) (BURLAKOVA et al. 1998) et *Bucephalus polymorphus* ou encore *Phyllodistomium folium*, (trématodes), les dreissènes contribuent à **limiter le développement de leurs propres prédateurs** comme les oiseaux malacophages (Foulque macroule, *Fulicula atra* ou encore les Fuligules milouin et morillon, *Athya ferina* et *A. fuligula*) ainsi que des poissons

benthophages, des Cyprinidés essentiellement, tels que le gardon (*Rutilus rutilus*), la brème (*Abramis brama*) et le chevesne (*Leuciscus cephalus*) (TESTARD 1990).

Les dreissènes se dispersent au sein des réseaux hydrographiques : passivement par la voie planctonique (stades larvaires longe vifs) et par phorésie (bateaux) au stade fixé, indépendamment du sens d'écoulement des eaux. Leur stratégie invasive associe deux modes de dispersion : directionnelle (au long cours) et rayonnante (de proximité). Leur comportement entraîne une série d'interactions "en cascade" dans le réseau trophique. Tous les systèmes, naturels, artificiels et industriels liés à l'eau, sont exposés à des risques de déstabilisation (JENNER et al. 1998) résultant de tels aléas.

## **II.4 Impacts écologiques et économiques**

Considéré comme le "bivalve invasif de référence", l'impact de *Dreissena polymorpha* sur les écosystèmes a donné lieu à de nombreuses études (NALEPA et SCHLOESSER 1993 ; D'ITRI 1997 ; KARATAYEV et al. 1997). Espèces invasives, malgré le statut terminal d'organismes fixés, les dreissènes sont au centre de problèmes à la fois écologiques, économiques et industriels, auxquels s'ajoutent des impacts épidémiologiques (TESTARD 1992 ; BURLAKOVA et al. 1998).

Les problèmes écologiques liés à la présence de *Dreissena polymorpha* sont nombreux et son apparition a déjà considérablement bouleversé de nombreux écosystèmes.

Les effectifs larvaires peuvent atteindre 5 000 ind. l<sup>-1</sup> et les densités d'adultes avoisinent 2 000 ind. m<sup>-2</sup> dans certains secteurs de la Seine (TESTARD 1992) mais peuvent dépasser plusieurs centaines de milliers (RICCIARDI et MACISAAC 2000 In BACHMANN 2000).

Le premier impact négatif est souvent au dépend des bivalves indigènes par le biais de compétition interspécifique pour la nourriture ou pour le substrat ou par impact direct (fixation sur les coquilles d'*Unionidea* par exemple). C'est le cas dans le lac Erié qui a été un des premiers grands terrains d'étude concernant la moule zébrée sur le continent américain (MACKIE 1991). Associé à ces densités remarquables, le très fort taux de filtration des dreissènes, 100 ml.adulte<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> en moyenne (STOECKEL et al. 1997), pouvant atteindre 516 ml.adulte<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>, (KRYGER et RIISGARD 1988) conduit à une modification de la qualité de l'eau se manifestant en général par une augmentation de la transparence (MOLLOY 1998). Il en résulte une oligotrophisation du milieu causée par une baisse de la concentration du seston (ensemble des matières en suspension) et principalement de la biomasse phytoplanctonique (STANCZIKOWSKA et LEWANDOWSKI 1994).

Cette perturbation du réseau trophique entraîne un déficit en oxygène lié à une diminution de la photosynthèse (baisse de la production primaire phytoplanctonique). Ce déficit est dû à leur propre respiration ainsi que celle des bactéries. En retour, cette augmentation de la transparence peut favoriser le développement des macrophytes. De nouvelles conditions environnementales peuvent conduire aussi à une modification des communautés benthiques, et à la disparition des espèces autochtones particulièrement sensibles (BEETON 1997 ; KARATAYEV et al. 1997).

Du point de vue économique, plusieurs établissements industriels sont confrontés à des problèmes techniques causés par ces mollusques tant en Europe (JENNER et al. 1998) qu'aux Etats-Unis (MCMAHON 1991). La présence d'individus vivants ou de débris de coquilles peut être à l'origine du colmatage des divers circuits de prise d'eau (usines d'eau potable, systèmes de refroidissement des centrales nucléaires, etc.). Les moyens de lutte, encore limités (nettoyage sous haute-pression des conduits, autres traitements physiques, chimiques ou biologiques) représentent du point de vue économique un enjeu non négligeable. Aux Etats-Unis, on estime à 5 milliards de dollars chaque année les dommages causés par l'introduction des dreissènes (BACHMANN 2000). Cette invasion a été considérée comme une catastrophe nationale aux Etats-Unis, mobilisant en quelques années, à partir de 1989, des centaines de chercheurs, ingénieurs et techniciens rattachés à des dizaines d'Universités, de sociétés privées et d'administrations locales et fédérales. Au final, une intervention gouvernementale a eu lieu, sous la forme d'une législation spécifique applicable à la protection du territoire national contre les espèces invasives.

## **II.5 Paramètres physiologiques et dynamiques de la dreissène : étude bibliographique**

Pour pouvoir mieux appréhender le rôle de *D. polymorpha* et modéliser son l'impact sur l'écosystème de la Seine, nous avons réalisé une recherche bibliographique et sélectionné quelques équations décrivant les fonctions biologiques essentielles de cet organisme. Nous présentons ici les équations obtenues dans les conditions proches de notre milieu étudié (eau courante, gamme correspondante de température et des MES, concentrations en chlorophylle, etc.).

- **Le nombre d'ovules** par femelle (Nb) en fonction de la longueur de la coquille (L, en mm) peut s'exprimer (WALZ 1978) sous la forme :

$$Nb = 0,40 \times L^{4,39}$$

- **La filtration** est exprimée selon NOORDHUIS et al. (1992) par :

$$FR = \frac{15,43}{0,293 + 52,38 \times e^{0,367L}}$$

avec FR, la filtration (ml.moule<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>)  
L, la longueur de la coquille (mm)

La filtration n'est pas seulement dépendante de la taille de la moule mais varie fortement en fonction de la température et de la nourriture (NALEPA et SCHLOESSER 1993 ; NOORDHUIS et al. 1992). La température optimale est de 12,5°C pour un individu de 25 mm et au-delà de 20°C on observe une diminution sensible (TESTARD 1990).

- **La respiration** est influencée par la température et la quantité de nourriture. BACHMANN (2000) propose comme estimation :

$$R = 0,00474 - 0.00025 \times O:I$$

avec R, la respiration (mgO<sub>2</sub>.mg<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>)  
O:I, rapport de la fraction organique et inorganique dans les M.E.S.

- **La mortalité planctonique** est estimée, très globalement, par la formule (HORVATH et LAMBERTI 1999) :

$$M = 80,1 \times e^{-0,5d}$$

avec M, pourcentage de larves véligères vivantes  
d, distance parcourue à l'aval

- **Le taux de croissance** chez l'adulte dans le Rhin (NALEPPA et SCHLOESSER 1993) peut s'écrire sous la forme :

$$G = 0.0063 \times (T-3)^2$$

avec G en mm. j<sup>-1</sup>  
T en °C entre 3 et 18 °C



### III MATERIEL ET METHODES

Inscrit dans les thèmes de recherche du PIREN-Seine et de Seine-Aval, le programme d'étude sur l'espèce invasive *Dreissena polymorpha* vise à s'étendre sur l'ensemble du bassin de la Seine. Néanmoins, les investigations les plus lourdes ont débuté en 2001, dans le cadre du programme InvaBio. Il s'agit de la pose des pièges et de campagnes de dragages réalisées sur des sites déterminés. Les sites choisis se situent dans la partie aval de la Marne et sur la Seine, à l'aval de la confluence avec la Marne et dans l'estuaire moyen. Concernant les prélèvements du plancton ainsi que les mesures des variables physico-chimiques de l'eau, réalisées depuis 1995, le secteur d'étude est plus vaste. Des prélèvements de plancton sont réalisés en outre au niveau des sous-bassins de la Seine et de l'Oise.

#### III.1 Méthode d'estimation des populations d'adultes

##### III.1.1. Une méthode indirecte : A partir des flux larvaires

L'étude présentée ici est focalisée sur la Marne, lieu de prélèvements par dragages d'individus benthiques. Les échantillons de plancton seront issus des stations Neuilly-sur-Marne (pK 165) et Saint-Maurice (pK 180). A St Maurice, les échantillons sont prélevés à une fréquence élevée (1 à 3 fois par semaine) et chaque semaine à Neuilly.

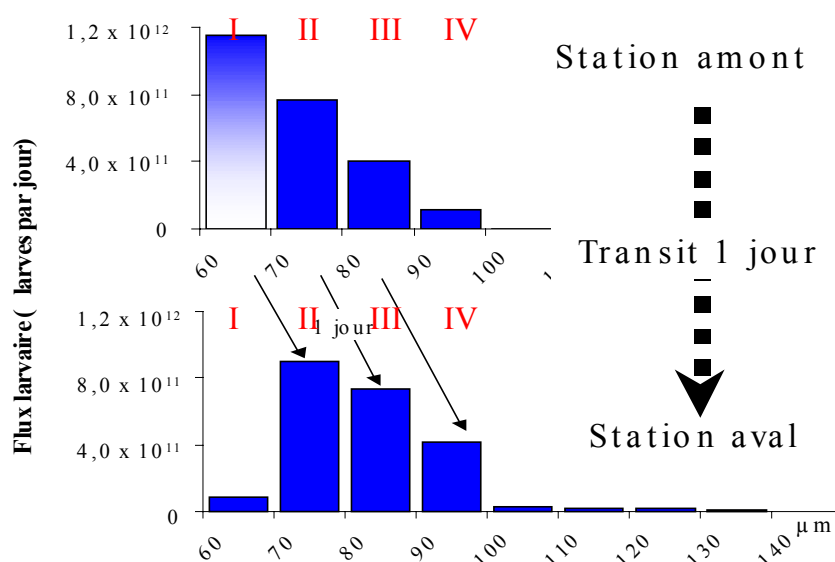


Figure 2 : Exemple de distribution des larves de *Dreissena polymorpha* par classe de taille à deux stations distantes d'un jour de transit des masses d'eau (en amont du barrage de Poses, pk 202).

La méthode d'estimation des organismes adultes à partir des flux larvaires est basée sur une relation entre la taille des larves et leur âge. Dans chaque échantillon, les tailles des larves planctoniques de *Dreissena polymorpha* sont mesurées afin d'établir une distribution en taille (TESTARD 1990). Considérant que la vitesse moyenne de croissance est  $10 \mu\text{m} \cdot \text{j}^{-1}$  (BORCHERDING et DE RUYTER VAN STEVENINCK 1992) et que les larves âgées d'un jour mesurent entre 60 et 70  $\mu\text{m}$  (TESTARD 1990), il est possible d'estimer l'âge des larves et, connaissant la vitesse du courant, de déterminer l'origine des géniteurs. Nous pouvons attribuer un âge à chaque cohorte ainsi : la I est âgée de 24 heures, la II de 48 heures, etc.. La cohorte I devient II après un jour de transit et la comparaison des flux permet d'estimer les pertes pour cette cohorte en 24 h (Fig. 2). A partir des concentrations larvaires (CI en  $\text{ind} \cdot \text{l}^{-1}$ ) mesurées grâce aux prélèvements planctoniques et connaissant le débit moyen  $Qm$  ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) du jour de prélèvement, on détermine le flux journalier (Fj) de larves ( $\text{ind} \cdot \text{j}^{-1}$ ).

$$F_j = Cl \times 1000 \times Qm \times 3600 \times 24$$

$$Fa = \frac{\sum F_j}{n} \times Pr$$

avec Fa le flux annuel de larves

Pr, la durée de la période de reproduction annuelle des dreissènes (en j)  
n le nombre de prélèvements

Le stock d'adultes benthiques est ainsi évalué :

$$S = \left( \frac{Fa}{500000} \right) \times 2$$

500 000 est le nombre moyen d'ovules libérés par chaque femelle durant une période de reproduction (SPRUNG 1990). En absence de toute référence bibliographique concernant le taux de fertilisation, on l'estime à 100 %. Le facteur 2 provient du sex-ratio supposé 1:1 (STANCZYKOWSKA 1977).

En connaissant la distance à la source de ponte, la densité d'adultes benthiques peut être déterminée en connaissant la surface colonisée par les adultes. On considère que les dreissène colonise tout le fond sur une hauteur d'1/2 la hauteur d'eau (AKOPIAN et al. 2001).

### III.1.2. Une méthode « directe » : les dragages.

Pour renforcer l'approche originale des flux larvaires et la mener de manière extensive à l'échelle du bassin de la Seine, il est indispensable de valider la méthode par des observations « directes » permettant une quantification de ces colonies *in situ* dans certains secteurs choisis.

Les investigations ont été menées dans la partie aval de la Marne (Annexe 1), à quatre stations : Meaux (77), Lagny-sur-Marne (77), Neuilly-sur-Marne (93) et Joinville-le-pont (94), et à la confluence avec la Seine sur une distance de 43,5 Km. Les pK des stations sont respectivement de 132,5-133,5 Km, 149,7-151 Km, 164,8-165,5 Km et 173,5-176 Km.

Deux campagnes de dragage ont été menées au cours de l'année 2001. La première au début de la saison de reproduction (les 13 et 14 juin à Meaux, le 15 juin à Lagny-sur-Marne, le 4 juillet à Neuilly-sur-Marne et le 6 juillet à Joinville-le-pont). La seconde s'est déroulée au mois d'octobre, à la fin de la saison de reproduction (le 8 octobre à Meaux, le 9 à Lagny-sur-Marne, le 10 à Neuilly-sur-Marne et le 11 à Joinville-le-pont). Ces campagnes doivent nous permettre à terme d'estimer le stock d'adultes géniteurs benthiques pour donner une image de la population en place sur ce tronçon. En outre, les dragages nous permettront d'observer les changements de densité et de structure en taille des populations benthiques entre la première campagne, de début de saison de reproduction (mai), et la deuxième (octobre) correspondant à la fin de la saison estivale. La méthodologie a été mise au point par l'équipe de Metz et les campagnes réalisées en collaboration avec cette équipe, intégrée au projet.

Le dragage est réalisé à partir d'un zodiac (trois personnes à bord, le pilote et deux autres pour manœuvrer la drague).

Différentes formes de drague existent, elles sont utilisées selon la nature du substrat. La forme triangulaire (Fig. 3) est utilisée préférentiellement pour les substrats à granulométrie grossière. La drague ronde, de 30 cm de diamètre pour une masse de 25 kg contre 18 kg pour la drague triangulaire, pénètre plus profondément dans les sédiments. Le reste du dispositif (cordage, chaîne, filet) reste identique aux deux dragues. Le filet, de 500 µm de vide de maille, est rapidement colmaté par les sédiments et permet le prélèvement d'une faune de taille inférieure à 500 µm. Pour cette étude, seule la drague ronde a été utilisée.

Lors de chaque campagne, trois à quatre transects sont réalisés à chaque station. Un transect compte trois échantillons : un prélevé près de la rive droite à 5 m de la berge, un second au niveau du chenal et le troisième près de la rive gauche, également à 5 m de la rive (Annexe 1).

Le dragage est réalisé en remontant le sens du courant. Après évaluation de la distance parcourue, la drague est remontée (30 kg de sédiments environ).

Après l'étape du dragage proprement dit, les sédiments sont stockés. La drague est ramenée sur la berge où le contenu est déversé dans des bassines. Les éléments les plus grossiers (blocs, branches) sont brossés (pour

recupérer les organismes) et conservés dans des sacs plastiques. Le reste des sédiments est recueilli dans des pots de deux litres puis formolé à 10 % en concentration finale

Au laboratoire toute la faune est séparée des sédiments, sous loupe binoculaire, puis les organismes sont triés et dénombrés (Annexe 2). La détermination des individus a pu être réalisée au niveau de la famille à l'exception des Annélides où elle se limite à la classe sauf pour le polychète invasif *Hypania invalida*, facilement identifiable. A noter que les Bryozoaires, les Cnidaires ainsi que les Spongiaires ne sont pas dénombrés en raison de leur rôle mineur dans cette étude. Ils sont signalés dans les échantillons par un code "présence-absence".

Il s'agit ensuite de déterminer les surfaces draguées. Cette estimation varie selon la drague utilisée.

Avec la drague triangulaire, la surface prospectée correspondrait à la somme des surfaces unitaires de chaque bloc échantillonné sur un plan horizontal (BERLY 1989 In BACHMANN 2000). En revanche, l'estimation de la surface draguée avec le modèle circulaire doit tenir compte de l'enfoncement de la drague. D'après BERLY (1989 In BACHMANN 2000), la valeur moyenne d'enfoncement dans les sédiments est de 0,05 m. Un m<sup>2</sup> correspond à un volume de sédiments de 1x1x0,05 m soit 50 litres. Les sédiments récoltés sont alors placés dans un bac de largeur fixe et de hauteur de 0,05 m. La mesure de la longueur (dimension inconnue) permet alors de déterminer la surface prospectée.

La dernière étape est l'analyse granulométrique des sédiments. Les sédiments sont passés sur une colonne de tamis selon une suite géométrique d'ordre 2, de 500 µm à 64 cm de vide de maille. Pour chaque classe de taille, on détermine la matière sèche après passage à l'étuve à 105°C durant 24 heures. En outre, la masse de matière organique est évaluée par la différence du poids de chaque fraction après le passage à l'étuve à 500°C pendant 4 heures.

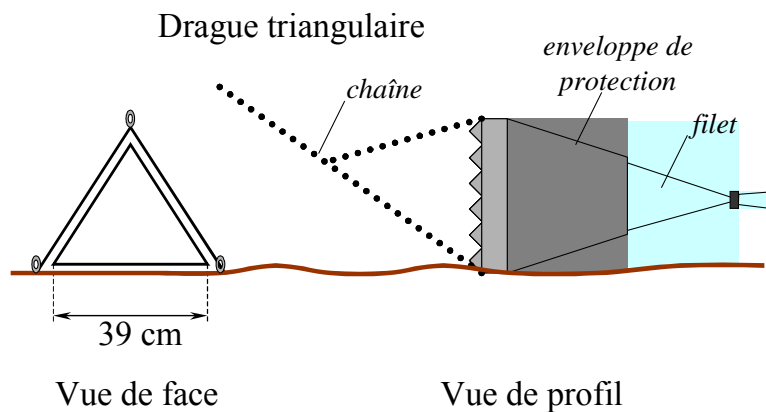


Figure 3 : Schéma descriptif d'une drague triangulaire.

Il est important de noter ici que cette méthode dite « directe » parce qu'elle échantillonne les organismes benthiques que nous cherchons à quantifier, présente de nombreuses étapes, nécessairement source d'incertitude.

### III.2 Estimation des paramètres dynamique des population de dreissène

La recherche des paramètres dynamiques relatifs à l'espèce *Dreissena polymorpha* est divisée en deux étapes selon la nature du stade de développement du bivalve.

#### III.2.1. Les stades larvaires planctoniques

Un suivi régulier des flux larvaires a débuté en 1995. Les prélèvements sont réalisés à six stations, Saint-Maurice (94), Neuilly-sur-Marne (93), Méry-sur-Oise (95), Choisy-le-Roi (94), Paris (75) et une dernière station se situe à Rouen (76), dans l'estuaire moyen.

Simultanément au échantillon de plancton, les mesures physico-chimiques sont réalisées sur le site (température, pH, transparence, concentration en oxygène, etc.) et un prélèvement d'eau est réalisé pour les analyses au

laboratoire (Chl. a, M.E.S., C.O.P. et sels nutritifs). Les prélèvements ont lieu à partir du mois de mai (début des pontes) jusqu'au mois d'octobre (fin de la saison de reproduction) à fréquence régulière.

10 litres d'eau sont prélevés avec un seau et filtrés à travers un tamis de 40 µm de vide de maille. Le filtrat est fixé au formol à 4 %. Au laboratoire, après coloration au rose de Bengale, l'intégralité du zooplancton est déterminée et comptée dans une cuvette de Dollfus (110x60 mm) (Annexe 3). Ce colorant permet de distinguer la matière organique de la matière inorganique. Les volumes analysés, de l'ordre de plusieurs ml, peuvent être dilués en cas de teneurs planctoniques élevées. Les larves de dreissène sont en outre mesurées. La mesure est réalisée sur la plus grande dimension (L), distance antéro-postérieure.

C'est par l'analyse des variations temporelles des différentes cohortes (dénombrements, mesures) que nous déterminerons les taux de croissance et de mortalité des larves.

L'ensemble des manipulations est réalisé sous une loupe binoculaire de grossissement max. x100 et les mesures sont faites à l'aide d'un micromètre oculaire, (valeurs ± 0.01 mm) ce qui implique des temps d'expérimentation relativement longs.

### III.2.2. Les stades benthiques (larvaires terminal et adultes)

La dynamique des stades benthiques (taux de recrutement des dreissènes benthiques, la vitesse de croissance des jeunes de l'année, etc.), est appréhendée par la colonisation de pièges.

Quatre stations ont été retenues: 2 dans la partie aval de la Marne (Neuilly-sur-Marne et St. Maurice) et 2 autres dans la Seine (en aval de la confluence de la Marne et de la Seine), à Paris (Jussieu) et à Rouen.

Durant l'année 2001, les pièges ont été relevés 79 fois. Etant donné la quantité d'informations à analyser, seules les stations de Neuilly et de St. Maurice ont été traitées dans le cadre de cette étude. Les choix se sont portés davantage sur la Marne, secteur privilégié, qui constitue depuis 4 ans un « site atelier » sur lequel de nombreuses études ont été réalisées en matière d'eutrophisation et de modélisation à l'échelle de ce sous-bassin. La Marne est l'affluent de la Seine le plus sujet aux phénomènes d'eutrophisation. Le suivi de cette phase benthique est réalisé sur la même période d'étude que la phase planctonique.

Ce type de pièges benthiques utilisé (Fig. 4) est constitué d'un substrat dur (disque en fibro-ciment de 275 mm de diamètre, 20 mm d'épaisseur) qui se pose sur le fond de la rivière. Un filet de protection se déploie uniquement au moment de la remontée du piège afin d'empêcher la perte des organismes. Ce type de pièges (surface colonisable : 1640 cm<sup>2</sup>) est destiné à représenter les substrats artificiels occupant une surface importante dans les rivières étudiées et connues pour être fortement colonisées par ce mollusque.

Un second type de piège a été utilisé pour contrôler la colonisation des fonds caillouteux : un filet en acier (diamètre de 20 cm/ hauteur de 20 cm) rempli de pierres (surface moyenne colonisable : 1700 cm<sup>2</sup>). Ce type de piège tend à reconstituer le substrat naturel. Il est exposé pendant une durée d'un mois.

Une fois prélevés, les pièges sont rincés au laboratoire le jour même. Le contenu des pièges est séparé en 4 fractions sur 4 tamis différents de vide de maille :

- 122 µm,
- 500 µm,
- 1 mm,
- 2 mm.

Cette étape facilite le tri ultérieur des organismes vivants.

Les individus de taille supérieure à 1 mm sont triés et conservés dans l'alcool à 80%. Les fractions de taille inférieures sont stockées avec les sédiments dans les pots à 4 % de formol. Les animaux capturés sont triés, déterminés, comptés et mesurés.

Les individus sont déterminés le plus loin possible dans la systématique en tenant compte d'une part de la difficulté d'identification de certains groupes et d'autre part de l'intérêt d'une telle identification vis-à-vis des objectifs de l'étude (Annexe 4).

Pour l'année 2002, un troisième type de piège, complémentaire aux pièges de 2002 a été installé. Ce piège, dit piège vertical, d'une surface totale colonisable de 1,7x60x23 cm<sup>2</sup>, est formé de trois plaques en ciment de 20x23 cm sur 1,7 cm d'épaisseur, fixées l'une au dessus de l'autre. Le piège est placé dans le sens du courant à une profondeur de 1,5 à 2 m de la surface en position verticale. Ces pièges sont nettoyés sous jet d'eau et brossés sur le site de prélèvement et immédiatement remis à l'eau. Les échantillons récoltés sur chaque plaque sont placés dans des pots de 120 ml et formolés à 4 %.

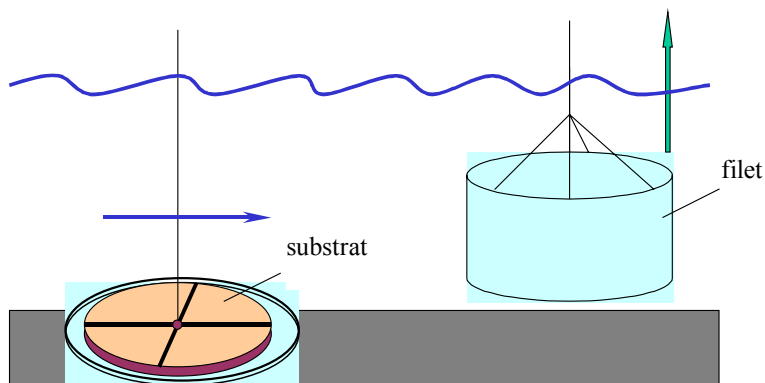


Figure 4 : Schéma des pièges artificiels de capture des larves benthiques.

Pour les mesures, deux dimensions sur les dreissènes sont prises en considération : la longueur ( $L$ ) définie précédemment ainsi que la largeur ( $l$ ) (Fig. 5).



Figure 5 : Visualisation des variables morphométriques  $L$  et  $l$  représentées sur la "valve" gauche d'un pédivéligère.

Les mesures des adultes sont réalisées à l'aide d'un pied à coulisse (Digimax, précision  $\pm 0,1$  mm). Pour les pédivéligères et les adultes et les jeunes de l'année, les mesures sont faites sous la loupe binoculaire (grossissement max.  $\times 100$  à l'aide d'un micromètre oculaire, précision  $\pm 0.01$  mm) comme pour les larves planctoniques.

Les pièges devraient nous permettre d'estimer :

- le rendement de l'implantation initiale (par rapport au flux de larves planctoniques et la nature des substrats)
- le rendement global de l'implantation
- les pertes par mortalité et migration des pédivéligères
- la croissance des individus fixés

### III.3 Simulation du taux de fixation des pédivéligères

L'objectif du programme sur l'invasion biologique de *Dreissena polymorpha* est une compréhension globale, à tous ses stades, de sa cinétique ainsi que de sa dynamique de population à l'échelle du bassin de la Seine. Les dreissènes sont actuellement considérées comme une contrainte caractérisée par les flux larvaires calculés à l'aide des prélèvements planctoniques. La modélisation d'un maximum d'autres paramètres est devenue une étape incontournable afin de préciser leur rôle exact. Dans ce mémoire, nous tenterons de modéliser le taux de fixation des pédivéligères, étape cruciale dans l'installation des adultes. Le fichier d'entrée contient la concentration en larves de pédivéligères ( $>150 \mu\text{m}$ ), en  $\text{nb. m}^{-3}$  et la date correspondant à ces mesures. Les prélèvements planctoniques nous permettent de quantifier les larves pédivéligères pendant une période connue. Leur concentration ( $CI$ ), (en  $\text{nombre. m}^{-3}$ ) représente donc le nombre maximum de larves susceptibles de se fixer sur les pièges posés à une profondeur (**prof**) au temps  $t$ .

En sortie, le programme de calcul (Quick Basic) déterminera la distribution par classe d'âge des individus fixés pendant une période donnée, qui sera comparée à celle obtenue expérimentalement.

Pour ce faire, il est nécessaire d'intégrer dans le programme de calcul (Annexe 5) un nombre suffisant de paramètres descriptifs du processus de fixation. Ces paramètres, limités à deux dans un premier temps, sont le coefficient de mortalité et le coefficient de fixation des larves.

Le coefficient de fixation (**tfix**) qui représente la fraction de pédivéligères présente dans la colonne d'eau qui va sédimenter sur le piège. L'unité de ce paramètre est le jour-1. Nous tenterons de le déterminer par calage. Le taux de mortalité noté **kd** des pédivéligères après la fixation sur le piège. Ce paramètre sera déterminé à l'aide des prélèvements sur les pièges.

## IV RESULTATS ET DISCUSSION

### IV.1 Comparaison des techniques d'estimation des populations benthiques

#### IV.1.1. Analyse des flux larvaires

Les résultats des flux larvaires obtenus au cours de l'année 2001, analysée pour ce mémoire de DEA, ont pu être interprétés en fonction de ceux des années précédentes.

La période de reproduction de la dreissène débute chaque année au cours du mois de mai (Fig. 6) avec l'apparition des trochophores, premier stade larvaire. A ce stade larvaire, d'une durée très courte, environ 48 heures, succède une série de phases larvaires planctoniques regroupées sous le terme de D-shaped, en rapport à leur forme de « D ». Les stations de Saint-Maurice et de Neuilly présentent une certaine précocité de ponte notamment ces deux dernières années puisque des larves sont dénombrées dès la fin du mois d'avril. La saison de reproduction à Saint-Maurice s'achève au plus tard début août voire même à la fin du mois de juin pour l'année 1999. Elle est un peu plus longue à Neuilly où elle dure près de deux mois de plus pour s'achever en septembre.

Les stations de Saint-Maurice et de Neuilly ne présentent pas de trochophores en forte quantité, mais on observe des pics de D-shaped plus marqués ce qui signifie que les populations d'adultes géniteurs sont situées plus en amont. Le flux important de trochophores (près de  $1,7 \cdot 10^{12}$  ind.  $j^{-1}$ ) observé le 14 mai 2001 à Neuilly peut être lié aux forts débits mais ne signifie pas nécessairement une proximité des adultes géniteurs.

A Saint-Maurice, la courbe des flux des D-shaped est quasi unimodale où toutes les larves sont observées en début de saison de reproduction. A Neuilly au contraire, deux pics saisonniers sont observés chaque année, l'un en mai, l'autre en juillet. Le premier pic est généralement le plus important où plus de 50 % des ovules produits durant l'hiver et le printemps (ALLEN *et al.* 1999) sont fécondés (WALZ 1978). L'année 2001 présente à Neuilly des flux larvaires beaucoup plus homogènes au cours de la saison que les années précédentes puisque l'on dénombre trois pics dont un deuxième plus important que le premier.

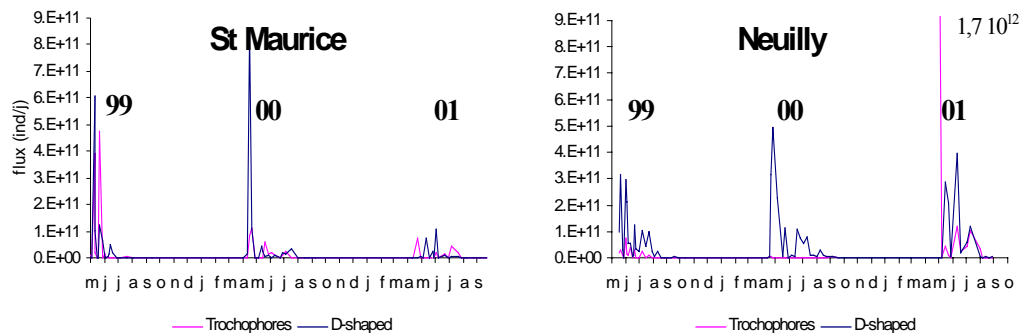


Figure 6 : Variations saisonnières des flux planctoniques ( $ind.j^{-1}$ ) à Saint-Maurice (gauche) et à Neuilly (droite).

A Saint-Maurice, si les années 1999 et 2000 étaient considérées comme des années de reproduction faible (AKOPIAN *et al.* 2001), celle de 2001 l'est davantage avec une baisse très marquée des effectifs et un flux maximum de  $10^{11}$  ind.  $j^{-1}$ .

L'observation à Saint-Maurice de concentrations en trochophore 20 fois plus faibles que celles de Neuilly, distant de seulement 10 Km à l'aval, à trois jours d'intervalle (Fig. 7) laisse supposer soit une extraordinaire brièveté et une synchronisation des pontes soit au contraire un taux de mortalité de plus de 80 %, valeur forte. Pour un prélèvement à Neuilly du 21 mai et un à St Maurice le lendemain, le taux de mortalité est de 66%. Il apparaît donc que ce taux de mortalité, souvent élevé, peut être assez variable entre 20 % et jusqu'à 99 %

(SPRUNG et ROSE 1988) et augmente de façon exponentielle avec la distance parcourue (HORVATH et LAMBERTI 1999).

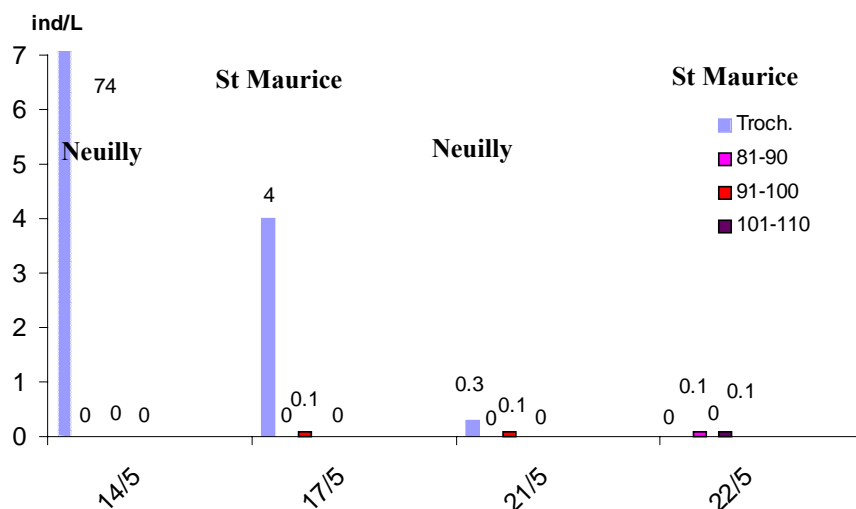


Figure 7 : Evolution des stades larvaires entre Neuilly et Saint-Maurice

On peut donc estimer que la saison de reproduction pour ces trois dernières années sur la Marne a été relativement précoce et brève puisque généralement la saison de reproduction peut durer jusqu'en octobre. En outre, les concentrations n'ont jamais dépassé les 80 ind. l<sup>-1</sup>, ce qui représente une valeur particulièrement faible. Sur les autres tributaires de la Seine ces dernières années, notamment l'Oise, les effectifs ont été beaucoup plus importants. Des concentrations larvaires parfois exceptionnellement élevées ont toutefois été relevées dans la Marne en 1995 (5 000 ind.l<sup>-1</sup>) ou dans la Seine à Rouen en juin 1998 et 2001, excédant de 10 fois les valeurs citées dans la littérature (BORCHERDING et DE RUYTER VAN STEVENINCK 1992 ; NALEPA et SCHLOESSER 1993).

D'après BORCHERDING (1991), le facteur principal déclenchant l'émission des produits sexuels semble être la montée de la température au-dessus d'un seuil de 12-15°C ce qui correspond à nos observations (Fig. 8). La montée brutale de la température (quelques degrés en 1-2 jours) est un facteur déclencheur de la ponte massive. ; on remarque également que la ponte débute très peu de temps après la hausse des concentrations en chlorophylle, en avril. Si les trochophores survivent grâce à des réserves (larves lécitrophes), les stades suivants commencent à se nourrir et donc le phytoplancton peut devenir un facteur limitant.

Les autres paramètres influençant le succès de la reproduction, en dehors des deux précédemment cités, sont plus difficiles à déterminer, comme par exemple, les mécanismes de synchronisation de la ponte, la probabilité de rencontre des gamètes en fonction des conditions hydrologiques, etc. (AKOPIAN et al., 2001 ; comm. pers. 2001) qui augmentent le taux de réussite ; les mécanismes chimiques ne sont pas encore connus. On peut noter ici que la faible concentration en larves en 2001 coïncide avec la très faible présence de dreissènes dans les pièges de 2001.



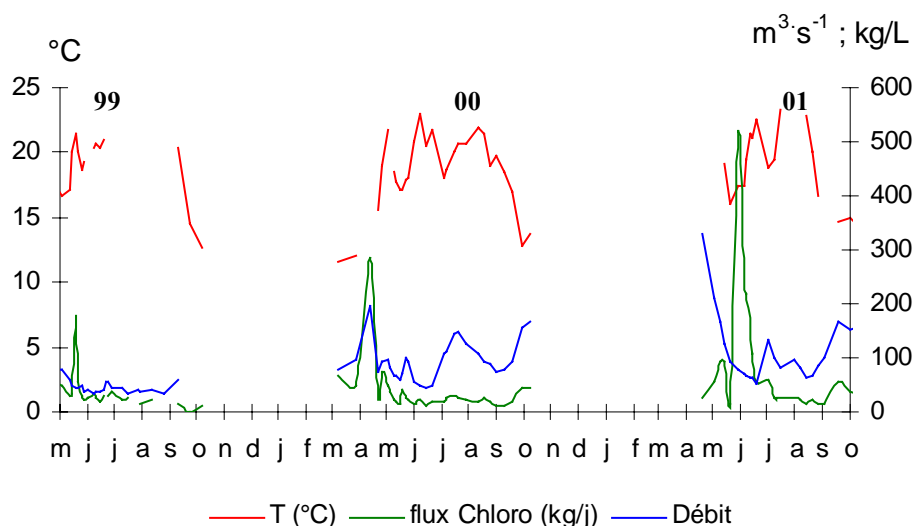


Figure 8 : Variations saisonnières des principaux paramètres déterminant dans le succès reproductif de *Dreissena polymorpha* à Saint-Maurice.

La baisse des densités de populations de dreissènes observée à certaines stations ne serait pas un phénomène unique puisqu'elle a déjà été observée sur la Moselle (BACHMANN 2001) ou dans d'autres milieux généralement envahis depuis longtemps. Cette baisse peut avoir différentes origines, principalement abiotiques tels que des variations du régime hydrique et ou de la qualité physico-chimique de l'eau.

La figure 8 montre également un seul pic de chlorophylle-a à Saint-Maurice ces dernières années pouvant alors empêcher la formation d'une seconde ponte.

L'année 2001 a été marquée par des débits élevés juste pendant l'émission des larves, au mois de mai. Les débits élevés peuvent être considérés comme la principale cause de mortalité des larves (HORVATH et LAMBERTI 1999). En effet, ils occasionnent une dilution des particules en suspension et donc des baisses de concentration d'ions notamment de  $Ca^{2+}$  nécessaires au développement des individus du jeune stade (BACHMANN 2000). En outre, le pH optimum pour le développement des jeunes dreissènes est compris entre 8 et 8,5 or il ne dépasse que très rarement 7,9 (Tabl. I) atteignant même des valeurs de 7,4 proches de la limite de survie des dreissènes (SPRUNG 1987 ; RAMCHARAN et al. 1992).

Tableau I : Variation du pH au cours de la saison de reproduction de 2001. En haut St Maurice, en bas Neuilly.

Date	28/5	4/6	12/6	18/6	21/6	25/6	28/6	2/7	16/7	23/7	30/7	13/8	20/8	27/8	3/9	10/9	17/9	1/10	15/10	29/10
pH	7.8	7.6	8.4	8	7.7	7.9	7.6	7.3	7.7	7.4	7.7	-	-	7.6	7.9	7.8	-	7.5	7.3	7.9
Date	30/5	6/6	9/6	14/6	20/6	27/6	30/6	3/7	17/7	24/7	31/7	16/8	22/8	29/8	5/9	12/9	19/9	4/10	16/10	23/10
pH	8	8	8	8	7.9	8	8	7.7	8	8	8	8	8	8	8	8.1	8.1	7.9	7.9	8.1

#### IV.1.2. Estimation des populations benthiques.

Pour valider la méthode originale des flux larvaires et pour la mener de manière extensive à l'échelle du bassin de la Seine, deux campagnes de dragage des fonds de la Marne ont été réalisées en 2001, aux stations de Saint-Maurice, Neuilly, Lagny et Meaux. Les valeurs de densité des adultes obtenues seront comparées aux estimations résultant du calcul selon la méthode de TESTARD (1990) et permettront ainsi sa validation. Deux autres campagnes de dragage ont eu lieu en 2002 (mêmes lieux et mêmes périodes) mais les résultats n'ont pas pu être pris en compte dans la présente étude. Deux transects (chacun est constitué de 3 prélèvements : rive droite, chenal et rive gauche) ont été analysés pour chaque stations, Meaux et Joinville, l'un en juin et l'autre en octobre. Pour Meaux et Joinville, les deux transects ont été réalisés au même endroit à chaque campagne, à l'exception des prélèvements rive gauche de Joinville qui proviennent de deux transects différents.

A station de Joinville (Fig. 9), le phénomène le plus marquant est la forte baisse des densités entre le début et la fin de la saison de reproduction, sauf en rive droite. Cette baisse peut être due soit à un taux de mortalité élevé,

soit à une émigration forte des individus vers un secteur plus en aval où les conditions environnementales peuvent être plus favorables. Toutefois, la très forte baisse (plus de 97 %) observée entre juin et octobre sur la rive gauche peut s'expliquer par le fait que les données ne correspondent pas au même transect. Il peut de ce fait exister des différences notamment de substrat entre les deux points de prélèvements expliquant les variations de densités. Pour mieux comprendre cette cinétique, il faudrait rapporter les densités observées au type de substrat et reconstituer la mosaïque des substrats au fond.

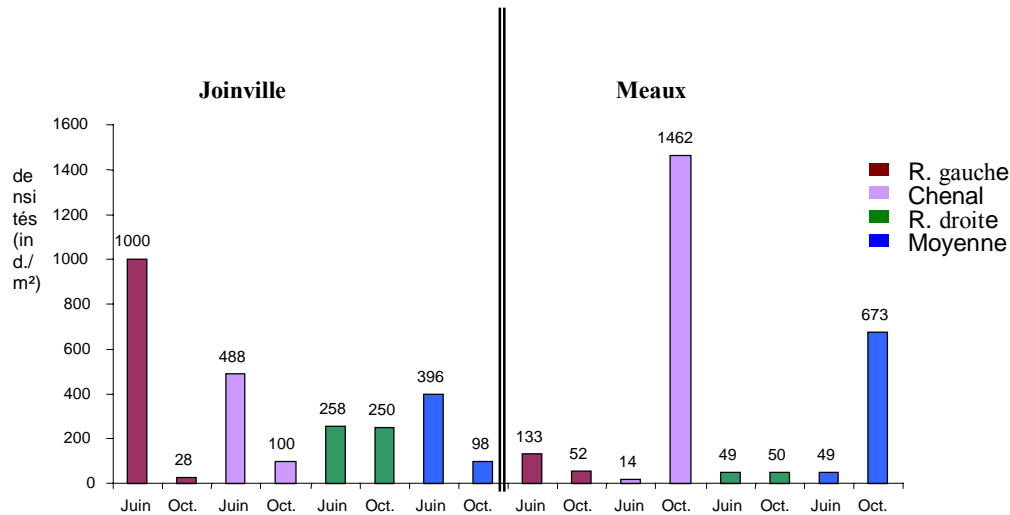


Figure 9 : Variations saisonnières des densités d'adultes à deux stations. La valeur "moyenne" est la densité moyenne dans un transect (somme des effectifs/somme des surfaces draguées).

Pour la station de Meaux, on note une très forte hausse des densités entre le début et la fin de la saison de reproduction. L'augmentation de la densité moyenne (somme des effectifs des trois prélèvements d'un transect divisée par la somme des surfaces draguées de ces trois prélèvements) est liée à la très forte valeur observée dans le chenal en octobre (densité > 1400 ind. m<sup>-2</sup>). Les densités sur la rive droite sont restées stables, comme à Joinville. Les variations du chenal peuvent provenir d'une immigration importante vers le secteur de Meaux des stations amont de la Marne voire du Rhin, également colonisé (BACHMANN et USSEGLIO-POLATERA. 1999). La hausse pourrait être causée aussi par un très fort taux de recrutement des jeunes issus des pontes de juin. Les analyses par classe de taille vont permettre de préciser ces hypothèses.

D'après la figure 10, on ne retrouve pas en octobre, à Joinville, la structure en classe de taille du mois de juin, déplacée vers la droite en raison de la croissance des individus et aplatie par la mortalité. Les densités d'octobre sont 4 fois inférieures à celles de juin (396 contre 98 ind. m<sup>-2</sup> en tenant compte de tous les transects). Ceci peut sous-entendre une mortalité différente selon les cohortes et notamment une mortalité très élevée chez les plus jeunes individus, les plus fragiles. Cette baisse pourrait être attribuée aux débits importants durant le début de la saison de ponte. En effet, les densités de dreissènes augmentent avec la profondeur (BIJ DE VAATE 1991) car si pendant des hauts débits les dreissènes ne se fixent pas assez en profondeur, les risques de mortalités sont élevés lorsque le niveau d'eau redescend en dessous du lieu de fixation où à des hauteurs d'eau insuffisantes pour un développement optimum. Cette baisse peut aussi provenir de phénomènes importants d'émigration des populations de Joinville vers des secteurs plus en aval. Ce dernier paramètre, totalement inconnu, ne permet pas de quantifier les pertes et de les soustraire aux densités mesurées pour retrouver la population d'octobre supposée stable (l'immigration compense l'émigration). Les déplacements peuvent, en outre, être d'intensité différente selon la classe de taille. Il est donc impossible de comparer la structure de la population de dreissène au mois de juin à celle d'octobre n'ayant subi des pertes que par mortalité pour en dégager des taux de mortalité et de croissance.

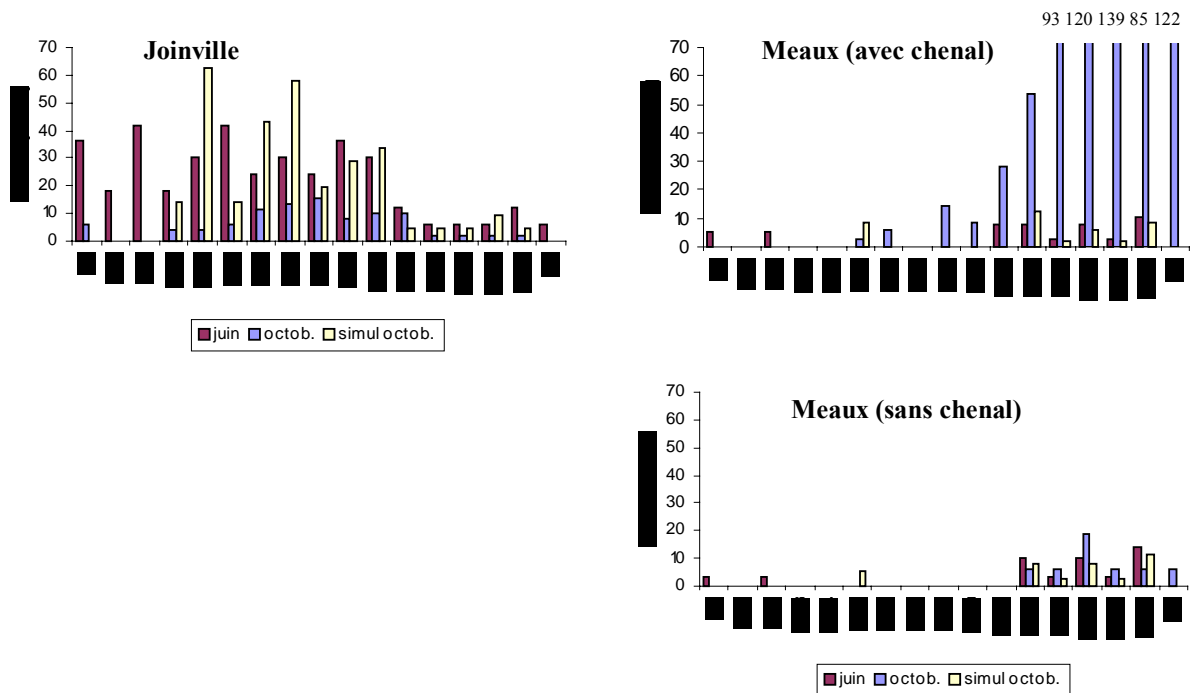


Figure 10 : Variation des densités moyennes d'adultes benthiques obtenues par dragage et calculées à partir des flux larvaires au cours de la saison de reproduction à Joinville (à gauche) et à Meaux (à droite). Les résultats du haut sont basés sur les densités moyennes des points du transect, le graphique du bas sur la rive gauche et la rive droite, chenal exclu.

A Meaux, des hausses de densités se sont produites pour les classes de taille supérieures à 20 mm alors que les jeunes de l'année ne peuvent atteindre que 10-15 mm en fin de saison (MORETEAU et KALHANSKI 1994 In BACHMANN 2000; BORCHERDING et DE RUYTER VAN STEVENINCK 1992). Cette hausse montre que l'immigration des adultes d'un secteur plus en amont est dominante sur les taux de recrutement des jeunes dans la structure par classe de taille.

Connaissant le nombre de jours entre les deux dragages, le taux de croissance par classe des larves et la mortalité, tous deux issus de la littérature, il est possible d'estimer à partir de la population de juin, celle d'octobre en supposant que l'immigration compense l'émigration. Les variations permettront d'estimer les pertes par taux d'émigration et/ou la mortalité plus élevée et les gains par immigration et/ou recrutement. On a alors :

$$T_{\text{octobre}} = T_{\text{juin}} [(1 + \theta_i \times 10^{-3}) \times j]$$

$$D_{\text{octobre}} = \sum N_{i \text{ juin}} \times m/S$$

avec T la taille des individus (mm)

$D_i$  la densité de classe de taille  $i$ ,  $i$  allant de 1 à 4

- $i = 1$  pour des tailles <10 mm,
- $i = 2$  10-15 mm
- $i = 3$  15-20 mm
- $i = 4$  >20 mm

$N_i$  l'effectif de la classe de taille  $i$

$\theta_i$  le taux de croissance selon la classe de taille  $i$ . (Valeurs moyenne pendant la période de juin à décembre (ALLEN et al.1999))

$$\Theta_1 = 40 \mu\text{m/j}$$

$$\Theta_2 = 30 \mu\text{m/j}$$

$$\Theta_3 = 10 \mu\text{m/j}$$

$$\Theta_4 = 0 \mu\text{m/j}$$

J l'intervalle de temps entre deux dragages J = 97 jours

m le taux de mortalité (20 % pour chacune des tailles) (ALLEN et *al.* 1999).

S la surface draguée en octobre (en m<sup>2</sup>).

Selon la figure 10, à Joinville, les densités observées sont inférieures de 30 % à celles calculées et ce sur l'ensemble des classes mais avec une plus forte différence pour la classe 13-17 mm appartenant à la population nouvellement mature issue de juin.

Des modifications environnementales plus générales (quantité de nourriture, non tolérées par les adultes qui émigrent peuvent être en cause. Néanmoins, on peut noter la présence d'individus immatures, < 10 mm, au mois d'octobre qui se sont tout de même fixés au substrat.

En outre les densités élevées de juin ne coïncident pas à ce qui est observé dans les prélèvements planctoniques où les concentrations en trochophores mesurées à Saint-Maurice, à proximité de Joinville, sont de loin les plus faibles depuis 1999.

La simulation pour la station de Meaux est très différente des données observées en octobre. Les données du mois d'octobre témoignent d'une extraordinaire immigration des individus adultes en âge de se reproduire. Cette situation peut laisser croire à la présence de conditions idéales à la fixation des adultes et à leur développement mais l'absence très nette d'individus de taille inférieure à 20 mm, tant en juin qu'en octobre, démontre un problème de recrutement des larves de l'année et de celle précédente avec des taux de mortalité proches de 100%. Des relations intra-spécifiques pourraient de nouveau expliquer l'absence de jeunes en octobre étant données les densités très forte (1400 ind. m<sup>-2</sup>) mais des densités de dizaines de milliers d'ind. m<sup>-2</sup> ont déjà été observées en Europe (STANCZYKOWSKA et LEWANDOWSKI 1993) et aux Etat-Unis (MACKIE 1991). L'absence de jeunes (voire même de l'ensemble de la population) en juin peut provenir de mauvaises conditions survenues l'année 2000, comme pour Joinville, puisque les densités étaient de seulement 14 ind.m<sup>-2</sup>.

En écartant les données du chenal, on obtient des résultats plus concordants. L'absence d'individus de taille inférieure à 20 mm conforte l'hypothèse de conditions défavorables au recrutement au mois de juin mais aussi en 2000. Les résultats mesurés restent cette fois proches de ceux calculés, ce qui tend à montrer que la population est stable, ou du moins que l'immigration compense l'émigration.

Un autre facteur pouvant expliquer la forte baisse des effectifs sur la Marne est le dragage technique du port de Neuilly réalisé en octobre 1995, qui aurait pu affecter les populations d'adultes ; il s'ajoute peut-être des paramètres abiotiques moins favorables à déterminer qui empêcherait la population de se reconstituer.

Compte tenu des conditions hydrologique, une détermination des paramètres dynamiques par un suivi de masse d'eau aurait peut être été plus appropriée.

Les fortes différences de densité peuvent provenir en outre de la nature des substrats. Mais l'analyse granulométrique des substrats recueillis qui devait nous renseigner sur une éventuelle affinité des dreissènes pour certains types de substrats n'a pue être réalisée. Il paraît donc nécessaire d'analyser les autres stations échantillonnées en 2001 ; la durée importante des tris n'a pas permis d'étudier les échantillons de toutes les stations.

#### IV.1.3. Estimations théoriques des populations d'adultes

La détermination des densités d'adultes géniteurs le long d'un tronçon est importante pour estimer la colonisation des fonds par ce mollusque et tenter de déterminer son stock et évaluer son impact.

Ces estimations doivent également nous permettre d'observer et d'interpréter des variations quantitatives (hausse ou baisse des effectifs) mais aussi des déplacements des colonies. Les densités de dreissènes peuvent atteindre plusieurs milliers d'individus par mètre carré. En utilisant le modèle théorique (TESTARD 1990 ; AKOPIAN et *al.* 2001) sans prendre en compte la mortalité larvaire et en appliquant la valeur de 500 000 ovules par femelle, nous obtenons des densités majoritairement inférieures à 10 adultes par m<sup>2</sup>, (Fig. 11). A Joinville, cette population a encore diminué en 2000 et atteint moins de 2 adultes par m<sup>2</sup> en 2001. Pour ce qui est de l'estimation à partir des prélèvements réalisés à Neuilly, si l'on remarque des changements à la fois spatiaux et quantitatifs des populations d'adultes, le fait le plus marquant est la discordance entre les estimations réalisées à partir de Saint-Maurice et celles à partir de Neuilly pour un même secteur.

Cette différence est probablement liée à une mauvaise estimation des flux. Ces prélèvements doivent être réalisés à partir de volumes d'eau prélevés nettement plus importants et beaucoup moins espacés dans le temps notamment au début de la ponte où est émis le maximum d'œufs (WALZ 1978).

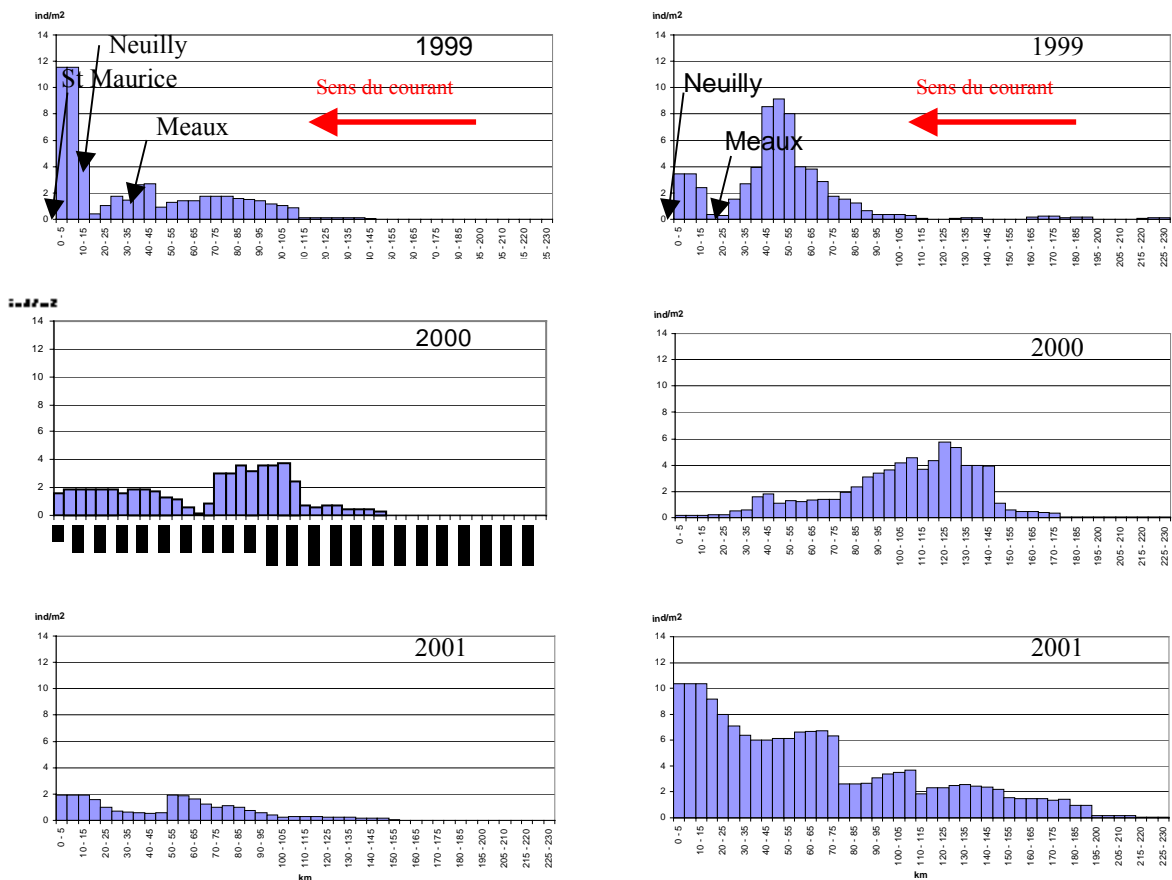


Figure 11 : Evolution des densités d'adultes géniteurs

Les estimations à Meaux sont également largement sous-estimées.

En outre, si les densités estimées sont nettement inférieures à celles calculées par dragages, cela peut découler d'un certain nombre d'imprécisions que nous avons tenté de gommer. Après avoir fait des essais avec des taux de fécondité de 500 000 œufs/ femelle, valeurs retrouvées dans la littérature américaine (SPRUNG 1990), ce paramètre a été corrigé à l'aide de l'estimation de WALZ (1978) puisque des dissemblances entre les populations de la région des Grands Lacs et celle d'Europe semblent exister. Les estimations américaines présentent des valeurs beaucoup plus élevées pouvant atteindre 1 600 000 œufs/ femelle (SPRUNG 1990).

La taille moyenne des individus permet d'estimer le nombre d'ovules potentiellement émis en fonction de la longueur de la coquille (L, en mm) à l'aide de la formule de WALZ (1978), tableau II.

$$Nb = 0,40 \times L^{4,39}$$

On observe que si les individus adultes d'octobre devaient se maintenir pour la saison 2002, le potentiel de ponte à Joinville serait de près de 4 fois inférieur à celui de 2001 au contraire de Meaux où il croit d'un facteur 20 (Tabl. II).

Les valeurs de 80 000 et de 240 000 ovules/femelle ont été retenues pour 2001.

Tableau II : Variation du nombre de larves émises par les génitrices en fonction de leur taille

Station	Joinville (juin)	Joinville (octobre)	Meaux (juin)	Meaux (octobre)
Longueur moyenne des adultes (mm)	16,18	15,51	20,82	22,93
Nb d'oeufs (ind <sup>-1</sup> ).	8,1 10 <sup>4</sup>	6,7 10 <sup>4</sup>	2,4 10 <sup>5</sup>	3,7 10 <sup>5</sup>
Densité d'adultes (> 10 mm) (ind. m <sup>-2</sup> )	342	90	43	670
Nb larves (m <sup>-2</sup> )	2,7 10 <sup>7</sup>	6,0 10 <sup>6</sup>	1 10 <sup>7</sup>	2,5 10 <sup>8</sup>

Une autre modification a été apportée. Auparavant, les effectifs mesurés par classe de taille étaient directement utilisés par le calcul. Or, il n'était pas tenu compte du taux de mortalité survenu entre le début de la ponte et le lieux de prélèvement. Certaines méthodes permettent de déterminer un taux de survie des larves selon la distance (HORVATH et LAMBERTI 1999) mais par simplification, nous avons attribué un taux de mortalité de 60% pour le passage au premier stade de D-shaped et de 20 % entre chaque classe de taille suivante (NALEPA et SCHLOSSER 1993 ; ALLEN *et al.* 1999). Ainsi, l'effectif au lieu de ponte est 1,2<sup>n</sup> fois plus grand que celui mesuré à la station de prélèvement, n variant de 1 (pour le premier stade de D-shaped, 80-90 µm) à 14 pour les larves >200 µm. Le pas de 10 µm retenu correspond à la croissance d'un individu en un jour.

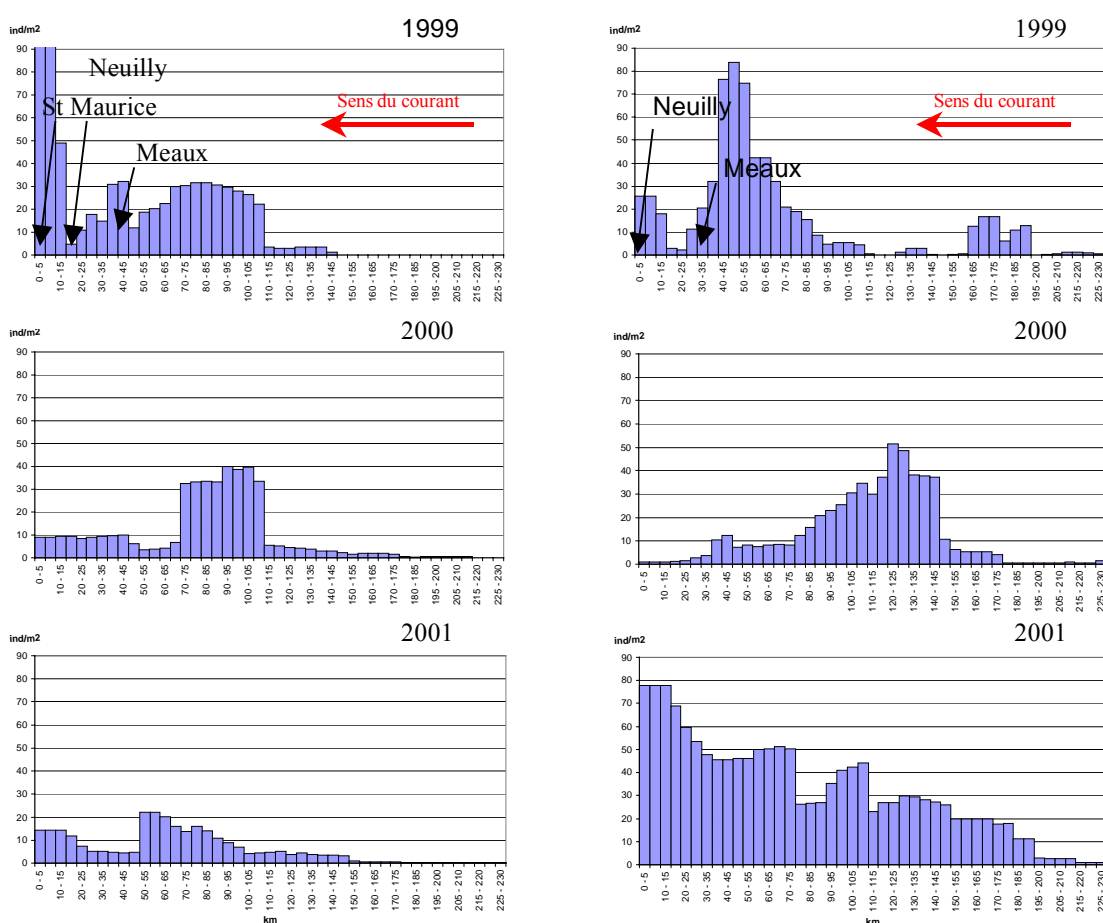


Figure 12 : Densités estimées par la méthode des flux larvaires après modification des paramètres

Les nouvelles modifications (Fig. 12) entraînent une hausse des densités tout en gardant la même structure que sans modification malgré la plus forte mortalité attribuée aux trochophores signifiant un effectif faible. Les densités demeurent toutefois inférieures à celles obtenues par dragage tant à Joinville (15 ind. m<sup>-2</sup> contre 100 ind. m<sup>-2</sup>) qu'à Meaux (45 ind. m<sup>-2</sup> contre 673 ind. m<sup>-2</sup>). Néanmoins, les densités des deux transects des rives droite et gauche sont respectivement de 52 et 50 ind. m<sup>-2</sup>. Ce résultat renforce l'intérêt des analyses granulométriques pour déterminer l'affinité des dreissenés avec les différents types de substrat. La connaissance de la nature des

substrats le long du secteur simulé pourrait être un nouveau paramètre inclus dans la méthode de calcul auquel serait attribué un coefficient de densité.

## IV.2 Dynamique de recrutement des pédivéligères

### IV.2.1. Les flux de pédivéligères

#### Comparaison des flux globaux aux deux stations

Au cours de l'année 2001, les pédivéligères (> 150  $\mu\text{m}$ ) ont été observées moins souvent à Saint-Maurice qu'à Neuilly (Fig. 13) mais dans des concentrations proches. En revanche, on note qu'à Saint-Maurice, les concentrations en pédivéligères dépassent celles des trochophores, le plus jeune stade. Cela peut s'expliquer par le fait que les trochophores sont issus des populations d'adultes retrouvées à Joinville grâce aux dragages et que les pédivéligères sont issus de populations vraisemblablement plus importantes situées encore plus en amont. A Neuilly, malgré le fort pic de trochophore en début de saison, généralement 50 % de l'émission annuelle, les émissions sont beaucoup plus fluctuantes qu'à Saint-Maurice.

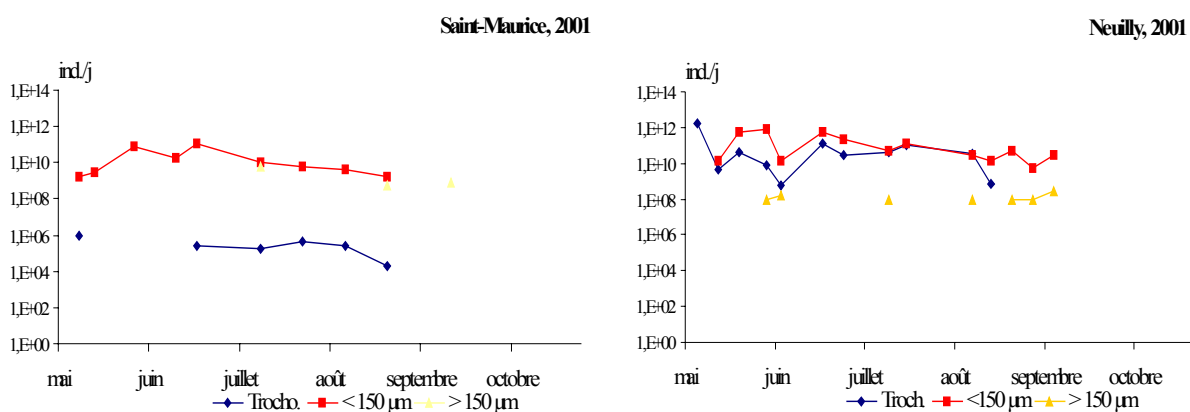


Figure 13 : Variation saisonnière des flux larvaires par classe de taille en échelle logarithmique.

#### Structure en taille

L'établissement d'une structure par taille (Fig. 14) montre à la station de Saint-Maurice une chute brutale des densités au-delà de 150  $\mu\text{m}$ , taille des premières larves capables de sédimenter. Cette chute brutale peut s'expliquer par un taux de fixation important dès 150  $\mu\text{m}$  d'où une absence dans les prélèvements d'eau. Ces suppositions sont à confirmer ou à infirmer après l'analyse des pièges. Par ailleurs, cette absence peut être causée par un taux de mortalité très important à l'âge de 15 jours, période critique où les larves doivent se fixer. Les conditions environnementales particulières, notamment des débits élevés pourraient en être la cause première. Le temps trop important entre deux relevés de pièges concernant les classes de taille ne permet pas d'en extraire des paramètres dynamiques très précis. En effet, la durée de vie des larves est d'une quinzaine de jours, du même ordre de grandeur que l'immersion du piège. Des données plus rapprochées dans le temps auraient été préférables.

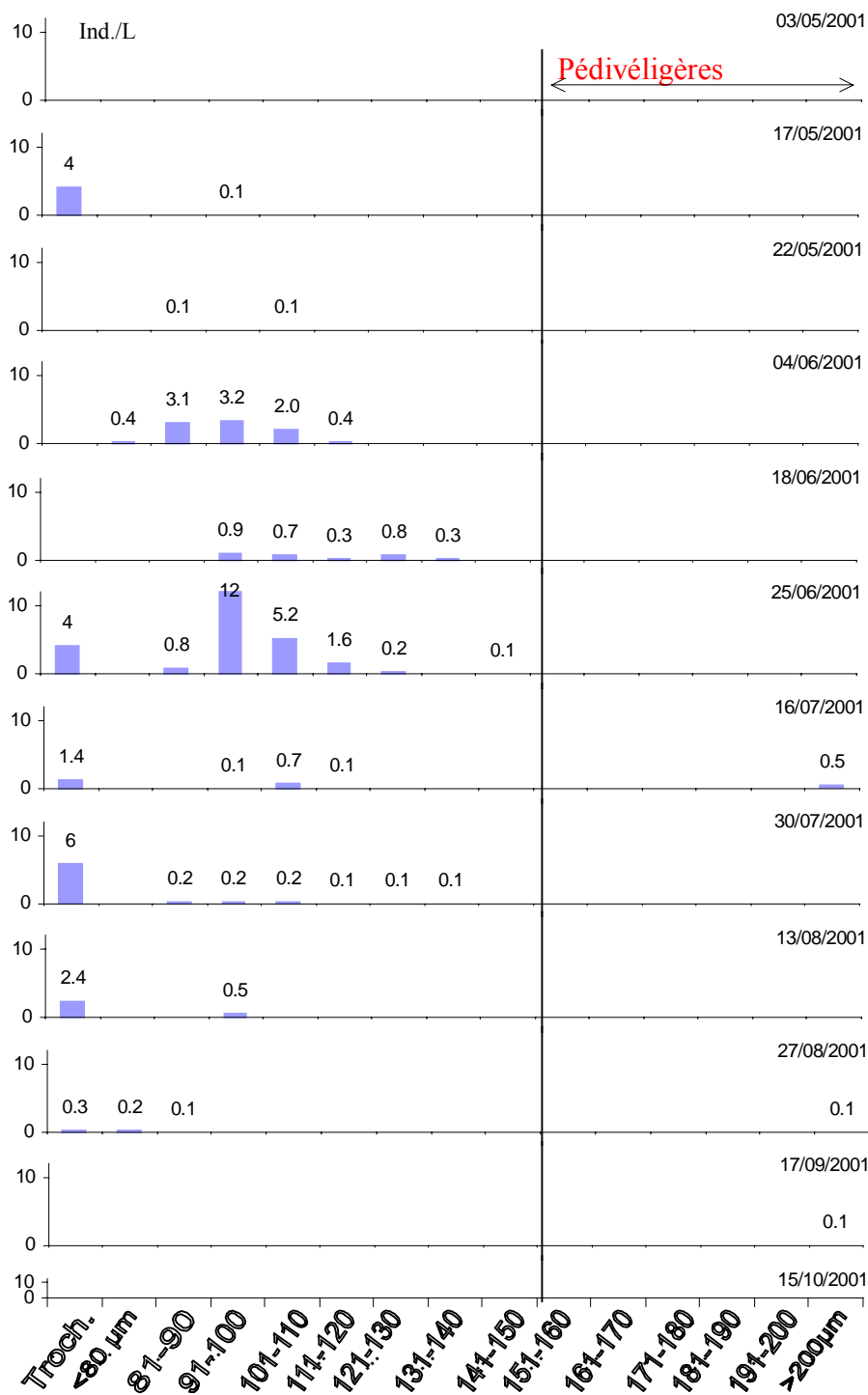


Figure 14 : Variation saisonnière des concentrations par classe d'âge des larves planctoniques à Saint-Maurice.

#### IV.2.2. Fixation sur les pièges

Le tri des pièges est particulièrement long et fastidieux puisque toute la fraction organique (animale et végétale) ainsi que la fraction minérale sont mélangées. La division des sédiments en quatre classes de taille (122 µm-500 µm, 500 µm-1 mm, 1 mm-2 mm) sur une colonne de tamis simplifie le tri.

Le volume à trier peut par ailleurs être particulièrement important selon la nature du substrat (plusieurs centaines de ml).



Des sous-échantillonnages peuvent être réalisés mais le nombre d'individus du genre *Dreissena* était en quantité bien trop faible pour réaliser cette opération sans risquer de perdre des informations.

La fraction fine est la plus longue à traiter car d'une part elle est la plus volumineuse mais en outre elle nécessite des grossissements à la loupe binoculaire plus importants et donc des temps de visualisation plus longs pour une même surface. Plus d'1/2 heure peut être nécessaire selon le substrat à l'observation d'une coupelle (10 cm de diamètre environ) bien que seules les dreissènes soient prélevées contrairement aux fractions supérieures où tous les animaux benthiques étaient extraits.

Par ailleurs, des techniques de coloration notamment au rose de Bengale permettent de distinguer plus rapidement les fractions organiques des fractions minérales mais elles peuvent difficilement être appliquées dans des échantillons trop chargés, diminuant de beaucoup la visibilité.

Une méthode consistant à placer les échantillons dans une solution de densité supérieure à celle de la matière organique pourrait permettre une séparation avec la matière inorganique plus lourde et ainsi diminuer le volume à échantillonner sous la loupe. La masse volumique des bivalves, plus importante en raison de leur coquille, pourrait être déterminée.

#### Résultats de la fraction supérieure à 500 $\mu\text{m}$

Une seule dreissène juvénile (de longueur 6,7 mm) a été trouvée dans les 19 pièges analysés (16 artificiels et 3 naturels) à la station de Saint-Maurice. Ce résultat, particulièrement problématique pour la détermination des paramètres dynamiques de la moule zébrée, nous amène à nous interroger sur la qualité des pièges utilisés. La forme du piège ou encore la matière utilisée (fibrociment) pour sa création ne sont-ils pas répulsifs à la fixation des jeunes adultes ?

Plusieurs informations nous laissent néanmoins penser que ces pièges sont adaptés. La première vient du fait que de nombreux autres bivalves ont été récupérés comme les corbicules (*Corbicula fluminea* et *C. fluminalis*) et les Spheariidea. De plus, les résultats précédents font état d'effectifs en baisse. Par ailleurs, un argument plus fort encore est que des dreissènes ont été observées lors du nettoyage des pièges de la saison 2002 en quantité non négligeable (aucun dénombrement n'a toutefois été réalisé).

Il est en outre peu probable que, dans ces conditions expérimentales, le taux de mortalité soit plus élevé à l'intérieur des pièges.

En bref, ce résultat est inutilisable pour la détermination des taux de croissance des jeunes adultes par classe de taille ou des taux de mortalité.

#### Résultats dans la fraction fine 122-500 $\mu\text{m}$

La fraction la plus fine a été traitée séparément des trois autres car les individus du genre *Dreissena* représentent les jeunes de l'année. Seule la station de Saint-Maurice a pu être traitée.

77 larves pédivéligères ont été dénombrées puis mesurées sur les 19 pièges immergés à la station de Saint-Maurice. En réalité, les larves sont présentes dans 7 pièges seulement.

Les effectifs fluctuent au cours de la saison d'étude et s'étalent de 1 à 35 individus sur une durée de deux mois et demi entre le 4 juin et le 17 août (Fig. 15). Les maximums sont atteints durant le mois d'août

Une des difficultés d'interprétation repose sur le fait qu'il n'a pas été possible de réaliser des chroniques suffisantes pour étudier les variations saisonnières des effectifs de pédivéligères. Les données présentent malheureusement de nombreux blancs dus, soit à une absence de dreissènes dans les pièges soit à une absence de relevés. L'année 2001, première année expérimentale, a été marquée par la perte de nombreux pièges. Ces derniers ont pu être emportés par le courant, détériorés lors du déplacement du bateau auquel il était rattaché. En outre, certains pièges, placés sur des pontons publics ont pu être volontairement arrachés.

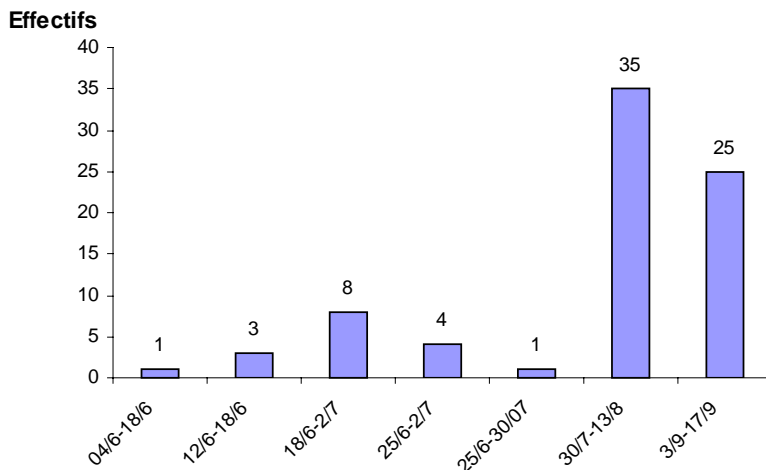


Figure 15 : Variation saisonnière des effectifs de pédiveligères dans les pièges

Les densités pour ces 7 pièges sont respectivement de 6, 18, 49, 24, 213 et 152 ind.m<sup>-2</sup> soit nettement en deçà des valeurs mesurées les années antérieures dans ce secteur qui avoisinent les 400 ind.m<sup>-2</sup> ou encore les 2 000 ind. m<sup>-2</sup> avec des maximums de 4 500 ind. m<sup>-2</sup> déjà recensées (AKOPIAN 2001). En outre, ces densités sont des densités d'adultes et non pas de pédiveligères auxquels il faudrait affecter un taux de mortalité estimé à 20 % (ALLEN et al. 1999).

Le rendement de l'implantation initiale se détermine en comparant les densités de larves sédimentées (pédiveligères) avec les flux larvaires planctoniques. Ces derniers représentent les valeurs potentielles d'individus pouvant se fixer aux pièges. Le rendement de l'implantation initiale tient alors compte d'un grand nombre de paramètres qui conduisent à faire baisser le nombre d'individus susceptibles de se fixer. Ces paramètres tels que la mort par prédation (soit à l'intérieur, soit hors du piège), la compétition intra et inter-spécifique, accentués par des variations environnementales ou encore le parasitisme, sont particulièrement difficiles à identifier et peuvent être assimilés à un paramètre unique de mortalité.

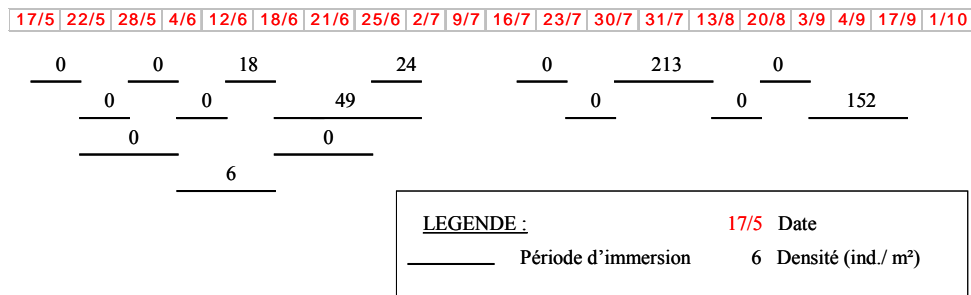


Figure 16 : Variation saisonnière des densités de pédiveligères dans les pièges

Avant le 16 juillet, aucun pédiveligère n'a été dénombré dans les prélèvements d'eau or, il y en a dans les pièges (Fig. 16). Cela pourrait induire des rendements d'implantation de l'ordre de 100 %. De plus, pour les pièges posés le 31 juillet et le 3 septembre, les flux de pédiveligères étaient respectivement de 500 et 100 ind. m<sup>-3</sup>. Les pièges étant placés à une profondeur de 3 m, cela équivalait à des densités de 1500 et 300 ind. m<sup>-2</sup> soit des densités supérieures à celles retrouvées sur les pièges.

Chez les dreissènes, s'il a été démontré que la taille est fortement corrélée à l'âge des individus (WALZ 1978), l'existence de nombreux stades planctoniques ne laisse supposer en aucun cas que la vitesse de croissance entre les différents stades soit identique. En effet, la morphologie des dreissènes subit de nombreuses modifications causées par une nette métamorphose de la forme de la coquille d'une forme arrondie vers une forme beaucoup plus profilée chez l'adulte. Il est possible qu'à une longueur fixée correspondent plusieurs largeurs selon le stade de développement. Certains travaux menés par BACHMANN (2000) ont montré des résultats similaires chez un autre bivalve *Corbicula sp.*

De ce fait, il a semblé intéressant de déterminer la relation reliant la longueur à la largeur de la dreissène pour la classe de taille des pédivéligères (Fig. 15). Comme il existe de fortes ressemblances entre les pédivéligères et certains stades de corbicules, la connaissance de cette relation est très importante.

La figure 15 met en évidence la corrélation qui existe entre la longueur  $L$  et la largeur  $l$  des pédivéligères. La relation entre les deux variables est linéaire et s'écrit :

$$l = 0,7157 L + 26,279$$

$$R^2 = 0,8032$$

La valeur moyenne de la longueur est de  $294 \mu\text{m} \pm 87,5$  contre  $236,5 \mu\text{m} \pm 64,4$  pour la largeur.

Les valeurs de longueur citées dans la littérature s'étalent entre 200 et 1000  $\mu\text{m}$  (NALEPA et SCHLOESSER 1993 ; TESTARD 1990). Aucune référence liée à la largeur n'a été recensée.

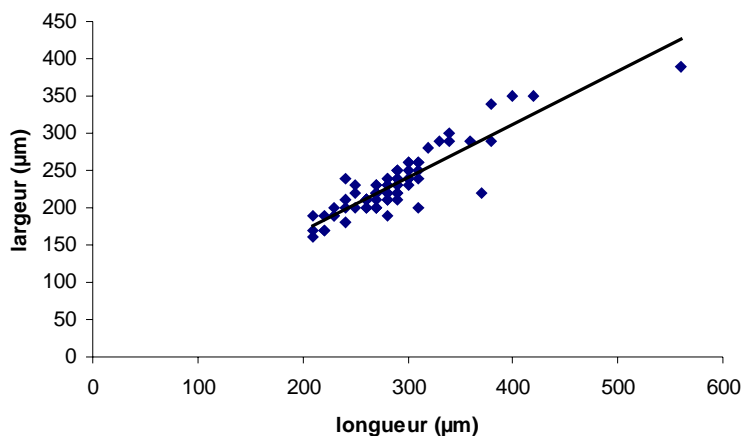


Figure 17 : Relation entre les longueurs et les largeurs mesurées sur les pédivéligères de Saint-Maurice ( $n=77$ )

Les individus prélevés dans la fraction inférieure à 500  $\mu\text{m}$  permettent la réalisation d'une structure par classe de taille (Fig. 17).

Deux couples de pièges ont été installés pendant une période commune mais sur des durées différentes. Le premier couple, 04/6-18/6 et 12/6-18/6, présente trop peu d'individus (4) pour effectuer des comparaisons. Chez le premier couple, le piège installé durant la période la plus courte présente le plus d'individus (3 contre 1) mais ne démontre rien du point de vue statistique.

Pour ce qui concerne le deuxième couple de pièges, 12/6-18/6 et 18/6-02/7, 12 individus sont recensés mais aucune structure ne se dégage permettant de déterminer des taux de migration ou de mortalité.

De plus, aucun taux de croissance ne peut être déterminé. On le fixera donc à 10  $\mu\text{m}$  dans notre cas (Fig. 18) correspondant au taux de croissance, 10  $\mu\text{m} \cdot \text{j}^{-1}$  cité dans la littérature (BORCHERDING 1991 ; D'ITRI 1997 ; TESTARD 1992). Ce taux de croissance varie toutefois selon l'âge des larves, la température et la quantité de nourriture. Le taux de croissance peut aller de 6 mm à 15mm durant la première année (MORETEAU et KHALANSKI 1994 In BACHMANN 2001).

Les pièges 25/6-02/7 et 25/6-30/7 ne sont pas comparables étant donné que le piège 25/6-30/7 est un piège "naturel" contrairement à celui 25/6-02/7 dit "artificiel" et donc de substrat différent, facteur susceptible de générer des variations dans les taux de fixation.

De même, en s'attachant à comparer deux pièges installés successivement pendant la même durée, seul le couple 04/6-18/6 et 18/6-2/7 est dans cette situation. Le premier compte un pédivéligère de 300  $\mu\text{m}$ . Après deux semaines, aucun individu n'a été retrouvé dans une classe d'âge pouvant correspondre à celle qu'il aurait atteint à cette date. Il en résulte un taux de mortalité de 100% qui se retrouve dans la littérature (BORCHERDING et DE RUYTER VAN STEVENINCK 1992), mais une seule donnée ne permet aucune conclusion valide statistiquement. Pour ce qui concerne le second piège qui dénombre 8 larves, celles-ci sont de tailles importantes, supérieures à 340  $\mu\text{m}$  mais trop peu de données permettent de déterminer une relation dans la vitesse de croissance qui, de plus, ne saurait être validée, faute de couples de pièges placés dans les mêmes conditions d'étude.

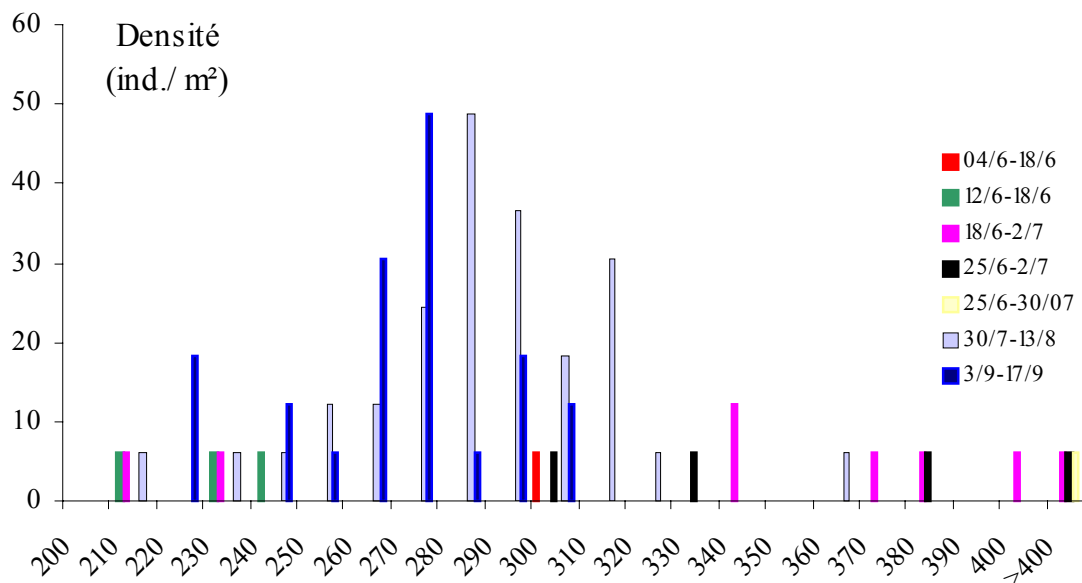


Figure 18 : Structure en taille des pédivéligères (en µm) collectés dans les différents pièges à la station de Saint-Maurice en 2001 (n = 77).

Grâce aux pièges totaux, prélevés une seule fois, à la fin de la saison de reproduction, nous disposons d'une image de la situation à cette période. Le résultat tient compte d'une part du recrutement et de l'immigration (augmentation des densités) et d'autre part de la mortalité et de l'émigration (baisse des densités). On peut alors être capable de déterminer le recrutement global des larves. Ce paramètre, capital dans le bilan annuel de l'intégration des dreissènes dans le milieu, est nul, dans notre cas, aucun individu n'ayant été recensé dans les pièges conservés près d'un mois. Toutefois, ce résultat n'est pas statistiquement significatif, pour plusieurs raisons.

La première est qu'aucun piège n'est resté immergé durant toute la saison de reproduction. Trois pièges ont toutefois été placés successivement du 25 juin au 1<sup>er</sup> octobre, respectivement du 25 juin au 30 juillet puis du 31 juillet au 3 septembre et enfin du 4 septembre au 1<sup>er</sup> octobre. Sur ces trois pièges, seulement dans le premier a été dénombré un pédivéligère. Ce résultat induirait donc un rendement global nul.

Le deuxième point litigieux est que les pièges dits "totaux" sont constitués d'un substrat naturel et ne sont donc pas les mêmes que ceux utilisés en parallèle, mais à des fréquences plus grandes, puisqu'il s'agit de pièges à substrat artificiel.

#### IV.2.3. Calcul de la fixation des pédivéligères

Après avoir réalisé des prélèvements planctoniques, une des originalités de l'étude est de vérifier à partir de ces données les densités obtenues en pédivéligères dans les pièges. La grande difficulté apparue lors de ce stage est le manque de données permettant une détermination précise du taux de mortalité, paramètre du modèle DYNAMO et encore davantage pour ce qui est du taux de fixation des pédivéligères. En effet, avant le 16/07 les prélèvements planctoniques ne dénombraient aucun individu susceptible de se fixer alors qu'il en a été observé sur quatre pièges avant cette date dont un (du 18/06 au 02/07) avec des densités de 49 ind./m<sup>2</sup>. Au contraire, durant la période du 16/07 au 30/07 ainsi que du 13/08 au 03/09, aucun individu n'a été recensé dans les pièges malgré la présence dans les prélèvements pouvant laisser supposer un taux de fixation particulièrement élevé. Ainsi seulement deux pièges nous permettent de comparer les densités simulées aux densités mesurées à savoir les pièges 30/7-13/8 et 3/9-17/9.

Le taux de mortalité est un paramètre difficile à estimer puisqu'il met en cause un grand nombre d'interaction entre l'organisme et son environnement. La part de dreissènes prélevée par les prédateurs peut être estimée par l'analyse de leurs contenus stomacaux. Ainsi, 47 % de la biomasse des proies ingérées par les Cyprinidés dans le lac Balaton (SPECZIAR *et al.* 1997) est constituée de dreissènes. Ces campagnes sont très lourdes est oblige la pêche d'un grand nombre de poissons ou encore le tir d'oiseaux. Dans le lac Ljsselmer (Pays-Bas), les prélèvements effectués par les poissons et les canards sont de 27 % à 39 % (NALEPPA et SCHLOESSER 1993). Les prélèvements en dreissènes ne sont pas homogènes et doivent varier au cours de l'année en fonction des besoins

des prédateurs (plus forte consommation pendant la période de reproduction). Notons que les observations de terrain ne permettent pas de distinguer la mortalité physiologique due à la prédation. Quant aux larves de dreissènes, elles peuvent être entraînées par l'aspiration des adultes, au même titre que toutes les particules (détritiques et vivantes) (MACISAAC 1996).

En outre, le taux de mortalité est fonction de paramètres abiotiques tels que la température, le débit et varie avec la taille des larves et augmente avec la distance parcourue selon la formule de HORVATH et LAMBERTI (1999) :

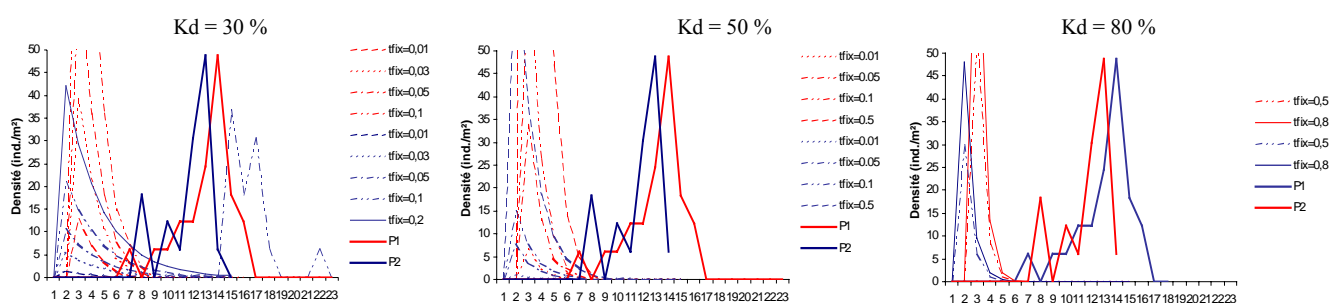
$$M = 80,1 \times e^{-0,5d}$$

avec M, le pourcentage de larves vélégères vivantes  
d, la distance parcourue à l'aval

Le modèle a donc été testé sur 3 valeurs du taux de mortalité ; 30, 50 et 80 % trouvées dans la littérature.

La fixation varie également fonction de la taille de la larve. Une augmentation de la taille d'un facteur 2 entraîne une augmentation de la masse d'un facteur 10 (NALEPPA et SCHLOESSER 1993). La taille est liée à plusieurs paramètres comme le taux de croissance, lui-même fonction de différents facteurs tels les facteurs abiotiques (débits, température, ...) et biotiques (nourriture, compétition inter et intra-spécifique). Pour ce qui est de la fixation, le paramètre à déterminer correspond à la probabilité pour qu'une larve pédivéligère s'installe sur le piège. Ce paramètre est fonction essentiellement du débit mais aucune donnée issue de la littérature ne permet une estimation précise. Nous allons faire varier ce paramètre pour les trois taux de mortalité fixés.

*Figure 19 : Comparaison des densités simulées et mesurées grâce aux pièges. En abscisse, nombre de jours passés dans le piège*



Les résultats simulés montrent que systématiquement les tailles simulées sont inférieures à celles mesurées. Ce phénomène vient du fait que le modèle détermine des densités en larves selon l'âge (en jour) depuis lequel elles sont fixées et non pas des tailles. Etant donné que les pièges n'ont pas permis de déterminer un taux de croissance, il a été fixé par défaut à  $10 \mu\text{m} \cdot \text{j}^{-1}$ . Toutefois, ce taux peut varier selon le stade larvaire, selon les conditions environnementales favorables ou, au contraire, stressantes (SPRUNG 1989). Pour une même station, des taux de croissance ont été calculés à  $10 \mu\text{m} \cdot \text{j}^{-1}$  et  $15 \mu\text{m} \cdot \text{j}^{-1}$  une autre année (BACHMANN 2000). En augmentant cette vitesse de croissance, les résultats simulés se décaleraient sur la droite et se rapprocheraient de ceux mesurés puisque les densités sont relativement bien simulées. En outre, la taille des pédivéligères, le premier jour, est fixée à  $150 \mu\text{m}$ . Les pièges ont montré des tailles minimales de  $200 \mu\text{m}$ . Ce paramètre décalerait à nouveau les courbes simulées vers la droite.

En outre, on observe que pour des valeurs identiques concernant les taux de mortalité et de fixation, la qualité de la simulation varie témoignant donc de la variabilité temporelle des deux paramètres.

### **IV.3 Biodiversité et relations biotiques au sein du macrobenthos**

Si les pièges n'ont pas permis de déterminer de façon satisfaisante les paramètres dynamiques nécessaires au modèle, ils ont en revanche récolté un très grand nombre d'individus de groupes faunistiques différents (Annexe 4).

L'analyse de ces peuplements peut nous permettre de déterminer des perturbations survenues au cours de l'année et peut expliquer les baisses de densités en dreissènes notamment à Saint-Maurice.

#### IV.3.1. Relations interspécifiques

Depuis le début de ce siècle, le nombre de plantes et d'animaux exotiques ne cesse de s'accroître dans les habitats aquatiques de l'Europe et du continent américain. Les invasions biologiques sont essentiellement d'origines involontaires et sont fortement corrélées aux activités humaines liées à l'eau. Le nombre important de connexions possibles entre l'Europe et l'Asie facilite les échanges par l'intermédiaire des canaux et des bateaux. Les transports sur de grandes distances à travers les océans à l'intérieur des ballasts des navires sont relativement importants ce qui explique les échanges de nombreuses espèces entre l'Europe et l'Amérique du Nord (KINZELBACH 1992). Toutefois, sur ce nombre d'espèces invasives seules quelques-unes font l'objet de surveillances relatives aux dommages écologiques et économiques qu'elles peuvent occasionner.

9971 individus (toutes espèces confondues) ont été retirés des sédiments lors du tris des pièges benthiques de la saison 2001 dont près de 2/3 des animaux proviennent de Saint-Maurice (62,7 %). L'analyse des pièges montre une très faible biodiversité. En dehors d'un plus grand nombre de piège à Saint-Maurice, la différence semble provenir en majeure partie de deux groupes distincts. Les oligochètes et les polychètes d'une part avec notamment *Hypania invalida*, polychète invasif et les diptères. Plus de 70 % des individus appartiennent à ces trois groupes (Fig. 20). En outre, les oligochètes sont recensés dans tous les pièges de Saint-Maurice et dans 2 pièges sur 3 à Neuilly-sur-Marne.

D'autre part, le nombre de diptères varie sensiblement entre les deux stations. Ils sont également plus nombreux à la station avale. A noter que le piège du 12 juin au 26 juin a été colonisé par 1288 diptères.

Ces groupes d'animaux, relativement euryèces, et qui donc se retrouvent dans des milieux aux conditions écologiques variables, ne sont pas caractéristiques d'une qualité d'eau qui aurait pu différer entre les deux stations. Par ailleurs, on ne retrouve aucun groupe présent exclusivement à l'une ou l'autre des stations à l'exception de deux ordres d'insectes, les zygoptères et les hétéroptères, présents en trop faible effectif pour en conclure à un résultat statistique.

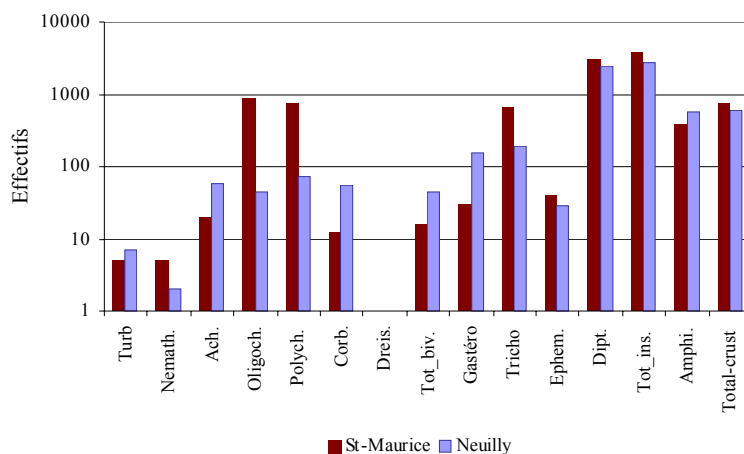
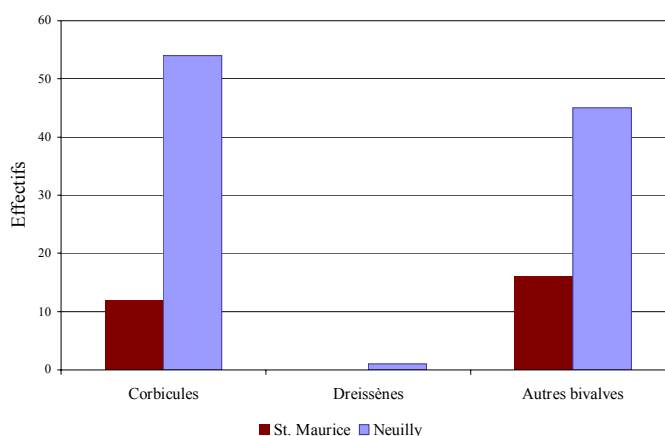


Figure 20 : Comparaison des effectifs totaux comptabilisés à deux stations de la Marne. Echelle logarithmique en ordonnée.

Les dreissènes qui peuvent représenter jusqu'à 80 % de la biomasse de la faune benthique (YOUNG et al. 1996) ne sont observées qu'à un individu à Neuilly, station où tous les bivalves sont plus nombreux (avec 78 % des individus recensés) qu'à Saint-Maurice. Les bivalves sont dominés par les corbicules ainsi que d'autres petits bivalves essentiellement des Sphaeriidae mais peu d'Unionidea (Fig. 21).

Figure 21 : Comparaison des effectifs des bivalves à deux stations de piégeage



BACHMANN (2001) a évoqué la compétition entre *Dreissena polymorpha* et la palourde chinoise *Corbicula sp* (Bivalvia) pour la nourriture et avec *Corophium curvispinum* (Amphipode) pour le substrat et la nourriture. Ces amphipodes ont été observés en abondance sur des substrats déjà fortement colonisés par les dreissènes. Les dreissènes pourraient faciliter la colonisation de *Corophium curvispinum* en créant de microhabitats autour des galets. Si les analyses ne révèlent pas de *Corophium*, en revanche, on note la très forte présence de gammares (amphipode) pouvant jouer le même rôle de compétiteur avec les dreissènes.

En outre, des études (IZVEKOVA et LVOVA-KATCHANOVA 1972 ; RICCIARDI et MACISAAC 2000 In BACHMANN 2001) ont laissé supposer que les pseudo-faecès des dreissènes pourraient favoriser le développement d'organismes tels que les Chironomidea et les oligochètes, très présents dans les échantillons.

La présence de corbicules et de gammares pourrait expliquer la baisse des populations de dreissènes. Mais on peut penser que l'association des paramètres biotiques et abiotiques ait joué un plus grand rôle. En effet, la structure des communautés benthiques est fortement liée aux conditions environnementales caractérisées par des facteurs biotiques et abiotiques (BARBAULT 1992).

Le régime hydrique particulier de 2001 avec des débits élevés durant la période de reproduction a pu entraîner une modification du substrat par érosion créant de nouveaux habitats. Ces nouveaux habitats, pour l'essentiel, inoccupés, ont pu être recolonisés par une espèce euryèce et opportuniste du type de *Dreissena* mais aussi des gammares présentant une reproduction rapide et massive, capable de supporter des conditions difficiles. La présence de dreissène est donc limitée par les forts débits.

#### IV.3.2. Indices de diversité et de similarité

Les données recueillies grâce aux pièges peuvent nous permettre de mesurer des indices de diversité pour chaque prélèvement et ainsi de les comparer au cours du temps. Cette analyse a été réalisée à Saint-Maurice et à Neuilly car l'étude faunistique concerne uniquement les espèces supérieures à 500 µm (macrobenthos).

La notion de diversité recouvre deux aspects principaux à savoir la richesse et la régularité (VERNEAUX 1973). La richesse est le nombre *S* de catégories d'éléments (par exemple le nombre d'espèces dans un écosystème ou le nombre de types d'écosystèmes dans un paysage) et la régularité représente la façon dont le nombre total *N* des individus recensés se répartissent dans les *S* catégories identifiées, par exemple la répartition du nombre *N<sub>i</sub>* des individus observés dans les espèces *i*, *i* allant de 1 à *S*.

La diversité d'une communauté peut être représentée au moyen d'indices traduisant soit la richesse, soit la régularité, soit combinant la richesse et la régularité. Par exemple l'indice de GLEASON (WASHINGTON 1984) est un indicateur de richesse, les indices de SHANNON-WEAVER et de SIMPSON (indépendant d'une hypothèse de distribution) combinent richesse et régularité, l'indice de PIELOU est un indicateur de régularité (WASHINGTON 1984).

La richesse d'une communauté peut s'exprimer par le nombre total *S* d'espèces observées, exprimé en valeur absolue ou par unité de surface.

Cette manière de faire ne tient toutefois pas compte de l'effort d'échantillonnage (on sait qu'en général, plus cet effort est important, plus il y aura d'espèces observées). Par sa formule, l'indice de GLEASON *I* en tient compte. Il est défini selon :

$$I = (S - 1) / \log N$$

Pour l'année 2001, le nombre de groupes analysés est de 26 pour Saint-Maurice et 23 pour Neuilly (Annexe 4) mais la détermination n'a pas été poussée jusqu'au niveau de l'espèce en raison du temps et de la difficulté de détermination de certains organismes. En outre, cela ne correspondait pas à l'objectif de l'étude. De ce fait, les calculs d'indices ont pu sous-estimer la valeur des stations.

L'indice de GLEASON est fondé sur l'hypothèse de la croissance logarithmique du nombre *S* d'espèces recensées en fonction du log du nombre *N* d'individus examinés. Il représente la pente de la droite obtenue en reportant en abscisse le log *N* et en ordonnée le nombre *S* d'espèces recensées. Plus la pente est élevée, c'est à dire plus le nombre *S* d'espèces recensées est élevé pour un nombre donné d'individus examinés, plus la diversité est grande. Dans nos peuplements, l'indice fluctue entre 2,7 et 5,5 à Saint-Maurice et entre 3,1 et 6,8 (Tabl. III) mais la valeur des moyennes de ces deux stations n'est pas significativement différente.

L'indice de SHANNON-WEAVER, *H'* est défini par :

$$H' = -\sum((N_i / N) \times \log(N_i / N))$$

*i* allant de 1 à *S*, le nombre d'espèces, et log étant de base 2.

Dans la nature la valeur de H' se situe en général entre 0.5 (très faible diversité) et 4.5 (dans le cas d'échantillons de grande taille de communautés complexes).

Les variations de H' (Tabl. III) peuvent être causées par des modifications naturelles et saisonnières des peuplements benthiques.

On peut noter que cet indice est indépendant d'une hypothèse de distribution et qu'il est basé sur les proportions d'espèces que l'on observe.

L'indice de régularité R de PIELOU d'un échantillon est le rapport de sa diversité H' à la diversité maximale pouvant être obtenue avec le même nombre de taxons (H'max = log S) d'où :

$$R = H' / H'max = H' / \log S \quad R \text{ compris entre } 0 \text{ et } 1.$$

L'indice de SHANNON-WEAVER peut donc être considéré comme le produit de la régularité par le nombre d'espèces exprimé en logarithme (H' = R x log S). Les faibles valeurs de R sont causées par des effectifs importants de diptères (période de reproduction de juin à juillet).

Une des difficultés à valider la valeur de ces indices est le problème de représentativité du milieu. Il n'est pas démontré que les individus recueillis dans les pièges représentent le réel peuplement de ces milieux. Certains animaux benthiques, fousseurs par exemple, ne sont pas pris en compte dans les calculs d'indice. En revanche, étant donné la reproductibilité des expériences, on peut comparer les indices et observer d'éventuelles variations spatio-temporelles puisque les méthodes de prélèvements restent les mêmes.

Tableau III : Indices de diversité calculés à Saint-Maurice et à Neuilly.

NeuillyMare	295-126	126-236	37-177	37-317	177-317	317-148	317-49	148-49	49-199				
I	55	31	37	53	33	53	27	46	49				
H	22	09	05	24	16	26	17	20	28				
R=(H/Hmax)	06	03	01	06	06	07	07	06	08				
Saint-Maurice	175-225	285-46	46-126	46-186	126-186	186-27	186-256	256-27	187-237	237-317	317-138	138-208	208-39
I	38	54	50	47	54	48	51	41	41	32	31	68	53
H	18	24	25	20	24	16	26	14	16	15	13	26	22
R=(H/Hmax)	05	06	07	05	07	04	07	04	05	05	05	07	06

Les indices de similarité permettent une mesure de la ressemblance entre la structure de deux communautés (WASHINGTON 1984).

L'indice de JACCARD I (Tabl. III) compare le nombre d'espèces présentes séparément et en commun dans deux échantillons. Cet indice est indépendant du nombre d'individus et du nombre d'espèces dans les communautés séparées. En revanche, il ne tient compte que du nombre d'espèces et pas de l'abondance dans chaque espèce.

$$I = 100 \times \frac{n_c}{n_i + n_j} \quad \text{avec } n_c \text{ le nombre d'espèces commun à } i+j$$

$n_i$ , le nombre d'espèces de i

$n_j$ , le nombre d'espèces de j

L'indice calculé dans notre étude est de 45. Cette valeur laisse suggérer que les deux stations soient proches.

Le **pourcentage de similarité dans les communautés** (PSC) prend en compte les abondances relatives dans les espèces de chacun des échantillons.

$$PSC = 100 - 0,5 \sum |a_i - b_i| \quad \text{avec } a_i \text{ et } b_i \text{ le pourcentage de l'espèce } i \text{ dans les échantillons } a \text{ et } b.$$

Le résultat après calcul donne une valeur également forte de 65,4.

A noter que ce pourcentage est efficace pour déterminer des différences de structures et des fonctionnements entre les communautés (BROCK 1977).

L'indice de PINKHAM et PEARSON B est basé sur la comparaison du plus petit et du plus grand nombre d'individus de chaque taxon dans les deux stations étudiées.



$$B = \frac{1}{k} \sum \frac{\text{MIN}(X_{ia}, X_{ib})}{\text{MAX}(X_{ia}, X_{ib})}$$

avec k le nombre de comparaison des différents taxons

$X_{ia}$   $X_{ib}$  le nombre d'individu du taxon i dans les stations a et b.

Cet indice prend en compte les abondances spécifiques aussi bien que leur présence. De plus, il est polyvalent (PINKHAM et PEARSON 1976) car il peut être utilisé sur différentes variables telles que les biomasses.

Notre valeur de B est de 0,28 traduisant une similarité moyenne causée essentiellement par les fortes variations des espèces non dominantes. L'indice de PINKHAM et PEARSON peut surestimer un changement dans les formes rares et sous-estimer un changement parmi les espèces dominantes : il est donc trop sensible aux espèces rares et pas assez aux variations des formes dominantes (BROCK 1977).

## V CONCLUSION

Les baisses d'effectifs en dreissènes constatées depuis plus de deux ans par l'intermédiaire des prélèvements planctoniques, sur la Marne en particulier, rivière la plus anthropisée des grands tributaires de la Seine, semblent être confirmées voire même accentuées, notamment à Saint-Maurice. L'analyse complémentaire des stades larvaires planctoniques et benthiques sur les pièges va dans le même sens.

L'analyse des dragages a néanmoins montré des densités plus fortes que ne le laissait présager le calcul, basé, sur les prélèvements planctoniques. L'absence de données antérieures par des méthodes directes telles que le dragage ne permet pas encore d'affirmer si cette baisse est matérialisée par la diminution des densités des colonies, ou si elle est la conséquence des dérèglements physiologiques dus aux conditions du milieu. Les dragages ont montré des différences selon les secteurs qu'il faudra définir à l'aide des autres transects encore non analysés et lier ces résultats donnés de granulométrie. L'étape suivante serait de reconstituer la mosaïque des substrats au fond, pour estimer la répartition des dreissènes par type de substrats.

Des causes biotiques (manque de nourriture, compétition interspécifique, prédation, parasitisme ou encore maladie) ou abiotiques (débits élevés, températures trop chaudes, manque de nourriture, qualité physico-chimique de l'eau modifiée, modification de l'habitat, etc.) peuvent être responsables d'un déclin des populations.

En absence de dreissènes, les paramètres dynamiques tels que le taux de croissance des postvéligères et des juvéniles ou encore les taux de filtration ne peuvent être déterminés. Un nombre d'individus suffisant à l'établissement d'une structure en taille des jeunes adultes pendant des intervalles de temps constants aurait permis de comparer l'évolution de ces cohortes et d'en dégager des vitesses de croissance ou encore des taux de mortalité. Ces paramètres, essentiels à l'intégration des dreissènes dans un modèle écologique, devront être déterminés prioritairement dans les campagnes futures. Il sera intéressant de poursuivre l'analyse des pièges sur les autres stations afin de confirmer ou d'infirmer les absences de dreissènes au stade benthique dans les stations de la Marne.

Pour cela, l'utilisation d'un nouveau type de piège, le piège "vertical" (triplicat), permettra des comparaisons avec les pièges artificiels. En outre, les pièges ont été installés en 2002 à des fréquences régulières à chaque station pendant deux semaines et en parallèle, un piège a été posé pour une durée de quatre semaines, recoupant deux autres pièges, afin de mieux mettre en évidence les variations des taux de recrutement et de mortalité qui font défaut pour l'année 2001.

Pour ce qui concerne les populations planctoniques, le prélèvement de 10 litres d'eau semble trop insuffisant. Il représente même un des problèmes principaux à l'échec de la détermination des paramètres recherchés. Toutefois, il est à signaler que le temps nécessaire aux tris des données est extraordinairement long compte tenu de la très grande quantité de données. De ce fait, il serait peut-être souhaitable dans un premier temps de se limiter exclusivement au tri des dreissènes sans tenir compte des autres peuplements benthiques. En cas de résultats nécessitant des analyses plus fines, le tri des autres groupes pourrait apporter des éléments d'information. Il est toutefois à noter que si cela est possible pour le traitement des pièges, cela est davantage problématique pour l'étude des dragages qui nécessite de brûler les sédiments afin d'en extraire des données concernant la granulométrie et les taux en matière organique des sédiments. Les données faunistiques seront alors définitivement perdues. Si la nature du substrat représente un facteur sans doute déterminant dans la sélection de l'habitat des dreissènes, les campagnes de plongée à l'aide du Surber ainsi que l'utilisation de pièges dis "naturels" permettront de le vérifier.

Ces données devront enrichir nos connaissances et seront synthétisées dans un modèle qu'il faudra valider, à l'échelle de centaines de Km de rivières. L'aménagement de la Seine (darses, zones portuaires, bras morts, carrières mises en eau) entraînant l'augmentation de la proportion des substrats durs, pourrait avoir été un facteur important de la colonisation massive de la Seine par les dreissènes (YANKOVITCH et HAFNER 1993). En effet, la Loire, rivière pourtant eutrophisée ne semble pas colonisée à un degré comparable. Il sera intéressant d'explorer la réponse du modèle en faisant varier la proportion des substrats durs au niveau de la Seine. La diminution de la disponibilité en nourriture pourrait contribuer au déclin des dreissènes. La dreissène semble sensible au statut trophique de l'écosystème : elle n'est pas signalée dans les milieux ultra-oligotrophe ni dans les milieux eutrophes. En raison des interactions complexes entre les communautés biologiques, la réponse en terme de l'oxygénation peut être inattendue. Dans l'état d'eutrophisation actuelle, les dreissènes peuvent représenter un facteur important de perte pour le phytoplancton au stade adulte mais aussi au stade larvaire (REEDERS et al. 1989 ; MACISAAC et al. 1992) en détournant alors vers le fond les producteurs primaires sous forme de pseudofaeces, matière organique consommatrice d'oxygène. Comme la respiration d'organismes n'est en outre

pas négligeable dans le bilan d'oxygénation (BACHMANN et USSEGLIO-Polatera 1999 ; GARNIER et *al.* 1999), on peut penser qu'un recul de l'invasion contribuerait à réduire le déficit en oxygène. Des scénarios croisés d'eutrophisation et d'aménagement pourront également être testés afin de permettre une meilleure gestion des écosystèmes aquatiques.

## VI REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AKOPIAN M. (1999). Cinétique et rôle du zooplancton dans les flux de matières particulaires : du lac de Der-Chantecoq (réservoir de la Marne) à l'estuaire de la Seine. Thèse Doctorat d'Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.
- AKOPIAN M., J. GARNIER, P. TESTARD, et A. FICHT (2001). Estimating the Benthic Population of *Dreissena polymorpha* and Its Impact in the Lower Seine River, France. *Estuaries*. **24**, 1003-1014.
- ALLEN Y. C., B. A. THOMPSON et C. W. RAMCHARAN (1999). Growth and Mortality Rates of the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*, in the Lower Mississippi River. *Can. J. Fish. Aqu. Sc.* **56** (5), 748-759.
- ANNONI D., I. BIANCHI, A. GIROD et M. MARIANI (1978). Inserimento di *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Mollusca, Bivalvia) nelle malacocenosi costiere del Lago di Garda (Nord Italia). *Quad. Civ. Stn. Idrobiol.* Milan. **6**, 1-84. In T.F. NALEPA et D. W. SCHLOESSER (1993). Zebra mussels : biology, impact, and control. Lewis publisher, Boca Raton. 810 pp.
- BACHMANN V. (2000). Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula spp.* et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et des effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Thèse de Doctorat, Université de Metz. 228 pp.
- BACHMANN V. (2001). Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle : biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. *Arch. Hydrobiol.* **151** (2), 263-281.
- BACHMANN V. et P. USSEGIO-POLATERA (1999). Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river : the Moselle. *Hydrobiologia*. **289**, 119-137.
- BARBAULT R. (1992). Ecologie des peuplements-structure, dynamique et évolution, Masson, Paris. 273p.
- BEETON A. M. (1997). Impact of non-indigenous species on the ecosystem of the Laurentian Great Lakes. University of Joensuu, Publications of Karelian Institute. **117**, 368-374.
- BERLY A. (1989). Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône. Thèse de Doctorat, Université de Lyon. V. BACHMANN (2000). Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula spp.* et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et des effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Thèse de Doctorat, Université de Metz. 228 pp.
- BIJ DE VAATE A. (1991). Colonization of the german part of the river Rhine by the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Pelecypoda Corbiculidae). *Bul. Zool. Mus. Amsterdam*. **13** (2), 13-16
- BLANCHE M. (1867). Sur l'occurrence de *Dreissena polymorpha* dans la Seine. *Bull. Soc. Sc. Nat. Rouen*. **2**, 69-70.
- BORCHERDING J. (1991). The annual reproductive cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in lakes. *Oceanologia*. **87**, 208-218.
- BORCHERDING J. et E. D. DE RUYTER VAN STEVENINCK (1992). Abundance and growth of *Dreissena polymorpha* larvae in the water column of the river Rhine during downstream transportation, p. 29-44. In D. NEUMANN and H. A. JENNER (eds), The zebra mussel *Dreissena polymorpha*: ecology, biological monitoring and first applications in the water quality management, Vol. 4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- BROCK D. A. (1977). Comparaison of community similarity indexes. *J. Wat. Poll. Control Fed.* **49**, 2488-2494.
- BURLAKOVA L. E., A. Y. KARATAYEV et D. P. MOLLOY (1998). Field and laboratory Studies of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Infection by the Ciliate *Conchophthirus acuminatus* in the republic of Belarus. *Journal of Invertebrate Pathology*. **71** (3), 251-257.
- GARNIER J., G. BILLEN et S. SERVAIS (1992). Physiological characteristics and ecological role of small and large sized bacteria in a polluted river (Seine river, France). *Archiv. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* **37**, 83-94.
- GARNIER J., G. BILLEN et M. COSTE (1995). Seasonal succession of diatoms and Chlorophyceae in the drainage network of the river Seine : observation and modelling. *Limnol. Oceanograph*. **40**, 750-765.
- GARNIER J., G. BILLEN, Ph. HANSET, P. TESTARD et M. COSTE (1998). Développement algal et eutrophisation. Chapitre 14. In La Seine en son bassin. Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé. M. Meybeck, G de Marsily et F Fustec eds. Elsevier, Paris. 593-626.
- GARNIER J., G. BILLEN et L. PALFNER (1999). Understanding the oxygen budget of the Mosel drainage network with the concept of heterotrophic/autotrophic sequences : the RIVERSTRAHLER approach. *Hydrobiologia*. **410**, 151-156.

- HAAS F. (1929). Bronn, Klassen und Ordnungen des Tiers Reich III. Abteilung : Bivalvia (Muscheln). Akademische Verlagsgesellschaft, B.H. Leipzig. In F.M. D'ITRI (1997). Zebra mussel and Aquatic Nuisance Species. Lewis Publishers. Boca Raton. 638 pp.
- HEBERT P. D. N., B. W. MUNCASTER et G. L. MACKIE (1989). Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas) : a new mollusc in the Great lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**, 1587-1591.
- HORVATH T. G., G. A. LAMBERTI, D.M. LODGE et W.M. PERRY (1996). Zebra mussel dispersal in lake-stream systems : source sink dynamics ? *J. N. Am. Benthol. Soc.* **15**, 564-575.
- HORVATH T. G. et G. A. LAMBERTI (1999). Mortality of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, veligers during downstream transport. *Freshwater Biology.* **42** (1), 69-76.
- ITRI D' F. M. (1997). Zebra mussel and Aquatic Nuisance Species. Lewis Publishers. Boca Raton. 638 pp.
- IZVEKOVA E. I. et A. A. LVOVA-KATCHANOVA (1972). Sedimentation of suspended matter by *Dreissena polymorpha* Pallas and its subsequent utilization by chironomidae larvae. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **19** (2), 203-210.
- JENNER H. A., J. W. WHITEHOUSE, C. J. L. TAYLOR et M. KHALANSKI (1998). Coolong water management in European power stations : biology and control of fouling. *Hydroécologie appliquée.* **10** (1-2), 1-225.
- KACANOVA P. (1961). Some data on the reproduction of *Dreissena polymorpha* Pallas in the Uchinsk reservoir. In M. SPRUNG (1990). Cost of reproduction : a study on metabolic requirements of the gonads and fecundity of the bivalve *Dreissena polymorpha*. *Malacologia.* **33** (1-2), 63-70.
- KARATAYEV A. Y. (1995). Factors determining the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* in lakes, dam reservoirs and channel. Proceeding of the V<sup>th</sup> International Zebra Mussel and other Aquatic Nuisance Organisms Conference. Toronto, Canada. 494 pp.
- KARATAYEV A. Y., L. E. BURLAKOVA et D. K. PADILLA (1997). The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *J. Shellfish Res.* **16** (1), 187-203.
- KINZELBACH R. (1992). The main features of the phylogeny and dispersal of the Zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Limnologie Aktuell.* **4**, 6-17.
- KOUSSOURIS T. S. et M. PUGH-THOMAS (1982). Macrozoobenthic studies in Lake Trichonis, Western Greece. *Thalassographica.* **5**, 17-25.
- KRYGER J., et H. U. RIISGARD (1988). Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves. *Oecologia.* **77**, 34-38.
- LUDYANSKIY M. L., D. McDONALD et D. MCNEILL (1993). Impact of the Zebra mussel, a bivalve invader. *BioSc.* **43**, 533-544.
- MACISAAC H. J. (1996). Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. *Am. Zool.* **36**, 287-299.
- MACISAAC H. J., W.G. SPRULES, O. E. JOHANSSON et J. H. LEACH (1992). Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Oceanologia* **92**, 30-39.
- MACKIE G. L. (1991). Biology of the exotic zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in relation to native bivalves and its potential impact in Lake St.-Clair. *Hydrobiologia.* **249**, 251-268.
- MCMAHON R. F. (1991). Mollusca : Bivalvia., *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates.* J. H. THORP et A. P. COVICH (ed), 315-399.
- MOLLOY D. P. (1998). The potential for using biological control technologies in the management of *Dreissena spp.* *J. Shellfish Research.* **17** (1), 177-183.
- MORETEAU J. C. et M. KALHANSKI (1994). Settlements and growth of the *Dreissena polymorpha* in the raw water circuit of the Cattenom nuclear power plant (Moselle, France). In V. BACHMANN (2000). Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula spp.* et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et des effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Thèse de Doctorat, Université de Metz. 228 pp.
- NALEPA T. F. et D. W. SCHLOESSER (1993). Zebra mussels : biology, impact, and control. Lewis publisher, Boca Raton. 810 pp.
- NOORDHUIS R., H. H. REEDERS, et A. BIJ DE VAATE (1992). Filtration rate and pseudofaeces production in zebra mussels and their application in water quality management, p. 101-114. In D. Neumann and H. A. JENNER (eds.), The zebra mussel *Dreissena polymorpha*: ecology, biological monitoring and first applications in the water quality management, Vol. 4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- NUTTALL C. P. (1990). Review of the Caenozoic heterodont bivalve superfamily *Dreissenacea*. *Palaeontology.* **33**, 707-737.
- PINCKAM C. F. A. et J. G. PEARSON (1976). Application of a new coefficient of similarity to pollution surveys. *J. Wat. Control Fed.* **48**, 717-723.
- RAMCHARAN C. W., P. K. PADILLA et S. I. DODSON (1992). Models to predict potential and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**, 2611-2620.

- REEDERS, H. H., A. BIJ DE VAATE, et F. J. SLIM. (1989). The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biology*. **22**, 133-141.
- RICCIARDI A. et H. J. MACISAAC (2000). Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. In BACHMANN V. (2001). Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle : biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. *Arch. Hydrobiol.* **151** (2), 263-281.
- SPECZIAR A., L. TÖLG et P. BIRO (1997). Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *J. Fish Biology*. **6**, 1109-1124.
- SPRUNG M. (1987). Ecological requirement of developing *Dreissena polymorpha* eggs. *Arch. Hydrobiol.* **79**, 69-86.
- SPRUNG M. (1989). Field and laboratory observations of *Dreissena polymorpha* larvae : abundance, growth, mortality and food demands. *Arch. Hydrobiol.* **115**, 537-561.
- SPRUNG M. (1990). Cost of reproduction : a study on metabolic requirements of the gonads and fecundity of the bivalve *Dreissena polymorpha*. *Malacologia*. **33** (1-2), 63-70.
- SPRUNG M. et U. ROSE (1988). Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*. *Oecologia*. **77**, 526-532.
- STANCZYKOWSKA A. (1977). Ecology of *Dreissena polymorpha* (pall.) (Bivalvia) in Lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **24**, 461-530.
- STANCZYKOWSKA A. et K. LEWANDOWSKI (1993). Thirty Years of Studies of *Dreissena polymorpha* Ecology in Mazurian Lakes of Northeastern Poland. Chapitre 1, 3-38. In T. F. NALEPA ET D.W. SCHLOESSER (EDS). Zebra mussel : biology, impact, and control. Lewis publisher, Boca Raton. 810 pp.
- STANCZYKOWSKA A. et K. LEWANDOWSKI (1994). Effects of filtering activity of *Dreissena polymorpha* (Pall.) on the nutrient budget of the littoral of Lake Mikolajskie. *Hydrobiologia*. **251**, 73-79.
- STOECKEL J. N., C. J. GAGEN, J. W. PHILLIPS et L. C. LEWIS. (1997). Population dynamics and potential ecological impacts of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, infestation on Lake Dardanelle, Arkansas. Conference Proceedings, Seventh International Zebra Mussel and Aquatic Nuisance Species Conference. Ontario Hydro, Toronto, Ontario.
- STRAYER D. et L. D. SMITH (1993). The distribution of *Dreissena polymorpha* in estuaries and brackish water, p. 715-728. In T. F. NALEPA et D. W. SCHLOESSER (1993). *Zebra mussels : biology, impact, and control*. Lewis publisher, Boca Raton. 810 pp.
- TESTARD P. (1990). Eléments d'écologie du Lamellibranche invasif *Dreissena polymorpha* Pallas. Etude de la dispersion des larves en région parisienne et de leur fixation. Thèse Doctorat d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6. 357 pp.
- TESTARD, P. (1992). L'envahissement des milieux aquatiques par la dreissène. Inconvénients, risques pour les réseaux de distribution. *Evolution de la qualité de l'eau dans les réseaux de distribution* (Juillet-août, 87e année). 369-373.
- VERNEAUX J. (1973). Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura) : recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie. Thèse Doctorat, Université de Besançon. 257 pp.
- WALZ N. (1978). The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in lake Constance. I. Pattern of activity, feeding and assimilation efficiency. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* **55**, 111-121.
- WALZ N. (1992). New invasions, increase, and Ecological Equilibrium of *Dreissena polymorpha* populations in Central and Southern European Lakes and Rivers. *J. Shellfish. Res.* **11**, 241-248.
- WASHINGTON H. G. (1984). Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Wat. Res.* **18**, 653-694.
- YANKOVITCH T. L. et G. D. HAFFNER (1993). Habitat selectivity by the Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on artificial substrates in the Detroit River. In T. F. NALEPA et D. W. SCHLOESSER 1993. *Zebra mussels : biology, impact, and control*. Lewis publisher, Boca Raton. 810 pp.
- YOUNG B. L., D. K. PADILLA, D. W. SCHNEIDER et S. W. HEWETT (1996). The importance of size-frequency relationship for predicting ecological impact of zebra mussel populations. *Hydrobiologia*. **332**, 151-158.

# ANNEXES

**Annexe 1 : Sites de dragage sur la Marne**

**Annexe 2a : Inventaire faunistique des dragages, en densité.**

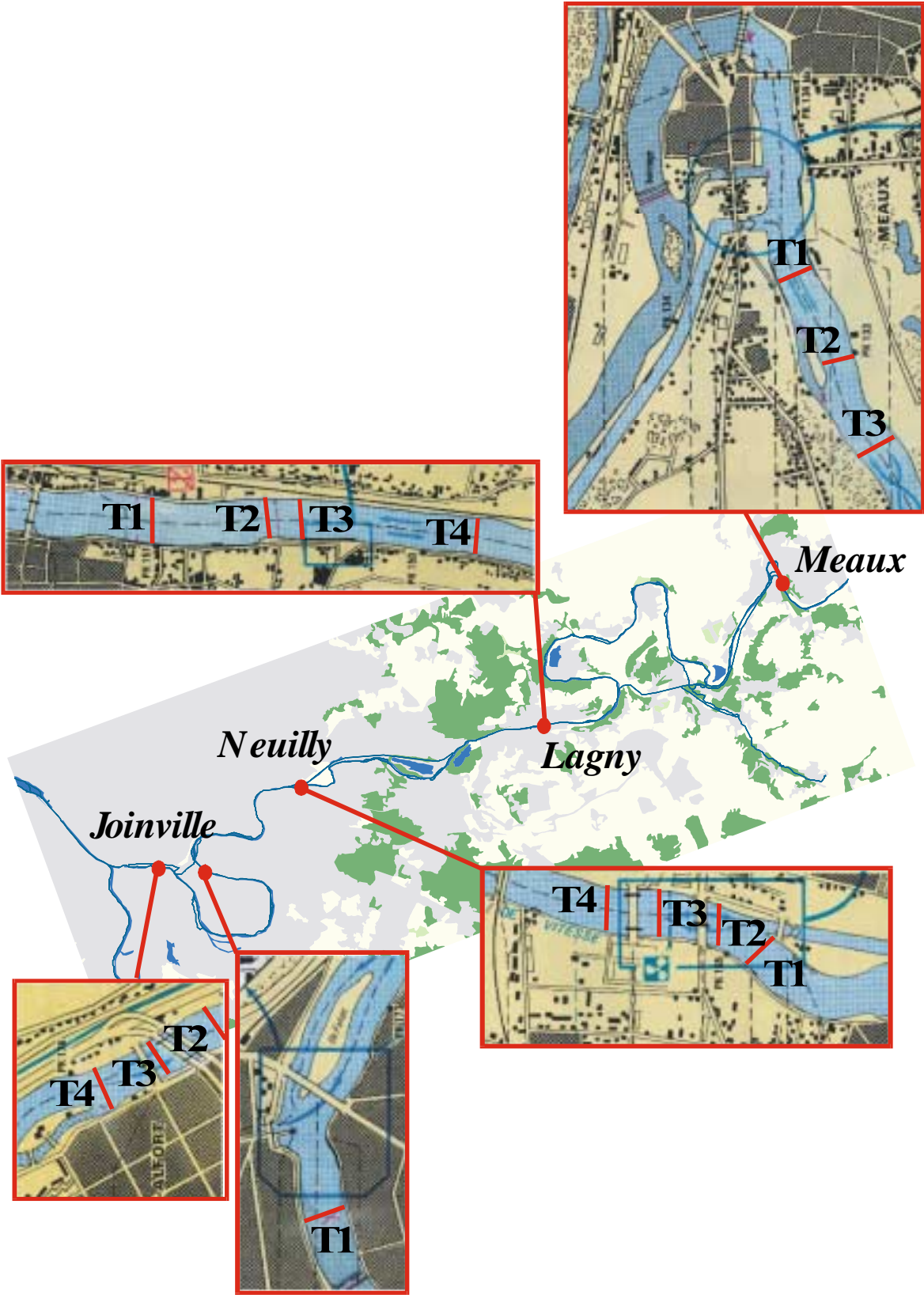
**Annexe 2b : Densités de dreissènes simulées et mesurées par classe de taille**

**Annexe 3 : Concentration larvaire mesurée grâce aux prélèvements planctoniques**

**Annexe 4 : Inventaire du macrobenthos (> 500 µm) dans les pièges.**

**Annexe 5 : Programme de calcul de l'estimation du taux de fixation des pédivéligères**

Annexe 1 : Sites de dragage sur la Marne







### Annexe 3 : Concentration larvaire mesurée grâce aux prélèvements planctoniques

Date	ind/l Troch.	ind/l < 80	ind/l 81-90	ind/l 91-100	ind/l 101-110	ind/l 111-120	ind/l 121-130	ind/l 131-140	ind/l 141-150	ind/l 151-160	ind/l 161-170	ind/l 171-180	ind/l 181-190	ind/l 191-200	ind/l > 200
03/05/2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
06/05/2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17/05/2001	4	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22/05/2001	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28/05/2001	0	0	0.1	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
04/06/2001	0	0.36	3.06	3.24	1.98	0.36	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12/06/2001	0	0.36	3.06	3.24	1.98	0.36	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18/06/2001	0	0	0	0.9	0.7	0.3	0.8	0.3	0	0	0	0	0	0	0
21/06/2001	0	0	0	0.9	0.7	0.3	0.8	0.3	0	0	0	0	0	0	0
25/06/2001	4	0	0.8	12	5.2	1.6	0.2	0	0.1	0	0	0	0	0	0
02/07/2001	4	0	0.8	12	5.2	1.6	0.2	0	0.1	0	0	0	0	0	0
16/07/2001	1.4	0	0	0.1	0.7	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
23/07/2001	1.4	0	0	0.1	0.7	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5
30/07/2001	6	0	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0	0	0	0	0	0	0
13/08/2001	2.4	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20/08/2001	2.4	0	0	0.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27/08/2001	0.3	0.2	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
03/09/2001	0.3	0.2	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
17/09/2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
01/10/2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
15/10/2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Saint-Maurice.

Date	ind/l Troch.	ind/l < 80	ind/l 81-90	ind/l 91-100	ind/l 101-110	ind/l 111-120	ind/l 121-130	ind/l 131-140	ind/l 141-150	ind/l 151-160	ind/l 161-170	ind/l 171-180	ind/l 181-190	ind/l 191-200	ind/l > 200
14/05/2001	74	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21/05/2001	0.3	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28/05/2001	4	0	0.53	13.78	11.13	1.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0
06/06/2001	1	0	0	0	3.78	12.96	8.64	1.35	0	0	0	0	0.27	0	0
11/06/2001	0.1	0	0	0	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0.2
18/06/2001	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25/06/2001	22	0	0	0	24.42	34.78	11.84	1.48	1.48	0	0	0	0	0	0
02/07/2001	6	0.1	0.313	1.9792	1.97917	0.3125	0.3125	0	0	0	0	0	0	0	0
17/07/2001	5	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
23/07/2001	12	0	5.25	7.875	0.875	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14/08/2001	5	0.1	0.2	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
20/08/2001	0.1	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27/08/2001	0	0	0	0.99	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.11
03/09/2001	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1
10/09/2001	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0	0.2	0	0	0	0	0	0.3

Neuilly.

## Annexe 4 : Inventaire du macrobenthos (> 500 µm) dans les pièges.

Nombre total d'individus 9971	Saint-Maurice														Total S <sup>1</sup> -Maurice
	Dates d'exposition des pièges														
	17/5-22/5	28/5-4/6	4/6-12/6	4/6-18/6	12/6-18/6	18/6-2/7	18/6-25/6	25/6-2/7	16/7-23/7	23/7-30/7	30/7-13/8	13/8-20/8	20/8-3/9	3/9-17/9	
Spongiaires	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Cnidaires	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Turbélarisés						1						1	2	1	5
Némathelminthes	2								1				1	1	5
Bryozoaires	x	x		x	x		x	x	x		x	x	x	x	x
Achètes		1	1	2		1	4	2		6		1	2		20
Oligochètes	211	58	12	99	26	144	64	143	33	17	6	23	30	22	888
Polychètes	426	49	57	122	11	17	29	11		1		1	3		727
<b>Total annélides</b>	<b>637</b>	<b>108</b>	<b>70</b>	<b>223</b>	<b>37</b>	<b>162</b>	<b>97</b>	<b>156</b>	<b>33</b>	<b>24</b>	<b>6</b>	<b>25</b>	<b>35</b>	<b>22</b>	<b>1635</b>
Corbicules	1	3	1	4	1	1	1								12
<b>Dreissènes</b>															<b>0</b>
Autres bivalves	8	1										4	3		16
<b>Total bivalves</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>3</b>		<b>28</b>
Gastéropodes	1	1				2	6		1	2	2	2	9	4	30
<b>Total mollusques</b>	<b>10</b>	<b>5</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>7</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>13</b>	<b>7</b>	<b>58</b>
Trichoptères sans étuis		200	60	20	13	67	10	16	3	10	5	32	162	38	636
Trichoptères à étuis			1		1	4					1	3	5	6	21
<b>Total trichoptères</b>	<b>0</b>	<b>200</b>	<b>61</b>	<b>20</b>	<b>14</b>	<b>71</b>	<b>10</b>	<b>16</b>	<b>3</b>	<b>10</b>	<b>6</b>	<b>35</b>	<b>167</b>	<b>44</b>	<b>657</b>
Zygotères					1			1							2
Ephéméroptères		5	8	7	2	2	2	1	1			1	5	6	40
Diptères	56	186	63	552	92	887	144	623	47	102	67	31	178	17	3045
Hétéroptères															0
Coléoptères					1								3	1	5
Mégaloptères															0
Plannipennes															0
<b>Total insectes</b>	<b>56</b>	<b>391</b>	<b>132</b>	<b>579</b>	<b>110</b>	<b>960</b>	<b>156</b>	<b>641</b>	<b>51</b>	<b>112</b>	<b>73</b>	<b>67</b>	<b>353</b>	<b>68</b>	<b>3749</b>
Hydrachariens	13	10		3	1	8	1	1	1			1	2		41
Conchostracés		1		1											2
Crustacés Cladocères			1	2		79	13	54				1			150
Crustacés Copépodes	27	35	3	56	23	3	32	5				1			185
Crustacés Amphipodes	25	13	51	67	74	33	42	7	2	7	6	13	45	12	397
Crustacés Isopodes	3	5	1	1	2	1	3	1				2			19
Crustacés Décapodes		1		1											2
<b>Total crustacés</b>	<b>55</b>	<b>55</b>	<b>56</b>	<b>128</b>	<b>99</b>	<b>116</b>	<b>90</b>	<b>67</b>	<b>2</b>	<b>7</b>	<b>6</b>	<b>17</b>	<b>45</b>	<b>12</b>	<b>755</b>
<b>Total arthropodes</b>	<b>124</b>	<b>456</b>	<b>188</b>	<b>710</b>	<b>210</b>	<b>1084</b>	<b>247</b>	<b>709</b>	<b>54</b>	<b>119</b>	<b>79</b>	<b>85</b>	<b>400</b>	<b>80</b>	<b>4545</b>
<b>Total</b>	<b>773</b>	<b>569</b>	<b>259</b>	<b>937</b>	<b>248</b>	<b>1250</b>	<b>351</b>	<b>865</b>	<b>89</b>	<b>145</b>	<b>87</b>	<b>113</b>	<b>451</b>	<b>111</b>	<b>6248</b>

	Neuilly sur Marne									Total Neuilly/Marne	Total par taxon	Pourcentages Neuilly/M.	Pourcentages S <sup>1</sup> -Maurice
	29/5-12/6	12/6-26/6	3/7-17/7	3/7-31/7	17/7-31/7	31/7-14/8	31/7-4/9	14/8-4/9	4/9-19/9				
Spongiaires	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
Cnidaires			x	x		x	x	x		x	x		
Turbélarisés					1			6		7	12	58.3	41.7
Némathelminthes			2							2	7	28.6	71.4
Bryozoaires				x				x		x	x		
Achètes	1		2	35	5	1	5	6	3	58	78	74.4	25.6
Oligochètes		1	12	18	1	9		3		44	932	4.7	95.3
Polychètes		34		16		4		5	15	74	801	9.2	90.8
<b>Total annélides</b>	<b>1</b>	<b>35</b>	<b>14</b>	<b>69</b>	<b>6</b>	<b>14</b>	<b>5</b>	<b>14</b>	<b>18</b>	<b>176</b>	<b>1811</b>	<b>9.7</b>	<b>90.3</b>
Corbicules	4			32			3	15		54	66	81.8	18.2
<b>Dreissènes</b>							1			<b>1</b>	<b>1</b>	<b>100.0</b>	<b>0.0</b>
divers bivalves	1	4		4		4		23	9	45	61	73.8	26.2
<b>Total bivalves</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>36</b>	<b>0</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>24</b>	<b>24</b>	<b>100</b>	<b>128</b>	<b>78.1</b>	<b>21.9</b>
Gastéropodes	5	6	1	9	5	7	68	36	15	152	182	83.5	16.5
<b>Total mollusques</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>45</b>	<b>5</b>	<b>11</b>	<b>71</b>	<b>60</b>	<b>39</b>	<b>252</b>	<b>310</b>	<b>81.3</b>	<b>18.7</b>
Trichoptères sans étuis	2	48	25	9	9	39	10	11	3	156	792	19.7	80.3
Trichoptères à étuis		6	1	2		26				35	56	62.5	37.5
<b>Total trichoptères</b>	<b>2</b>	<b>54</b>	<b>26</b>	<b>11</b>	<b>9</b>	<b>65</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>191</b>	<b>848</b>	<b>22.5</b>	<b>77.5</b>
Zygotères										0	2	0.0	100.0
Ephéméroptères	17	8	1		2	1				29	69	42.0	58.0
Diptères	1	1288	831	7		53		253	2	2435	5480	44.4	55.6
Hétéroptères	1			1				5	4	11	11	100.0	0.0
Coléoptères								7		7	12	58.3	41.7
Mégaloptères										0	0	0.0	0.0
Plannipennes										0	0	0.0	0.0
<b>Total insectes</b>	<b>21</b>	<b>1350</b>	<b>858</b>	<b>19</b>	<b>11</b>	<b>119</b>	<b>10</b>	<b>276</b>	<b>9</b>	<b>2673</b>	<b>6422</b>	<b>41.6</b>	<b>58.4</b>
Hydrachariens			3			1				4	45	8.9	91.1
Conchostracés										0	2	0.0	100.0
Crustacés Cladocères										0	150	0.0	100.0
Crustacés Copépodes										0	185	0.0	100.0
Crustacés Amphipodes	55	106	6	158	44	43	71	58	37	578	975	59.3	40.7
Crustacés Isopodes	11	2	1	5			6		3	28	47	59.6	40.4
Crustacés Décapodes	2			1						3	5	60.0	40.0
<b>Total crustacés</b>	<b>68</b>	<b>108</b>	<b>7</b>	<b>164</b>	<b>44</b>	<b>43</b>	<b>77</b>	<b>58</b>	<b>40</b>	<b>609</b>	<b>1364</b>	<b>44.6</b>	<b>55.4</b>
<b>Total arthropodes</b>	<b>89</b>	<b>1458</b>	<b>868</b>	<b>183</b>	<b>55</b>	<b>163</b>	<b>87</b>	<b>334</b>	<b>49</b>	<b>3286</b>	<b>7831</b>	<b>42.0</b>	<b>58.0</b>
<b>Total</b>	<b>100</b>	<b>1503</b>	<b>885</b>	<b>297</b>	<b>66</b>	<b>189</b>	<b>163</b>	<b>414</b>	<b>106</b>	<b>3723</b>	<b>9971</b>	<b>37.3</b>	<b>62.7</b>

## **Annexe 5 : Programme de calcul de l'estimation du taux de fixation des pédivéligères**

```

'DYNAMO

DIM cl(365): 'conc larvaire fixables au temps t (nb/m3)

DIM nb(365): 'nb(a) moules fix,es d'age a au temps t (nb/mý)
DIM nbtp(365): 'nb(a) au temps pr,c,dent

DECLARE SUB graph (nb())

kd = .001: 'jour-1
tfix = .01: 'jour-1
prof = 3: 'm

tmax = 30: 'jour
clmax = 60

CLS
PRINT
INPUT "station (8caract)"; TITRES$
INPUT "chemin (eg c:\moulfrit)"; disk$
disk$ = "c:\modele\"
fileflxlarv$ = disk$ + TITRES$ + ".fil"

OPEN fileflxlarv$ FOR INPUT AS #1

INPUT #1, t$, cl$

FOR n = 1 TO 365
  INPUT #1, t, cl(t)
NEXT n

CLOSE #1

DO

SCREEN 0

PRINT
PRINT

INPUT " tx de mortalit, jour-1"; kd
INPUT " tx de fixation, jour-1"; tfix

PRINT
INPUT " identif piŠge (8 caract)"; piege$
jp = 211
jr = 226
PRINT

PRINT

'reinit

FOR a = 0 TO 365
  nb(a) = 0
  nbtp(a) = 0
NEXT a

'calcul de la distribution par classes d'age

```

```

FOR t = jp + 1 TO jr
  nbtp(0) = INT(tfix * prof * cl(t))
  FOR a = 1 TO jr - jp
    nbtp(a) = nb(a)
  NEXT a
  FOR a = 1 TO jr - jp
    nb(a) = (1 - kd) * nbtp(a - 1)
  NEXT a
NEXT t

CALL graph(nb())

PRINT
PRINT
LOCATE 22, 59: INPUT " fichier? (o/n)"; fich$

IF fich$ = "o" OR fich$ = "O" THEN
  filpiege$ = disk$ + piege$ + ".cla"
  OPEN filpiege$ FOR OUTPUT AS #1

  WRITE #1, piege$
  WRITE #1, "age(j)", "nb/m2"
  FOR a = 0 TO (jr - jp)
    WRITE #1, a, nb(a)
  NEXT a

  CLOSE #1
END IF

LOCATE 23, 59: INPUT " encore (o/n)"; enc$
IF enc$ = "n" THEN EXIT DO

LOOP

END

SUB graph (nb())
  SHARED TITRES$, piege$
  SHARED tmax, clmax

  SCREEN 2
  PALETTE 0, 15
  PALETTE 1, 0

  CLS

  ' AXES
  PSET (100, 25)
  DRAW "L5;R5;D50;L5;R5;D53;U3;L5;R6;U100;D100;R150;D3;U3;R150;D3"
  LOCATE 1, 20: PRINT TITRES$

  LOCATE 4, 10: PRINT clmax
  LOCATE 16, 11: PRINT "0"
  LOCATE 17, 13: PRINT "0"
  LOCATE 18, 27: PRINT "age (jours)"
  LOCATE 4, 16: PRINT "nb/mý"
  LOCATE 17, 49: PRINT tmax

  ' DATA PLOTTING

```

```
' FOR m% = 1 TO n%  
'   PSET (100, 125)  
'   YPE = -Ce(m%) * 100  
'   XIM = te(m%) / tmax * 300  
'   PSET STEP(XIM, YPE)  
'   DRAW "BF1;U3;L5;D3;R5;U1;L5;U1;R5"  
' NEXT m%
```

```
' CURVE PLOTTING
```

```
LOCATE 3, 40
```

```
    XJPREC = 100 + 1  
    YPJPREC = 125 - 100  
FOR J = 0 TO 365  
    XJ = 100 + 1 + J / tmax * 150  
    YPJ = 125 - nb(J) / clmax * 125  
    IF YPJ < 0 OR YPJ > 199 THEN YPJ = 0  
    LINE (XJPREC, YPJPREC)-(XJ, YPJ)  
    XJPREC = XJ  
    YPJPREC = YPJ  
NEXT J
```

```
END SUB
```