Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement Corbicula spp. et Dreissena polymorpha (Mollusca : bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques

Vincent Bachmann

▶ **To cite this version:**

Vincent Bachmann. Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement Corbicula spp. et Dreissena polymorpha (Mollusca : bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Biologie animale. Université Paul Verlaine - Metz, 2000. Français. NNT : 2000METZ020S . tel-01775497

HAL Id: tel-01775497

https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01775497

Submitted on 24 Apr 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

S/Mz 00/20

UNIVERSITE DE METZ
U.F.R. Sci.F.A.

U.P.R.E.S. E.B.S.E.
Equipe de Démoécologie

THESE

Présentée à l'Université de Metz en vue de l'obtention du grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ

Mention : Sciences de la Vie
Option : Hydrobiologie

par

Vincent BACHMANN

Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula* spp. et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques

Soutenue le **21 Juin 2000** devant la commission d'examen :

Directeur de Thèse	**Jean-Claude MORETEAU**	Professeur, Université de Metz
Rapporteurs	**François RAMADE**	Professeur, Université Paris Sud - Orsay
	Léon DUVIVIER	Docteur en Chimie, Laborelec - Linkebeek
Examinateurs	**Jean-Claude PIHAN**	Professeur, Université de Metz
	Michel KHALANSKI	Ingénieur Senior EDF DER - Chatou
	Abraham BIJ DE VAATE	Project manager ecological research, RIZA – Lelystad

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE DE METZ
022 318143 0

S/Mz 00/20

UNIVERSITE DE METZ
U.F.R. Sci.F.A.

U.P.R.E.S. E.B.S.E.
Equipe de Démoécologie

Inv. 000395

THESE

Présentée à l'Université de Metz en vue de l'obtention du grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ

Mention : Sciences de la Vie
Option : Hydrobiologie

par

Vincent BACHMANN

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE - METZ
N° inv. 2000122S
Cote S/Mz 00/20
Loc Magasin

Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula* spp. et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques

Soutenue le **21 Juin 2000** devant la commission d'examen :

Directeur de Thèse	**Jean-Claude MORETEAU**	Professeur, Université de Metz
Rapporteurs	**François RAMADE**	Professeur, Université Paris Sud - Orsay
	Léon DUVIVIER	Docteur en Chimie, Laborelec - Linkebeek
Examinateurs	**Jean-Claude PIHAN**	Professeur, Université de Metz
	Michel KHALANSKI	Ingénieur Senior EDF DER - Chatou
	Abraham BIJ DE VAATE	Project manager ecological research, RIZA – Lelystad

"When new species arrive and spread, even if they do not have the appearance of the explosive invader, they may herald the onset of future changes in the balance of populations" – Charles Elton, 1958 (in MacIsaac, 1996)

REMERCIEMENTS

Je suis tout particulièrement reconnaissant à Monsieur **Jean-Claude Moreteau**, Professeur à l'Université de Metz et directeur de cette thèse, qui m'a accueilli dans son équipe et m'a témoigné sa confiance tout au long de ce travail. Son extrême patience envers mes innombrables questions, ses conseils avisés et nos discussions enrichissantes m'ont apporté le goût de la recherche et je l'en remercie sincèrement.

Je suis très honoré de l'intérêt que Monsieur **François Ramade**, Professeur à l'Université de Paris Sud, porte à ce travail en acceptant la charge d'être rapporteur et je l'en remercie très chaleureusement.

Je suis très reconnaissant à Monsieur **Léon Duvivier**, Docteur en Chimie à l'entreprise Laborelec (Belgique), d'avoir accepté d'être rapporteur de cette thèse. Je me permets de lui témoigner ici ma profonde gratitude.

Je suis très sensible à l'intérêt que Monsieur **Michel Khalanski**, ingénieur senior au Département Etudes et Recherches d'Electricité de France, porte à ce travail en acceptant de participer à ce jury. Je le remercie très sincèrement pour son soutien et ses conseils tout au long de cette étude, ainsi que pour la confiance qu'il a toujours témoignée envers moi.

Il m'est également très agréable de remercier Monsieur **Abraham bij de Vaate**, project manager à la RIZA, qui m'honore de sa présence et pour l'intérêt bienveillant qu'il a porté au développement de ce travail depuis son commencement.

Ma sincère gratitude va à Monsieur **Jean-Claude Pihan**, Professeur à l'Université de Metz, pour ses encouragements, son aide précieuse en histologie et en systématique, ainsi que pour sa présence à ce jury.

Je me permets de plus de remercier **les nombreuses personnes des Centres Nucléaires de Production d'Electricité EDF de Cattenom et Chooz B** pour leur aide précieuse lors de toutes nos interventions sur leurs sites.

Je remercie tout particulièrement Mademoiselle **Virginie Archaimbault**, Messieurs **Philippe Usseglio-Polatera** et **Jean-Nicolas Beisel**, qui plus que des collègues de travail se sont révélés pour moi de véritables amis. Il en est de même pour Messieurs **Philippe Wagner** et **Jean-François Poinsaint** avec qui les innombrables sorties terrains ont été riches d'enseignements et de bonne humeur. Je ne saurais oublier Messieurs **Philippe Rousselle** et **Etienne Morhain** pour leur aide en chimie analytique, Madame **Marie-Noëlle Beauvais** pour l'histologie et Madame **Mireille Ollivier** pour son aide précieuse lors de mes recherches bibliographiques.

Merci enfin aux nombreuses personnes côtoyées tout au long de ces années qui ont contribué à faciliter ce travail par leur aide ou par leur témoignage d'amitié.

Ce travail a été financièrement soutenu par :

ELECTRICITE DE FRANCE - DEPARTEMENT ETUDES ET RECHERCHES (CHATOU)

LES COMMISSIONS INTERNATIONALES POUR LA PROTECTION DE LA MOSELLE ET DE LA SARRE

LE CONSEIL REGIONAL DE LORRAINE

Je dédie cette thèse à mes parents et beaux-parents pour leur aide ô combien précieuse et à mon épouse si patiente et si attentionnée envers moi.

A Laurine, Antoine et bientôt XX.

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION 1

1.1. LES INTRODUCTIONS D'ESPECES DANS LES MILIEUX AQUATIQUES CONTINENTAUX 1

1.1.1. Les espèces exotiques : définitions et généralités 3

1.1.2. Les moyens de dissémination : la mondialisation des introductions 4

1.1.2.1. Introductions volontaires 4

1.1.2.2. Introductions accidentelles et involontaires 5

1.1.2.3. Impacts de l'artificialisation sur les communautés faunistiques 6

1.1.3. Le cas particulier des espèces exotiques proliférantes : les espèces invasives 7

1.2. LES ESPECES MACROBENTHIQUES RECEMMENT INTRODUITES DANS LA MEUSE ET DANS LA MOSELLE 9

1.2.1. Généralités sur les deux rivières 9

1.2.1.1. Présentation de la Meuse 9

1.2.1.2. Présentation de la Moselle 9

1.2.1.3. Les liens entre les différents réseaux fluviaux européens et français 10

1.2.2. Historique de la colonisation dans la Moselle et la Meuse 12

2. ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE 15

2.1. PRESENTATION DES ESPECES INVASIVES RECEMMENT INTRODUITES 15

2.1.1. Corbicula 15

2.1.1.1. Systématique 15

2.1.1.2. Distribution géographique 17

2.1.1.3. Morphologie 18

2.1.1.4. Caractéristiques biologiques 19

2.1.1.5. Caractéristiques écologiques 20

2.1.1.6. Traits biologiques potentiellement liés à un caractère invasif 22

2.1.2. Corophium 22

2.1.2.1. Systématique 22

2.1.2.2. Distribution géographique 23

2.1.2.3. Morphologie 23

2.1.2.4. Caractéristiques biologiques 24

2.1.2.5. Caractéristiques écologiques 25

2.1.2.6. Traits biologiques potentiellement liés à un caractère invasif 26

2.2. LES CONSEQUENCES ECOLOGIQUES LIEES AUX ESPECES INVASIVES 27

2.3. LES CONSEQUENCES INDUSTRIELLES LIEES AUX ESPECES INVASIVES 28

2.3.1. Etendue des dommages recensés 28

2.3.2. Le problème des biosalissures pour les industriels du Nord-Est de la France 29

2.3.3. Les moyens de lutte 30

2.3.4. Importance de l'étude du cycle biologique des espèces 30

3. OBJECTIFS DE L'ETUDE ET DEMARCHE ADOPTEE 31

4. MATERIEL ET METHODES 34

4.1. SITES D'ETUDES 34

4.1.1. Le long de la Moselle 34

4.1.1.1. Etude biocénotique des communautés benthiques 34

4.1.1.2. Sites de référence 35

4.1.1.2.1. La station d'Argancy 36

4.1.1.2.2. La station du Saulcy 36

4.1.2. Etude des biosalissures en Moselle et en Meuse 37

4.1.2.1. La Moselle à Cattenom 37

4.1.2.2. La Meuse à Chooz B 38

4.2. PARAMETRES ENVIRONNEMENTAUX CONSIDERES 39

4.2.1. Suivi temporel de l'évolution des communautés macrobenthiques dans la Moselle 39

4.2.2. Suivi des paramètres physico-chimiques en milieu naturel et artificialisé 40

4.2.3. Prélèvements en rivière à forte profondeur 41

4.2.3.1. Matériels et techniques de prélèvement 41

4.2.3.2. Evaluation des densités faunistiques et des biomasses 42

4.2.3.3. Evaluation des caractéristiques granulométriques 42

4.2.4. Prélèvements quantitatifs et qualitatifs sur le site du Saulcy et d'Argancy 43

4.2.5. Protocole d'étude des salissures biologiques en milieu artificialisé 44

4.2.5.1. Piège artificiel 44

4.2.5.2. Protocole de prélèvement 46

4.3. MESURES BIOMETRIQUES SUR LES ORGANISMES CONSIDERES 46

4.3.1. Mesures sur les Bivalves 46

4.3.1.1. Taille 46

4.3.1.2. Poids secs réalisés sur *Corbicula* 47

4.3.2. Mesures sur les organismes encroûtants 48

4.4. DIFFERENCIATION SPECIFIQUE DE *Corbicula* 48

4.4.1. Analyses multivariées 48

4.4.2. Analyse discriminante 48

4.5. CARACTERISATION DES PERIODES DE REPRODUCTION ET FIXATION 49

4.5.1. Corbicula spp. 49
4.5.2. Dreissena polymorpha 49
4.5.3. Corophium curvispinum 50
4.5.4. Spongiaires, Cnidaires et Bryozoaires 50

4.6. METHODES DE SUIVI DE LA CROISSANCE 51

4.6.1. Bivalves 51
4.6.1.1. Suivi de la croissance individuelle 51
4.6.1.2. Etude de l'effet de la densité sur la croissance de *Corbicula fluminalis* 52
4.6.2. Spongiaires, Cnidaires et Bryozoaires 52
4.6.2.1. Vitesse de recouvrement 52
4.6.2.2. Croissance individuelle 53

5. CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DE LA MOSELLE ET DE LA MEUSE 54

5.1. COMPARAISON MOSELLE - MEUSE 54

5.2. DIFFERENCES INTER-SITES 58

6. RESULTATS – DISCUSSIONS 58

Chapitre I : Etude biocénotique des communautés faunistiques de la Moselle

I.1. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DES ESPECES ETUDIEES 59

1.1. PREMIERES OBSERVATIONS SUR LA COEXISTENCE DE *Dreissena polymorpha, Corophium curvispinum* ET *Corbicula* SPP. DANS LA RIVIERE MOSELLE 59

Publication associée : "Preliminary observations... " Bull. Fr. Pêche Piscic. 60

1.2. HYPOTHESES SUR LES VOIES ET PROCESSUS DE COLONISATION POSSIBLES VERS, ET DANS LA MOSELLE 72

I.2. ANALYSE GLOBALE DES RELEVES FAUNISTIQUES SUR LA PERIODE 1994-1996 75

2.1. EVALUATION DES STOCKS DES TAXONS DOMINANTS DANS LA MOSELLE 75

Publication associée : "Contribution of the macrobenthic compartment... " Hydrobiol. 76

2.2. MISE EN EVIDENCE DES RELATIONS ESPECES/NATURE DU SUBSTRAT 84

2.3. EVOLUTION DE LA BIOMASSE TOTALE DES TAXONS DOMINANTS EN MOSELLE 87

II.1. DIFFERENCIATION SPECIFIQUE 89

1.1. DISCRIMINATION DES ESPECES 89

1.1.1. Etude morphométrique : établissement des droites d'allométrie 89

1.1.2. Analyse des données en Composantes Principales 92

1.2. RECHERCHE D'UN OUTIL OBJECTIF DE DETERMINATION SPECIFIQUE 94

1.2.1. Equation discriminante 94

1.2.2. Validation de l'efficacité de l'équation discriminante 96

1.2.3. Analyse discriminante sur plusieurs groupes 96

1.3. ANALYSE GENETIQUE DE DIFFERENTES POPULATIONS DE *Corbicula* ET HYPOTHESES SUR LES VOIES DE COLONISATION DANS DIVERS SYSTEMES FLUVIAUX 98

Publication associée : "Morphological and molecular differentiation... " Mol. Ecol. 99

II.2. CARACTERISATION DES PRINCIPAUX TRAITS BIOLOGIQUES DE *Corbicula* 114

2.1. ETUDE DE LA REPRODUCTION DANS LA MOSELLE 114

2.1.1. Caractérisation du cycle larvaire chez les deux espèces 114

2.1.2. Estimation de la taille de maturité chez les deux espèces 115

2.1.2.1. *C. fluminea* 115

2.1.2.2. *C. fluminalis* 117

2.1.3. Identification des périodes de reproduction 117

2.1.4. Relations globales taille-poids 119

2.1.4.1. Relations hauteur-poids 119

2.1.4.2. Relations longueur - poids 121

2.1.5. Evolution saisonnière de la biomasse individuelle 123

2.2. ETUDE DE LA CROISSANCE 125

2.2.1. Recherche des relations décrivant au mieux la croissance de C. fluminea 127

2.2.1.1. Détermination du facteur taille 128

2.2.1.2. Détermination du facteur de variation saisonnière 130

2.2.1.3. Détermination du facteur température 131

2.2.2. Modèles de combinaison des deux facteurs 134

2.2.2.1. Vérification de la modulation des paramètres des régressions établies par quinzaine 134

2.2.2.2. Modèles généraux de croissance de *C. fluminea* 137

2.2.3. Modélisation de la croissance de C. fluminalis 140

2.2.4. Validité des modèles généraux proposés pour C. fluminea et C. fluminalis 143

2.2.4.1. Validité des prédictions sur une courte période 143

2.2.4.2. Validité des prédictions sur plusieurs années 145

2.3. PARAMETRES POUVANT INFLUENCER LA CROISSANCE 146

2.3.1. Concentration en chlorophylle –a 146

2.3.2. Reproduction 147

2.3.3. La densité 148

II.3. CONFRONTATION ET ANALYSE DES DIFFERENTS RESULTATS OBTENUS 150

Chapitre III : Dynamique des biosalissures en milieu naturel et artificiel

III.1. IDENTIFICATION ET DISTRIBUTION DES ESPECES RECENSEES 154

1.1. DESCRIPTION FAUNISTIQUE ET IMPORTANCE DE LA COLONISATION 154

1.2. FACTEURS POUVANT EXPLIQUER LA DISTRIBUTION OBSERVEE DES ESPECES DOMINANTES 156

1.2.1. Spongilla lacustris (Linteaux, 1758) 156

1.2.2. Cordylophora caspia (Pallas, 1771) 158

1.2.3. Plumatella (Lamarck, 1816) : P. emarginata (Allman, 1844) et P. fungosa (Pallas, 1768) 159

1.2.4. Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) 159

1.2.5. Caractéristiques communes des espèces 160

III.2. CARACTERISATION DU DEVELOPPEMENT DES ESPECES SESSILES ET ENCROUTANTES 160

2.1. SUIVI DE LA FIXATION : EXEMPLE APPLIQUE A *Spongilla lacustris* SUR LE SITE DE LA PRISE D'EAU EN MOSELLE 161

2.2. ESTIMATION DU RECOUVREMENT ET DES VITESSES MAXIMALES DE RECOUVREMENT 163

2.2.1. Evolution temporelle du recouvrement de la surface colonisable disponible 163

2.2.2. Estimation des vitesses de recouvrement 165

2.3. ESTIMATION DE LA CROISSANCE INDIVIDUELLE 166

2.4. SYNTHESE DES RESULTATS OBTENUS – DISCUSSION 168

2.4.1. Suivi de la fixation des espèces 168

2.4.2. Evolution du recouvrement total et des vitesses maximales de recouvrement 170

2.4.3. Vitesses unitaires de croissance 171

2.4.4. Evolution comparée de Cordylophora caspia et Spongilla lacustris sur les sites de Moselle 171

III.3. PRINCIPAUX TRAITS BIOLOGIQUES DE *Dreissena polymorpha* EN MILIEU NATUREL ET ARTIFICIALISE 173

3.1. EVOLUTION DES DENSITES ZOOPLANCTONIQUES 173

3.1.1. En Meuse 173

3.1.2. En Moselle 174

3.1.2.1. Evolution temporelle des densités de juvéniles de *D. polymorpha* fixés en Moselle et à Cattenom 176
3.1.2.2. Evolution globale du nombre de *D. polymorpha* fixées en Moselle et à Cattenom 177

3.2. SUIVI DE LA CROISSANCE INDIVIDUELLE DE *D. polymorpha* : COMPARAISON DES PARAMETRES ENTRE 1992 ET 1997/1998 178

3.2.1. Rappels sur les modèles de croissance utilisés 179
3.2.2. Estimations des différents paramètres de croissance de D. polymorpha sur chaque site étudié 180

III.4. CARACTERISATION DE LA REPRODUCTION DE *Corophium curvispinum* **183**

4.1. DETERMINATION DES PRINCIPALES PERIODES DE REPRODUCTION 183

4.2. ESTIMATION DU NOMBRE DE PERIODE DE REPRODUCTION 185

Chapitre IV : Evolution spatio-temporelle des espèces invasives : le déclin de *Dreissena polymorpha* dans la Moselle

IV.1. PRINCIPALES ETAPES DE LA COLONISATION **188**

IV.2. EVOLUTION DES POPULATIONS DE MACROINVERTEBRES INVASIFS DANS LA MOSELLE **190**

Publication associée : "Decline of Dreissena polymorpha... " Arch. Hydrobiol. 191

7. CONCLUSION GENERALE **209**

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES **213**

ANNEXES **229**

PUBLICATIONS ASSOCIEES A LA THESE

PRELIMINARY OBSERVATIONS ABOUT THE COEXISTENCE OF *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* AND *Corbicula* SPP. IN THE RIVER MOSELLE. – *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*

Bachmann V., Usseglio-Polatera P., Cegielka E., Wagner P., Poinsaint J. F. & Moreteau J. C.

ABSTRACT

Benthic macroinvertebrates were sampled at a water depth of 1-4 metres by means of benthic dredges along several transects of the River Moselle from July 1994 to September 1995. These samples revealed the recent establishment of the Amphipod *Corophium curvispinum* and of two forms (or species ?) of the genus *Corbicula* (Bivalvia). Our sampling programme showed that the biogeographical distribution of *C. curvispinum* included the French part of the River Moselle at least up to Gondreville (*i. e.* 137.5 km newly colonized), and that *Corbicula* spp. colonized the River Moselle up to Dieulouard (*i. e.* 337 km from the confluence of the river with the Rhine). The distribution of these species, considered as mass invaders that may cause serious fouling problems for river water users, seems to be correlated with characteristics of the substratum. Spatial and trophic competition between these new immigrants and previously established macrobenthic populations are possible. The structure and the dynamics of these populations must now be carefully observed in order to prevent possible economic and ecosystemic damages.

PAGES 60 A 71 DU DOCUMENT

CONTRIBUTION OF THE MACROBENTHIC COMPARTMENT TO THE OXYGEN BUDGET OF A LARGE REGULATED RIVER: THE MOSEL. – *Hydrobiologia*

Bachmann V. & Usseglio-Polatera P.

ABSTRACT

The contribution of the benthic compartment to the oxygen budget of three sectors of the River Mosel (France, Luxembourg, Germany) was evaluated, in terms of benthos respiration, filtration rate and sediment oxygen demand. Bottom substrates and benthic invertebrate communities were investigated using benthic dredges during six field campaigns from summer 1994 to summer 1996. Bivalvia (*Corbicula fluminalis*, *Dreissena polymorpha*, *Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*), Prosobranchia (*Viviparus viviparus*), Crustacea (Gammaridae) and Diptera (Chironomidae) were the prevailing taxa of the benthic community, both in density and biomass. An original method based on multivariate analyses and a clustering approach was developed to describe the habitat mosaic in terms of substrate-type frequencies. The biomass of each taxon was recalculated for each substrate-type. The dissolved oxygen uptake and the filtration rate of the prevailing taxa of the benthic community were modelled using results of laboratory experiments. Both effects of water temperature and trophic level conditions were taken into account. Evaluations showed that benthic compartment respiration processes may have reach up to 25% of the total amount of dissolved oxygen per day, in the River Mosel. Furthermore, the macrobenthic compartment may have a great impact on phytoplankton communities, and then on primary production, by filtration activity. Indeed, the water volume daily filtered by filter-feeder macroinvertebrates potentially ranged from 26.9% to 83.8% of the total volume of a sector, in summer conditions. Consequently, respiration and filtration activities of the benthic compartment appear to be two important biological processes of the dissolved oxygen budget of a large regulated river.

PAGES76 A 83 DU DOCUMENT

MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR DIFFERENTIATION OF INVASIVE FRESHWATER SPECIES OF THE GENUS *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidea) SUGGEST THE PRESENCE OF THREE TAXA IN FRENCH RIVERS. – *Molecular Ecology*

Renard E., Bachmann V., Cariou M.L. & Moreteau J.C.

ABSTRACT

Asiatic Clams are common in brackish and fresh water in Asia. They were introduced into North America in 1924 and have now spread throughout the continent. They were reported in Europe much more recently, during the last two decades, but the number of species here is uncertain. Populations of *Corbicula* from France and the Netherlands were analysed morphologically and genetically to quantify the degree of species and/or population differentiation. The morphological and genetic data, based on allozymes and mitochondrial sequences, were in full agreement. They indicate that there are two distinct species, identified as *C. fluminalis* and *C. fluminea*, in the two countries. Analyses of the mitochondrial COI gene revealed an unexpectedly divergent population of *Corbicula* in the Rhône. All these individuals were morphologically identified as *C. fluminea*, but had a COI sequence different from the two previous species. This population may therefore be a more ancient population, or a distinct species introduced *via* a different colonization route.

PAGES 99 A 113 DU DOCUMENT

DECLINE OF *Dreissena polymorpha* IN THE RIVER MOSELLE: BIOTIC AND ABIOTIC KEY FACTORS INVOLVED IN DYNAMICS OF INVASIVE SPECIES. – *Archiv für Hydrobiologie*

Bachmann V., Beisel J. N., Usseglio-Polatera P. & Moreteau J. C.

ABSTRACT

Macroinvertebrate communities sampled in 1994, 1995 and 1996 showed that three invasive exotic species (*Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* and *Corbicula fluminalis*) were well established and coexisted in the River Moselle. Results highlighted a decline of the zebra mussel population, the oldest invader considered, between 1994 and 1996. Benthic densities decreased. The recruitment of juveniles was unsuccessful and population was clearly ageing over the considered period. These results were confirmed by a decline of the veliger density (reproduction capacity) between 1994 and 1998. Biotic and abiotic factors which have probably influenced the zebra mussel population dynamics are discussed. The recent establishment of *C. curvispinum* in the same mesohabitat type and the massive development of Corbiculidae suggested a possible competition for habitat and/or food between these invasive species. A first abiotic factor was the hydrological regime of 1994 and 1995, which was particularly high for the 1992-1998 period. It may have removed the substratum and then favoured the settlement of an opportunistic species like *C. curvispinum* with a high reproductive output and a reproduction period early in the year. A second abiotic factor was the physicochemical water quality of the River Moselle. In 1993 and 1994 the high chlorophyll-a concentration probably favoured the incubation of *C. curvispinum*, and in 1994 the pH did not reach an optimal value for the survival of *D. polymorpha* veligers. Our results describe key factors for understanding the population dynamics of invasive species in regard to environmental changes and processes involved in future ecosystem invasions.

PAGES 191 A 208 DU DOCUMENT

C'est en 1994 que nous avons mis en évidence la présence dans la Moselle de deux Bivalves du genre *Corbicula* et d'un crustacé amphipode, *Corophium curvispinum*, taxons jamais encore signalés avant cette date dans cette rivière. L'expansion de ces espèces était alors signalée depuis quelques années dans le Rhin, dans lequel la Moselle se jette à Coblence.

1. INTRODUCTION

1.1. Les introductions d'espèces dans les milieux aquatiques continentaux

Le milieu des eaux continentales, constitué en majorité par des eaux douces, est, par définition, circonscrit par le milieu terrestre qui le divise en bassins hydrographiques distincts, lesquels aboutissent indépendamment à la mer du fait de l'écoulement de ces eaux. Selon la théorie biogéographique des îles (MacArthur & Wilson, 1967), les bassins hydrographiques peuvent être assimilés à des "îles continentales" (Barbault, 1992). La colonisation d'un bassin à un autre par des espèces aquatiques, animales ou végétales, implique donc le franchissement de barrières terrestres ou marines. Les possibilités de franchissement de ces barrières sont inversement proportionnelles à la distance à parcourir, tout en dépendant des organismes et de leur inféodation plus ou moins stricte à l'eau (Haury & Pattee, 1997). Ainsi, les barrières océaniques et désertiques sont les plus efficaces. Les eaux continentales se subdivisant en eaux douces ou saumâtres, eaux courantes rapides ou lentes, eaux stagnantes, eaux souterraines, situées à des altitudes et sous des latitudes différentes, n'importe quel organisme aquatique ne peut vivre dans, voire migrer à travers, n'importe laquelle de ces eaux. Si les modalités de franchissement naturel des barrières ne sont pas encore parfaitement élucidées, notamment pour les organismes strictement aquatiques les plus gros tels les poissons, on observe que, tout en étant isolés les uns des autres, des bassins voisins ont des faunes identiques ou très voisines. Le franchissement naturel des barrières terrestres a donc eu lieu de tout temps et se poursuit encore de nos jours (Haury & Pattee, 1997 ; Sastre, 1997).

L'arrivée d'un taxon nouveau, au sens biogéographique du terme, dans une aire ou un milieu considéré est qualifiée d'introduction (Sastre & Bentata, 1997). Si des cas d'introductions naturelles sont connus, en milieu insulaire notamment mais aussi en milieu continental par le biais des fleuves qui ont joué et jouent encore le rôle de couloir de pénétration d'espèces nouvelles tant aquatiques que terrestres, la plupart des introductions actuelles sont le produit, volontaire ou non selon le cas, de l'action de l'homme (Barbault, 1994). Ces introductions représentent ainsi une des modalités majeures du franchissement des barrières terrestres et océaniques. A partir du 17ème siècle, le transfert volontaire d'espèces animales ou végétales entre différentes zones biogéographiques a été largement réalisé par les naturalistes accompagnant les grandes explorations. Leur but était d'identifier, de ramener et d'acclimater, dans leur pays des plantes médicinales ou d'ornement, ainsi que des espèces susceptibles d'améliorer l'agriculture et l'élevage. Ils contribuaient ainsi au développement de la richesse nationale en diversifiant les produits utiles à la société. Les introductions volontaires d'espèces allochtones n'ont malheureusement pas toujours entraîné les

résultats attendus, induisant dans certains cas de graves perturbations écologiques aux conséquences économiques parfois désastreuses (Barbault, 1994 ; Vermeij, 1996).

Le problème des introductions d'espèces est donc étroitement lié à la mise en évidence et à l'étude des risques potentiels induits (Ehler, 1998 ; Strayer, 1999). Un panel de risques aussi large que varié peut être identifié, les conséquences pouvant se situer tant aux niveaux (1) écologique de par la complexité des structurations des peuplements et des réseaux trophiques, (2) pathologique par dissémination d'agents pathogènes nouveaux, (3) génétique du fait de la possibilité de phénomènes d'introgressions, (4) qu'économique.

La disparition de certaines espèces autochtones, à laquelle ces introductions peuvent dans certains cas conduire, a fait progressivement prendre conscience de la notion de biodiversité, dépendante de l'équilibre entre les arrivées naturelles ou anthropiques (introductions) et les extinctions d'espèces qui se produisent sans arrêt (MacArthur & Wilson, 1967), et de la nécessité d'une "gestion" de cette biodiversité. Tout d'abord mises en œuvre dans un but conservatoire au plan national puis enfin international[1], des recommandations puis des mesures concrètes plus strictes et protectionnistes concernant les écosystèmes aquatiques en particulier sont apparues. Celles-ci font directement suite aux nuisances de tout ordre occasionnées par le développement de certaines espèces animales ou végétales introduites, comme ce fut le cas aux Etats-Unis avec l'exemple particulièrement démonstratif de l'envahissement de l'Amérique du Nord par la moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Khalanski, 1997). La première loi visant à éviter l'infestation des eaux intérieures par la moule zébrée et d'autres espèces aquatiques qualifiées de nuisibles a ainsi été votée en 1990 par le Congrès des Etats-Unis ("Non Indigenous Species Control Act" : Public Law 101-646 Nov. 29, 1990). Cette loi définit les espèces aquatiques nuisibles en ces termes : "une espèce non indigène qui menace la diversité ou l'abondance d'espèces indigènes ou la stabilité écologique des eaux infestées ou les activités commerciales, agricoles, aquacoles ou récréatives dépendant des eaux" (Khalanski, 1997). Le terme de "nuisible" employé ici fait donc référence aux conséquences, non seulement écologiques, mais aussi relatives à toutes les activités dépendantes de l'usage de l'eau au sens large.

La diversité et la multiplicité croissantes des échanges (tourisme, commerce...) à l'échelle des pays mais aussi des continents sont autant de facteurs augmentant le risque d'introduction d'espèces indigènes dans les divers écosystèmes continentaux. De par les enjeux environnementaux et économiques que représentent les perturbations que peuvent causer certaines espèces indigènes, un intérêt sans cesse croissant est apporté à l'étude des phénomènes d'introduction d'espèces depuis le début des années 1990. L'étude de ces phénomènes a induit la création d'un domaine de recherche particulier de l'écologie qualifié de *biologie des invasions* (traduction littérale de l'expression anglo-saxonne couramment utilisée : *invasion biology*). Le but de cette sous-discipline est d'essayer de dégager des préceptes fondamentaux ou règles générales décrivant au mieux, entre autres, les différentes étapes de la colonisation d'un milieu par une espèce, les caractéristiques communes de régions, biotopes ou biocénoses points de départ ou d'arrivée de nombreux cas de colonisation, ou encore les facteurs biotiques ou abiotiques permettant à une espèce d'étendre son aire de répartition

---

1 Convention internationale mise en vigueur en 1993 suite au sommet de la Terre de Rio en juin 1992 sur le thème de l'environnement - "climat, biodiversité, forêts, désertification" - et ratifiée de nos jours par 162 pays

géographique... Si des cas particuliers de colonisation, ou plus précisément certaines espèces colonisatrices, ont été étudiés et bien détaillés, peu d'auteurs se sont risqués à émettre des généralités sur ces processus (Elton, 1958, Ehrlich, 1986, Brown, 1989, Pimm, 1989, Lodge, 1993, *in* Vermeij, 1996). Plusieurs échelles d'observation allant d'un peuplement local à une entière province biogéographique peuvent être considérées. La caractérisation précise des écosystèmes (biotope et/ou biocénose) et des limites géographiques est alors essentielle, conditionnant très largement les possibilités de comparaison entre les différents systèmes donneurs ou récepteurs et donc les essais de généralisation ou modélisation des phénomènes d'invasion (Vermeij, 1996). L'intérêt relativement récent porté à cette discipline a malheureusement pour conséquence directe l'utilisation d'une terminologie non universellement établie souvent l'objet de controverse entre auteurs (Ehler, 1998). Il apparaît donc nécessaire de toujours bien préciser la signification des termes et notions utilisés afin de minimiser au mieux les risques de confusions dans ce domaine d'étude.

1.1.1. Les espèces exotiques : définitions et généralités

Vermeij (1996) définit une *invasion biologique* comme l'expansion de l'aire de répartition géographique d'une espèce végétale ou animale vers une région jusqu'alors inoccupée par celle-ci. Le processus d'invasion peut être englobé dans ce que l'on dénomme un *phénomène de colonisation*. Le mot *migration*, réservé à des mouvements temporaires d'individus, et les termes *émigration* ou encore *émigrants* ne seront pas usités en référence à des invasions biologiques car ils supposent généralement que la quasi totalité d'une population se déplace d'une région vers une autre (ces notions d'émigration ou de migration concernent plus spécifiquement par exemple les mouvements latitudinaux d'espèces ou de populations en fonction des changements climatiques). La notion d'*immigration* sera préférée. Les espèces ou populations, alors *immigrées*, sont généralement caractérisées par l'absence d'ancêtres immédiats dans la région qu'elles colonisent. Une espèce ainsi nouvellement présente est appelée *néozoaire*, *exotique* ou encore *non-indigène*. La région ou l'écosystème dont sont issues ou dans lesquels entrent une ou plusieurs espèces exotiques sont respectivement qualifiés de *donneurs* ou *récepteurs*.

Une invasion est constituée de différentes phases (Vermeij, 1996 ; Williamson, 1996). La première correspond à l'*arrivée* proprement dite d'une espèce immigrée. Cette arrivée se divise en deux catégories suivant le type de vecteur utilisé : soit naturel, soit lié aux activités humaines. Le terme *introduction* a ainsi anciennement fait référence à des arrivées classées dans cette deuxième catégorie (Baker *et al.*, 1993). Dans ce cas, le processus conduisant à une arrivée est qualifié d'*inoculation* (Baker *et al.*, 1993). Suite aux arrivées, plusieurs avenirs peuvent être décrits schématiquement (Sastre, 1997) : (1) disparition à terme des espèces immigrées, (2) maintien de l'espèce sans qu'il y ait possibilité de reproduction : c'est l'*acclimatation*, le maintien de l'espèce dépendant de l'apport de nouveaux individus, (3) maintien de l'espèce accompagné de la possibilité de reproduction : ceci correspond à la *naturalisation*. Le processus de naturalisation englobe les deuxième et troisième phases constitutives d'une invasion. Ainsi, la persistance d'une population immigrée par une reproduction et un recrutement effectifs permet de définir la notion d'*installation* (ou *établissement*) de cette population qui correspond à la deuxième phase d'une invasion. L'*extension* de l'espèce, c'est à dire l'augmentation de la taille de la population en termes de nombre d'individus et de surface, peut éventuellement être observée durant cette phase. La troisième et

dernière phase est l'*intégration écologique* de la nouvelle population à l'écosystème considéré (Sastre & Bentata, 1997). L'intégration est un processus dans lequel des liens entre les espèces autochtones du milieu récepteur et les population immigrées sont établis (chaînes et réseaux trophiques, interactions hôtes/parasites...), liens ayant des conséquences sur l'évolution de l'écosystème et des espèces elles-mêmes (Vermeij, 1996).

Dans les deux cas de l'acclimatation et de la naturalisation, le succès de l'introduction dépend de la niche écologique de l'espèce introduite (ressources trophiques exploitées) et de son habitat au sens large [substrat, lieux de ponte éventuelle, abri des jeunes stades puis des adultes, milieux (ou hôtes) intermédiaires entre ces lieux ou abris...] (Haury & Pattee, 1997). Si la niche et l'habitat d'introduction sont vides, il n'y aura pas de phénomènes de compétition et le succès de l'introduction dépendra des capacités d'adaptation de l'espèce introduite aux conditions physico-chimiques du milieu et de ses capacités d'insertion dans les réseaux trophiques existants (proies et prédateurs).

Les caractéristiques biologiques des espèces exotiques déterminent la suite d'une invasion. Ainsi, certaines espèces exotiques seront susceptibles d'avoir des effets écologiques importants, que nous détaillerons ultérieurement, alors que d'autres pourront n'avoir que peu ou pas d'effet (mesurable ou visible) sur l'écosystème récepteur (Haury & Pattee, 1997). Ce sont les effets de seulement quelques unes de ces espèces qui expliquent que l'usage ait consacré le terme d'invasion, dorénavant associé aux idées de nuisance et de prolifération (Groves & Burdon, 1986). Selon Sastre (1997) ces termes restent fort ambigus et anthropocentriques, et l'emploi du mot invasion notamment est déconseillé. Le terme introduction lui est actuellement préféré et est désormais largement employé, y compris pour les propagations naturelles d'espèces (Sastre & Bentata, 1997).

1.1.2. Les moyens de dissémination : la mondialisation des introductions

Globalement, en 1993, Lodge estimait déjà que plusieurs milliers d'espèces non-indigènes avaient été décrites et ce nombre était, et est toujours, en constante augmentation. Cette augmentation est étroitement liée à la nature et aux causes des introductions permettant une dissémination conséquente de nombreuses espèces aquatiques.

1.1.2.1. Introductions volontaires

Certaines introductions peuvent avoir été **faites dans un but avoué d'acclimatation ou de naturalisation** en vue d'une production végétale ou animale accrue, soit par introduction directe de l'organisme recherché (Delacoste *et al.*, 1997 ; Roche & Mattei, 1997), soit par enrichissement d'un échelon trophique dans l'espoir d'accroître la production d'un autre échelon trophique (crevette *Mysis relicta* dans les lacs du Nord de l'Amérique pour accroître la production de truites par exemple) (Northcote, 1972). Les **finalités des introductions volontaires** sont principalement **commerciales** [alimentation - (Neveu, 1997)], **récréatives** [pêche sportive - (Delacoste *et al.*, 1997), **ornementales** - (Dutartre *et al.*, 1997)], ou destinées à assurer la gestion et/ou le **contrôle de la qualité des eaux courantes ou lacustres** : clarification des eaux (Reeders & bij de Vaate, 1990, 1992 ; Reeders *et al.*, 1989), épuration (Dutartre *et al.*, 1997), lutte biologique (Rosecchi *et al.*, 1997), constitution ou restauration d'habitats favorables pour des espèces autochtones (Haury & Pattee, 1997)...

1.1.2.2. Introductions accidentelles et involontaires

Si les introductions volontaires sont contrôlées et limitées à des zones géographiques définies, elles représentent inévitablement autant de points de départ potentiels de dissémination. L'**évasion d'individus** provenant d'élevages (Cowx, 1997 ; Maurin, 1997), de jardins botaniques ou d'agrément comme les introductions de *Elodea canadensis* dans le Limousin et de *Salvinia molesta* en Asie, *via* les jardins botaniques européens (Cook & Gut, 1971, *in* Haury & Pattee, 1997), voire de plans d'eau ou de berges où ils étaient introduits à des fins ornementales (Dutartre *et al.*, 1997), sont des **cas d'introductions définies comme accidentelles**. De plus, les vidanges impromptues d'aquariums ou même le rejet volontaire d'individus par leurs propriétaires en vue de s'en défaire [exemple des tortues de Floride acclimatées dans de nombreux plans d'eau - (Servan & Arvy, 1997)] dans le milieu naturel, sont deux des principales causes des introductions accidentelles couramment rapportées de part le monde (Welcomme, 1984 *in* Ricciardi & Rasmussen, 1998).

Il est dorénavant largement établi que la multiplication actuelle des introductions est largement expliquée par les **activités humaines dépendantes des eaux** (Groves & Burdon, 1986 ; Morton, 1997 ; Morton, 1977). Ces introductions sont alors qualifiées d'**involontaires** (Morton, 1977). Ainsi, la création d'un grand nombre de canaux, ou même pipelines (Morton, 1977), reliant les différents bassins hydrographiques contribue et facilite encore largement de nos jours la propagation naturelle (passive ou active) des espèces. Les coques des bateaux (éventuellement transportés par voie de terre) ou les lests constituent un moyen de dispersion, notamment pour les organismes fixés ou peu mobiles par ailleurs (Carlton, 1993 ; Haury & Pattee, 1997 ; Johnson & Carlton, 1996 ; MacIsaac, 1996). Ces moyens de dispersion expliquent les introductions involontaires au sein d'un continent, mais un des plus importants est sans aucun doute le transport d'espèces dans les eaux de ballast des navires permettant à celles-ci de franchir facilement les barrières océaniques. Ce phénomène explique dans une très large mesure les échanges de nombreuses espèces aquatiques (Cnidaires, Crustacés Amphipodes, Mollusques Gastéropodes et Bivalves, Poissons...) entre le continent américain et européen (Baker *et al.*, 1993 ; Kinzelbach, 1992 ; Morton, 1977 ; Ricciardi & Rasmussen, 1998 ; Strayer, 1999 ; Witt *et al.*, 1997). Un enrichissement de la faune aquatique d'eau douce de l'Ouest européen et de l'Amérique du Nord en espèces exotiques à partir de l'Eurasie, et notamment la région pontocaspienne (comprenant la mer Noire, la mer Caspienne et la mer d'Azov), est ainsi continuellement observé depuis de nombreuses années. 55 espèces non-indigènes d'invertébrés et de poissons, dont 55% sont d'origine eurasienne, sont par exemple reconnues comme introduites par les activités fluviales dans les Grands Lacs d'Amérique du Nord (Mills *et al.*, 1993). L'inoculation d'espèces exotiques étant souvent très localisée, la détection précoce de ces espèces immigrées, alors présentes en faible densité et pouvant être distribuées de façon éparse au cours des premières phases de l'introduction, est rendue difficile et une longue période de latence peut exister entre l'introduction proprement dite et la détection (Ehler, 1998). De plus, les hydrobiologistes confrontés à des espèces d'origines biogéographiques très éloignées se heurtent alors à des clés de détermination rapidement incomplètes (Coste, 1994, *in* Haury & Pattee, 1997; Witt *et al.*, 1997). La mondialisation du problème des introductions a conduit les scientifiques à développer des recherches plus prédictives [études sur les déplacements nationaux et internationaux des bateaux commerciaux (Padilla *et al.*, 1996) par exemple] dans le but de diminuer cette période de latence et prévenir au plus tôt les nouvelles introductions. Ricciardi & Rasmussen (1998) a ainsi d'ores et déjà identifié une vingtaine

d'espèces, toutes originaires de la région pontocaspienne, comme espèces pouvant être potentiellement introduites dans les Grands Lacs d'Amérique du Nord dans un futur proche.

1.1.2.3. Impacts de l'artificialisation sur les communautés faunistiques

L'assemblage faunistique d'un écosystème rivière dans un environnement donné est supposé être le reflet d'une hétérogénéité spatiale et temporelle, et la structure de la communauté découle des relations entre les besoins vitaux des organismes et les variations spatio-temporelles de l'habitat (Power *et al.*, 1988 ; Townsend & Hildrew, 1994). La variabilité temporelle serait essentiellement gouvernée par la fréquence et l'importance des perturbations. La variabilité spatiale fait principalement référence à l'hétérogénéité de l'habitat (Resh *et al.*, 1988 ; Sousa, 1984 ; Townsend, 1989). Les habitats préférentiels des macroinvertébrés benthiques sont le résultat de l'équilibre entre une grande variété de besoins des organismes. A une faible échelle d'observation, quatre processus sont souvent proposés comme déterminant l'hétérogénéité de structure des communautés d'une biocénose aquatique : (1) les interactions biologiques (voir Cummins *et al.*, 1984 ; Hynes, 1970 ; Statzner *et al.*, 1988 ; Ward & Palmer, 1994), (2) les facteurs physiques et hydrodynamiques, (3) la présence de source de nourriture attractive, et enfin (4) les effets de la reproduction et du cycle biologique.

L'importance majeure des conditions hydrauliques à proximité du fond de la rivière comme facteur de la microrépartition des espèces n'est plus à démontrer (Hynes, 1970 ; Minshall, 1984). Cependant, sur la partie aval d'une grande rivière anthropisée, ces conditions sont très homogènes. De nombreux auteurs affirment que les contraintes et les variations de l'environnement physique (et chimique) pourraient principalement expliquer les distributions, l'abondance et la diversité des espèces, et ne laisseraient que peu de place aux interactions entre espèces (Hildrew & Townsend, 1987 ; Statzner, 1987 ; Townsend & Hildrew, 1994). En effet, selon de nombreux auteurs, la séparation temporelle ou spatiale (à l'échelle du microhabitat) entre espèces coexistant étroitement minimise le temps durant lequel les ressources sont utilisées par les espèces présentant les mêmes besoins, réduisant ainsi les phénomènes de compétition (Benke & Jacobi, 1994 ; Cudney & Wallace, 1980 ; Saettem & Brittain, 1993 ; Vannote & Sweeney, 1980).

L'hétérogénéité structurale est aussi un facteur important de réduction des phénomènes de compétition ou de prédation. Cependant, les aménagements réalisés sur les grandes rivières anthropisées (canaux ou aménagement de lit permettant la navigation de gros gabarits) ont un impact direct sur cette hétérogénéité structurale et sur la nature des substrats. Ainsi, l'artificialisation du lit (curage, enrochement de rives, consolidation de rives par des palplanches...) peut dans certains cas entraîner une simplification des mosaïques d'habitats benthiques et/ou augmenter la proportion d'un type de substrat particulier susceptible de favoriser le développement en densité importante d'une espèce particulière (MacIsaac, 1996). Cette relative homogénéité de la mosaïque de substrats d'une rivière canalisée exacerbe les conséquences des interactions biologiques (compétitions intra ou inter spécifiques) sur la structure des communautés aquatiques (Van der Velde *et al.*, 1994). Ainsi, l'artificialisation (canalisation mais aussi modification de la chimie de l'eau soumise à diverses pollutions) a par exemple largement contribué à la disparition d'espèces macrobenthiques autochtones et facilité l'établissement de nombreuses espèces de crustacés et de mollusques exotiques dans le Rhin inférieur (Den Hartog *et al.*, 1989 ; Den Hartog *et al.*, 1992 ; Pinkster *et al.*,

1992 ; Van den Brink, 1995 ; Van den Brink *et al.*, 1991). Les travaux de Mauch (1963, 1981 *in* Dhur, 1993) permettent de montrer et résumer les changements majeurs induits par la canalisation de la Moselle (1) sur les conditions écologiques de la rivière ainsi que (2) les conséquences au niveau des populations d'invertébrés qui en découlent (Dhur, 1993) :

(1) - réduction de la vitesse d'écoulement surtout en période d'étiage,
- réduction de la teneur en oxygène dissous disponible,
- régularisation du courant sur l'ensemble de la Moselle canalisée due à la présence de nombreux barrages transformant la rivière en une succession de secteurs lénitiques,
- disparition de la diversité locale des conditions écologiques, rivulaires par consolidation des berges par empierrages,
- augmentation de la sédimentation ;

(2) - diminution de la diversité des espèces,
- disparition des espèces phytophiles et rhéophiles,
- prédominance des espèces ubiquistes.

De nombreuses installations industrielles prélèvent des eaux de surface pour divers usages directs (production d'eau et de produits alimentaires élaborés, irrigation) ou indirects, essentiellement pour assurer la réfrigération des machines. Les zones de rejet d'effluents échauffés dans le cours de la rivière peuvent ainsi dans certains cas servir de zones refuges à des espèces introduites dont la répartition géographique serait naturellement limitée par des températures d'eau faibles en période hivernale. La colonisation d'une plus grande partie du milieu et l'établissement de ces espèces dès que les conditions thermiques ne sont plus limitantes dans la majorité du cours sont alors nettement favorisées (Cairns & Cherry, 1983 ; Rodgers Jr. *et al.*, 1980 ; Ward & Hodgson, 1997).

1.1.3. Le cas particulier des espèces exotiques proliférantes : les espèces invasives

La phase d'introduction dépend des vecteurs et, pour les introductions volontaires, ne dépend pas (ou peu) de la biologie des espèces considérées. En revanche, pour les introductions accidentelles ou involontaires, les relations classiques liées à la dissémination des espèces sont à étudier et correspondent aux mécanismes en jeu dans les phases d'extension (Haury & Pattee, 1997). L'installation des espèces est le phénomène majeur qui détermine les "nuisances" éventuelles liées aux introductions. De façon générale, dans la population de l'espèce introduite, on observe assez généralement une phase de prolifération suivie d'une certaine stabilisation (Ramade, 1984) ou auto-limitation (Strayer *et al.*, 1996), voire d'une disparition. Cette "explosion" démographique peut s'expliquer par l'absence des contraintes écologiques qui contrôlent normalement l'espèce dans son aire d'origine (compétition, prédation, parasitisme, organismes ou substances pathogènes) (Morton, 1977). C'est par exemple l'absence de ses prédateurs naturels et de ses parasites qui est à l'origine de l'explosion démographique spectaculaire de l'élodée du Canada *Elodea canadensis* dans les canaux du nord de la France et en Belgique au milieu du 19ème siècle (Sastre, 1997).

L'ensemble des traits biologiques correspond à une plus ou moins grande capacité d'installation des espèces (Newsome & Noble, 1986). Morton (1977) relie le succès d'installation de certaines espèces animales exotiques à ce qu'il dénomme des *préadaptations* d'ordre morphologique (forme du corps), comportementale (mode de vie, cycle sexuel) ou encore physiologique (tolérance à la température ou à la salinité) qui permette de définir des organismes dits "*opportunistes*". Les stratégies adaptatives de ces organismes correspondent le plus souvent à une stratégie de type r à forte capacité reproductrice (Southwood, 1988) et ainsi, souvent, à la capacité de coloniser des milieux neufs ou des niches inoccupées (Johnson & Carlton, 1996 ; Rajagopal *et al.*, 1999). Ces espèces peuvent ainsi être distribuées largement en densité considérable, densité les plaçant rapidement au rang d'espèce dominante ou co-dominante de la macrofaune benthique (Kelleher *et al.*, 1998). Les effets directs ou indirects (écologiques mais aussi économiques) induits par la prolifération de ces espèces exotiques sur l'écosystème permet de définir la catégorie des espèces "*invasives*".

Ricciardi & Rasmussen (1998) propose une synthèse des caractéristiques qu'il semble possible d'attribuer aux espèces aquatiques invasives, particulièrement pour les macroinvertébrés benthiques, en précisant cependant que peu de ces généralisations ont été confirmées par des études expérimentales et statistiques sérieuses et que chacune possède des exceptions (**Tableau I**). Cependant, ces caractéristiques s'appliquent très bien à une majorité d'organismes invasifs, fournissant ainsi une base utile à la prédiction de futures invasions.

Tableau I : Hypothèses sur les caractéristiques générales pouvant être attribuées aux espèces invasives aquatiques d'après Ricciardi & Rasmussen (1998) (établies selon Ehrlich, 1986 ; Groves & Burdon, 1986 ; Lodge, 1993 ; Morton, 1979, 1997).

1.	Abondante et large distribution géographique
2.	Tolérance vis-à-vis de nombreux facteurs environnementaux
3.	Grande variabilité génétique
4.	Temps de génération court
5.	Croissance rapide
6.	Maturité sexuelle précoce
7.	Fécondité élevée
8.	Faible spécialisation du régime alimentaire
9.	Mode de vie agrégatif
10.	Possédant des mécanismes naturels de dispersion rapide
11.	Commensal des activités humaines (par exemple le transport fluvial)

1.2. Les espèces macrobenthiques récemment introduites dans la Meuse et dans la Moselle

1.2.1. Généralités sur les deux rivières

1.2.1.1. Présentation de la Meuse

La Meuse prend sa source à une altitude de 409 m à Pouilly-en-Bassigny (Plateau de Langres) et traverse la France (490 km), la Belgique (170 km) et les Pays-Bas (± 290 km) pour se déverser via le Hollands Diep dans le Haringvliet. La longueur totale de la Meuse est donc d'environ 900 km. Le bassin total de la Meuse (sans compter le Hollands Diep et le Haringvielt) couvre une superficie d'environ 33 000 km², répartie sur cinq pays (France, Luxembourg, Belgique, Allemagne et Pays-Bas). Sur la base des caractéristiques hydromorphologiques, la Meuse peut être divisée en trois tronçons :

- le cours supérieur défini depuis la source jusqu'à la confluence avec la Chiers (à hauteur de Sedan) ; le bassin, dont la majeure partie est constituée d'un sous-sol perméable en roche calcaire, est long et étroit, la dénivellation est faible ;

- le cours moyen défini de la confluence avec la Chiers jusqu'à Eijsden (frontière néerlandaise) ; la Meuse traverse la roche dure et imperméable du plateau ardennais, ce qui engendre un cours d'eau étroit (dénivellation de 0,23‰) ; le cours moyen, pourvu de barrages, est complètement canalisé et navigable ;

- le cours inférieur, subdivisé en trois parties, comporte la Meuse mitoyenne (de Eijsden à Stevensweert, dénivellation d'environ 0,4‰, aucun barrage mais présence en parallèle du canal Juliana à l'usage de la navigation), la Zandmaas (jusqu'à Lith, dénivellation faible - en moyenne 0,08‰ - aménagée pour la navigation) et la Getijdemaas à l'aval du barrage de Lith et dans laquelle l'influence des marées est perceptibles.

Au début du Hollands Diep, la Meuse se mélange avec une branche importante du Rhin et à débit moyen, l'eau du Hollands Diep et du Haringvliet se compose de 70% d'eau du Rhin et de 30% d'eau de Meuse. Etant donné cette confluence avec le Rhin, le Hollands Diep est souvent considéré comme l'embouchure de la Meuse (CIPM, 1997).

1.2.1.2. Présentation de la Moselle

La Moselle prend sa source dans les Vosges au col de Bussang à une altitude de 683 m et traverse le Nord-Est de la France (293 km), le Luxembourg et l'Allemagne (242 km) jusqu'à la confluence avec le Rhin à Coblence soit une longueur totale de cours de 535 km. Le bassin versant mosellan couvre une superficie de 28156 km².

La confluence avec la Meurthe à Pompey (point kilométrique de navigation pK 345,08) permet de distinguer le bassin de la Moselle amont de celui de la Moselle aval (Auer & Zumstein, 1992). Les formations géologiques traversées sont variables : grès vosgien dans la zone des sources, couches argileuses du plateau lorrain puis formations de calcaire coquillier et de Keuper rencontrées au

niveau de la frontière et jusqu'à l'embouchure de la Sarre, et finalement formations de grès bigarrés jusqu'à Schweich. En aval de Schweich, la Moselle taille une vallée profonde dans le massif schisteux rhénan jusqu'à Coblence. La pente moyenne de la Moselle est de 7,5‰ de sa source à Epinal (pK 535,3 à 485) puis chute à 0,7‰ jusqu'à la frontière. Le dénivelé total de la Moselle est de 623,4 mètres, dont 580 mètres pour son cours français.

De Thionville à Coblence (pK 270), le cours naturel de la Moselle a été entièrement aménagé au gabarit européen pour la navigation et ne compte pas moins de 13 barrages et écluses. Cet aménagement existe également en amont de Thionville jusqu'à Neuves-Maisons (pK 393,5), la voie navigable empruntant tantôt le cours principal, tantôt des dérivations.

1.2.1.3. Les liens entre les différents réseaux fluviaux européens et français

La Moselle, de par sa situation géographique, se situe au sein d'un réseau hydrographique complexe. Il existe actuellement une multitude de connexions entre un nombre important de rivières françaises (**Figure 1**) et européennes de bassins biogéographiques distincts (Loire, Seine, Rhône, Rhin, Danube, etc...) via les canaux de navigation. Ces connexions sont autant de voies de colonisation possibles **de** ou **vers** la Moselle qu'ont pu ou que peuvent encore emprunter certaines espèces aquatiques.

Légende :

(a) canal du Midi
(b) canal de Briare
(c) canal de Bourgogne
(d) canal du Rhône au Rhin
(e) canal du Centre
(f) canal de St Quentin
(g) canal de l'Oise à l'Aisne
(h) canal de la Marne au Rhin
(k) canal de l'Est (partie Sud)
(l) canal de l'Est (partie Nord)
(m) canal de la Marne à la Saône
(n) prolongation du canal de l'Oise à l'Aisne jusqu'à la Sambre

Figure 1 : Le réseau fluvial français. Identification des principaux fleuves, rivières et canaux permettant la jonction entre les différents bassins biogéographiques (schéma modifié à partir de Dhur, 1993)

Pour arriver dans nos régions, la plupart des espèces nouvelles pour la vallée de la Moselle ont franchi des distances plus ou moins importantes. Au cours des 18ème et 19ème siècles, la construction de canaux reliant les fleuves allemands à ceux de la Russie a permis à beaucoup d'espèces originaires de la Mer Caspienne et de la mer Noire d'étendre leur aire de répartition géographique à l'Europe

centrale et occidentale. Parmi les canaux concernés, les plus importants ont été le Mittelland-kanal, le canal de Dortmund à l'Ems et le canal du Rhin à Herne. Les premiers immigrants sont arrivés au 19ème siècle dans la Moselle. Selon la voie empruntée, on peut distinguer deux grandes catégories :

(1) les immigrants venus du Nord-Est qui ont emprunté le réseau des canaux allemands pour atteindre les eaux du Rhin, le passage à la Moselle s'effectuant alors soit en remontant le Rhin inférieur puis moyen jusqu'à l'embouchure de la Moselle, soit en

(2) suivant la Meuse jusqu'au canal de la Marne au Rhin qui coupe la Moselle à hauteur de Nancy (cf. **Figure 1**) ;

(2) les immigrants arrivés dans la Moselle à partir du Sud via les différents canaux construits sur le territoire français. La construction du canal du Midi (1681) et du canal de Briare (1642) a relié les côtes méditerranéennes à la France centrale. Au cours du 19ème siècle, l'achèvement du canal de la Marne à la Saône, du canal de l'Est (1892) et du canal de la Marne au Rhin (1853) a donné accès aux eaux de la Moselle (cf. **Figure 1**).

De plus, l'ouverture du Rhin sur la mer et l'existence à cet endroit d'une plaque tournante du commerce maritime international soumettent ce réseau complexe, aux risques d'introductions d'espèces de (mais aussi vers) différents continents.

Cette voie de colonisation est ainsi à l'origine de nombreux transferts d'espèces exotiques entre le continent européen et l'Amérique du Nord comme par exemple *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, *Echinogammarus ischnus*, *Neogobius melanostomus* et *Proterorhinus marmoratus* (Ricciardi & Rasmussen, 1998) ou plus récemment *Cercopagis pengoi* (MacIsaac *et al.*, 1999). Ce processus peut être très rapide comme le démontre l'introduction de *E. ischnus* dans les Grands Lacs d'Amérique du Nord juste après son établissement dans le Rhin inférieur (MacIsaac *et al.*, 1999). C'est aussi par cette voie que serait arrivé le Bivalve *Corbicula fluminea* dans le Rhin (Kinzelbach, 1991).

Ainsi, la diversité et la multiplicité croissantes des échanges (tourisme, commerce...) à l'échelle (1) des rivières, (2) des pays mais aussi (3) des continents sont autant de facteurs augmentant le risque d'introduction d'espèces indigènes dans les divers écosystèmes continentaux. De part les enjeux environnementaux et économiques que représentent les perturbations que peuvent causer certaines espèces indigènes, un intérêt sans cesse croissant est apporté à l'étude des phénomènes d'introduction d'espèces depuis le début des années 1990.

1.2.2. Historique de la colonisation dans la Moselle et la Meuse

Les espèces directement introduites dans la Moselle sont rares. Selon Neitzke & Reichling (1979 *in* Dhur, 1993) *Gammarus tigrinus* (Crustacea, Amphipoda) aurait volontairement été introduit en 1977 dans la Moselle près de Trêves et seul ce cas serait actuellement connu (Dhur, 1993). Si la présence de cet Amphipode est confirmée tout au long du Rhin dès la fin des années 1980, aucune mention n'est faite de sa présence dans la Meuse.

Comme nous l'avons montré dans le paragraphe précédent, plusieurs liaisons entre la Meuse et la Moselle sont identifiées et il n'est ainsi pas étonnant de recenser des espèces introduites communes à ces deux cours d'eau. Plusieurs espèces introduites ont été notamment recensées dans la Moselle par Dhur en 1993 (**Figure 2**).

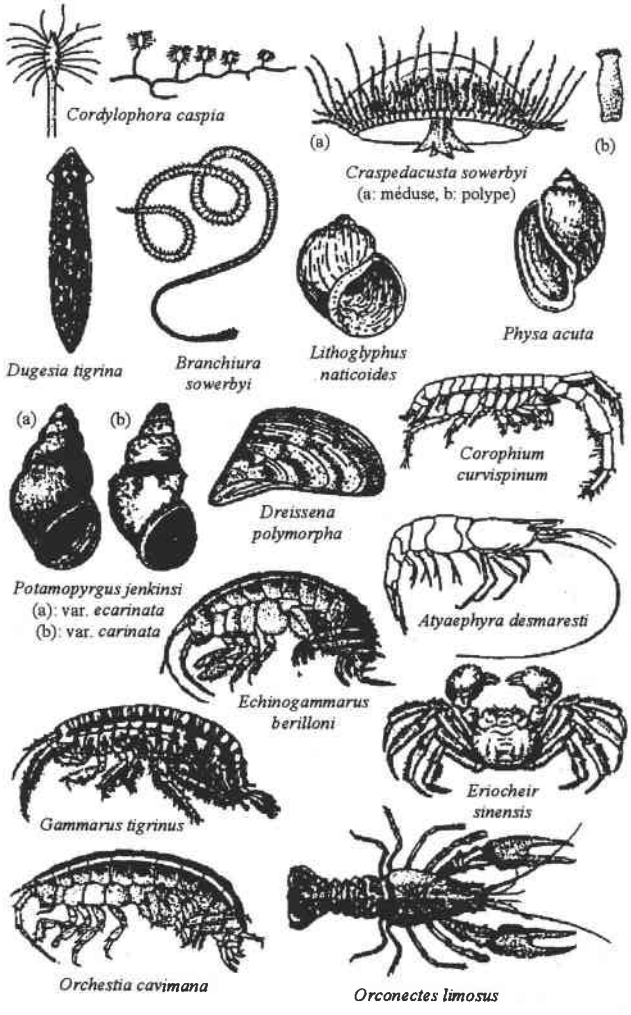


Figure 2 : Illustration des invertébrés reconnus comme immigrés dans la Moselle (d'après Dhur & Massard, 1995).

On notera ainsi l'existence de :

- *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Heterodonta), présente dès 1854 près de Nancy dans le canal de la Marne au Rhin. Elle est trouvée quelques années plus tard dans la Meurthe et la Moselle lorraine. Elle est déjà commune sur la majorité du cours de la Moselle au début du 20ème siècle. Signalée en 1826 dans le Rhin inférieur, l'espèce a alors pu remonter le cours grâce à la navigation et coloniser la Meuse et la Moselle. Une deuxième voie de colonisation vers la Moselle est également envisageable à partir des cours d'eau de la France centrale (Loire, Seine) via le canal de la Marne au Rhin, les véligères pouvant être

transportées dans ce sens naturellement par le courant,

- *Atyaephyra desmaresti* (Crustacea, Decapoda) ou crevette d'eau douce, signalée dès 1888 dans la Meuse et immigrée en Moselle au début du 20ème siècle,
- *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Prosobranchia), aurait colonisé la Moselle française à partir du Rhin par l'intermédiaire de la Meuse au début du 20ème siècle, l'animal n'ayant jamais pu être recensé dans la partie germano-luxembourgeoise (Dhur & Massard, 1995),
- *Physa acuta* (Gastropoda, Pulmonata), présente de façon isolée dès le 19ème siècle près de Nancy, l'espèce sera détectée à plusieurs endroits du cours de la Moselle aval entre 1960 et 1980. Aucune mention n'est faite de sa présence dans la Meuse en 1993,
- *Branchiura sowerbyi* (Ologochaeta, Tubificina), détectée en Meuse dès 1931 et entre 1935 et 1937 dans toute la Moselle lorraine,
- *Craspedacusta sowerbyi* (Cnidaria, Hydrozoa), détectée de façon ponctuelle en Meuse et dans la Moselle où son apparition date des années 70',
- *Dugesia tigrina* (Turbellaria, Tricladia), recensée en Meuse dans les années 60-70 puis en Moselle au début des années 80' où elle est largement présente depuis les années 90',
- *Echinogammarus berilloni* (Crustacea, Amphipoda), commun en Espagne et en France méridionale, aurait colonisé les cours de l'Europe du Nord et du Nord-Est de la France à partir de la Loire via le Bassin parisien puis les affluents de l'Escaut et de la Meuse pour la partie Nord, et via le canal de la Marne au Rhin pour accéder à la Moselle où elle est établie dans les années 60', principalement sur la partie allemande du cours,
- *Potamopyrgus jenkinsi* (Gastropoda, Prosobranchia), espèce originaire de la Nouvelle-Zélande et introduite par le trafic maritime venant de l'hémisphère austral, cette espèce aurait colonisé la Belgique, les Pays-Bas et la France à partir du milieu de 1950. Son introduction dans la Meuse, le delta du Rhin et le Mittellandkanal aurait permis son établissement dans le Rhin moyen et supérieur. Il est détecté en 1976 dans la Moselle à Sierck-lès-Bains mais seulement deux individus sont recensés dans la Moselle luxembourgeoise, l'un en 1992, l'autre en 1993,
- *Eriocheir sinensis* (Crustacea; Decapoda), observé uniquement dans la Moselle allemande à partir des années 50' et jusque 60', n'a depuis plus jamais été recensé,
- *Orconectes limosus* (Crustacea, Decapoda), recensée à partir de 1978 dans la Moselle,
- *Orchestia cavimana* (Crustacea, Amphipoda), qui a un mode de vie aérien au niveau du système lacunaire des berges, la proximité de l'eau fournissant l'humidité nécessaire pour maintenir ses branchies humides. Cette espèce est présente en Moselle depuis les années 50',
- *Cordylophora caspia* (Cnidaria, Hydrozoa), originaire de la mer Caspienne et de la mer Noire. Signalée à Ostende en 1867, *C. caspia* remonte l'Escaut en quelques dizaines d'années pour gagner la Meuse par le canal Albert. Cette espèce est recensée dans la Moselle allemande en 1957 à Trittenheim, en 1973 à Grevenmacher (Massard & Geimer, 1987), et seulement en 1987 dans le cours français à Cattenom (Massard & Geimer, 1990),
- *Corophium curvispinum* (Crustacea, Amphipoda), signalé dans la Meuse belge près de Huy dès 1981 (Van den Brink *et al.*, 1989), en 1983 près de Namur (Wouters, 1985), puis dans

la partie française du cours à Montigny-sur-Meuse entre Fumay et Chooz en 1988 (D'udekem d'Acoz & Stoot, 1988). L'espèce est installée dès 1988 à l'embouchure de la Moselle (Schöll, 1990) et colonise le cours vers l'amont jusqu'en aval de Remich en 1993, point considéré alors comme la limite amont de sa zone de répartition dans la Moselle (Dhur & Massard, 1995).

Il n'est nullement fait mention de la présence de bivalves du genre *Corbicula* dans la Moselle avant 1993. Cependant, la présence de ceux-ci dans le Rhin près de Mayence à cette époque laissait supposer l'extension de leur aire de répartition à la Moselle dans un futur proche (Dhur & Massard, 1995). Ainsi, *Corbicula* et *Corophium curvispinum* devaient être logiquement attendues dans la partie française du cours de la Moselle.

L'extension conséquente et rapide des aires de répartition de ces taxons, ainsi que les importantes densités d'individus signalées dans les rivières où elles se sont déjà nouvellement établies sont des caractéristiques permettant de définir ces espèces comme des organismes invasifs, au même titre que *Dreissena polymorpha*.

2. ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

Le Bivalve *Dreissena polymorpha* ayant déjà fait l'objet de nombreuses synthèses bibliographiques sur tous les aspects de sa biologie et de son écologie, nous nous contenterons de fournir au lecteur les références des publications majeures permettant de caractériser cette espèce (Claudi & Mackie, 1994 ; D'Itri, 1997 ; Jenner *et al.*, 1998 ; Khalanski, 1997 ; Nalepa & Schloesser, 1993 ; Schloesser & bij de Vaate, 1994).

2.1. Présentation des espèces invasives récemment introduites

2.1.1. *Corbicula*

2.1.1.1. Systématique

Embranchement :	MOLLUSCA
Classe :	BIVALVIA
Ordre :	EULAMELLIBRANCHIATA
Sous-ordre :	HETERODONTA
Superfamille :	CORBICULACEA
Famille :	CORBICULIDAE
Genre :	*Corbicula*
Espèces :	*fluminea - fluminalis*

Les bivalves du genre *Corbicula* sont originaires d'Asie, d'Afrique et d'Australie où ils constituent une part importante des communautés benthiques (McMahon, 1982 ; McMahon, 1983).

Si le genre *Corbicula* est clairement défini, la détermination au niveau spécifique est encore à l'heure actuelle très incertaine. Plus de 200 espèces ont ainsi été décrites pour l'Asie uniquement (Morton, 1979), cette liste étant réduite à 69 par Prashad (1928 *in* Morton, 1979) qui base son travail sur des critères morphologiques. Cette liste fut de nouveau réduite par Morton (1979). Se basant sur des données bio-écologiques et physiologiques (Morton, 1977 ; Morton, 1979 ; Morton, 1986), l'existence de seulement deux espèces est alors avancée et sont ainsi dominantes dans le Sud de la Chine : *C. fluminea* (Müller, 1774) *et C. fluminalis* (Müller, 1774).

Bien que le genre *Corbicula* soit largement distribué aux Etats-Unis depuis plus de 20 ans, des doutes subsistent toujours quant au nombre d'espèces présentes. Les premières études de la structure enzymatique par chromatographie n'ont dans un premier temps révélé aucune différence entre les différentes populations recensées (Smith *et al.*, 1979). Deux espèces, reconnaissables par une différenciation de la couleur interne de la coquille : l'une "claire" (la plus représentée) et l'autre "foncée" ont par la suite été décrites (Hillis & Patton, 1982 ; McLeod, 1986). Cependant, d'un point de vue bio-écologique, il semble que les critères justifiant leur séparation en deux espèces distinctes soient insuffisants (Britton & Morton, 1986 ; Morton, 1987). Selon ces auteurs, il s'agirait plutôt de deux écomorphes de *C. fluminea*, propos soutenus par des analyses génétiques réalisées sur des populations de *Corbicula* de couleurs différentes à Hong-Kong (Tsoi *et al.*, 1991). Les différences observées tant sur la forme que sur la couleur de la coquille seraient liées à différentes conditions environnementales, la forme "foncée" étant majoritairement trouvée dans les milieux à faible pH et riches en Calcium. Sur cette base, des travaux montrent ainsi des différences physiologiques évidentes entre les deux formes (Cleland *et al.*, 1986). A l'heure actuelle, la forme "claire" est dénommée *C. fluminea* et la forme "foncée" dénommée *Corbicula* sp. a toujours un statut taxonomique incertain (McMahon, 1991 ; Strayer, 1999). Il est donc établi que le genre *Corbicula* se caractérise par une plasticité phénotypique importante.

Müller en 1774 décrit trois espèces du genre *Tellina* Linné, 1758 : *T. fluminalis*, *T. fluminea* et *T. fluviatilis* (Araujo *et al.*, 1993). A partir de ce moment, de nombreuses espèces de *Corbicula* Mühlfeldt, 1811, synonyme de *Tellina*, ont été décrites en eaux courantes et en milieu estuarien sur divers continents (McMahon, 1983).

En Europe, une certaine confusion existe toujours à l'heure actuelle. A partir d'études géologiques de dépôts tertiaires et quaternaires, il a été montré que l'espèce *C. fluminalis* (Müller, 1774) originaire d'Asie avait étendue son aire de répartition vers l'Ouest durant le Pléistocène puis l'espèce s'était alors éteinte (Mouthon, 1981). Mouthon en 1981 décrit des individus du genre *Corbicula* dans le Tage et la Dordogne, morphologiquement semblables aux *C. fluminea* décrites aux Etats-Unis, et propose suivant le principe d'antériorité de les dénommer *C. fluminalis*. Cette dénomination ne sera pas adoptée par les auteurs d'études postérieures.

Kinzelbach réalise en 1991 une première synthèse sur le genre *Corbicula* en Europe. Il distingue alors les deux espèces recensées dans le Rhin comme étant *C. fluminea* et *C. fluviatilis*. La dénomination *C. fluminea* proposée en 1988 (bij de Vaate & Greijdanus-Klaas, 1990) doit, selon lui,

être corrigée en *C. fluviatilis* (Kinzelbach, 1991). Si cette dénomination est employée par quelques auteurs (Den Hartog *et al.*, 1992), les études postérieures sur *C. fluviatilis* montrent que d'autres auteurs ne suivent pas tous la systématique de Kinzelbach (1991), préférant alors la dénomination *C. fluminalis* (Alf, 1991 ; Alf, 1992 ; Haesloop, 1992). A partir de 1992, le nom *C. fluviatilis* n'apparaît plus que ponctuellement dans certains travaux (Araujo *et al.*, 1993).

En 1993, Araujo propose une mise au point sur *C. fluminea* en Europe en comparant les divers individus déposés dans les collections de différents Museum. Aucune information sur l'origine des individus types supposés de *C. fluminea* et *C. fluviatilis* n'est alors trouvée au Museum de Copenhague, l'individu de *C. fluminea* décrit par Counts (1991 *in* Araujo, 1993) étant quant à lui introuvable. Il décrit alors uniquement les individus de la collection de Müller (1774), et conclu alors à la seule présence de *C. fluminea* en Espagne et dans le Sud Ouest de la France. Il est à noter que les individus de *C. fluminalis* provenant de l'Euphrate (Syrie) présentent une striation de la coquille très similaire à celle des individus de *C. fluminea*.

Compte tenu des diverses illustrations présentées dans la littérature, nous retiendrons que les deux espèces présentes en Europe sont à l'heure actuelle dénommées *C. fluminea* et *C. fluminalis* (= *C. fluviatilis* pour Kinzelbach, 1991).

2.1.1.2. Distribution géographique

La répartition naturelle des espèces actuelles de *Corbicula* s'étend aux régions tropicales et sub-tropicales d'Asie, des continents, africain, australien et à la Nouvelle-Guinée (Zadhin, 1965). Suite à différentes introductions, le continent américain et l'Europe de l'Ouest ont été rapidement colonisés.

Sur le continent américain :

Le premier recensement de *C. fluminea* aux Etats-Unis date de 1924 (coquilles vides) sur l'île de Vancouver où l'espèce aurait été introduite d'Asie par les immigrants chinois qui l'utilisaient comme source de nourriture (McMahon, 1982). Recensée en 1938 dans l'embouchure du fleuve Colombia au Nord de la côte Ouest des Etats-Unis, la colonisation a eu lieu vers le Sud puis l'Est du pays, alors atteint en 1970 (McMahon, 1983 ; Phelps, 1994). On retrouve actuellement le genre *Corbicula* dans 35 états des Etats-Unis (McMahon, 1983), et ce jusqu'au niveau des Grands Lacs (Ward & Hodgson, 1997).

Le Mexique (Stites *et al.*, 1995 ; Torres-Orozco & Revueltas-Valle, 1996), l'Argentine (Cataldo & Boltovskoy, 1999 ; Cazzaniga, 1997 ; Ituarte, 1985 ; Ituarte, 1994), le Vénézuela (Martinez, 1987) ont été plus récemment colonisés.

En Europe de l'Ouest :

C. fluminea est recensée au Portugal au niveau de l'estuaire du Tage (Mouthon, 1981), en Espagne dans la rivière Mino (Araujo *et al.*, 1993), en France dans de nombreuses rivières telles que la Dordogne (Mouthon, 1981), la Garonne (Tourenq & Pujol, 1991), la Loire (Gruet, 1992), le

Canal du Midi (Girardi, 1989-1990) et le Canal Latéral de la Garonne ainsi que dans d'autres rivières du Sud-Ouest (Adour, Lot, Tarn, Aude) (Dubois, 1995), le Rhône et la Saône depuis 1990 (Khalanski, 1997), la Vienne depuis 1999 (Khalanski, 1999 – communic. pers.).

Seule *C. fluminalis* est recensée dans la Weser (Haesloop, 1992).

C. fluminea et *C. fluminalis* sont recensées dans la Meuse (Swinnen *et al.*, 1998), le Rhin (Alf, 1992 ; bij de Vaate, 1991 ; bij de Vaate & Greijdanus-Klaas, 1990 ; Kinzelbach, 1991), le Neckar (Alf, 1991 ; Kinzelbach, 1991), la Weser (Haesloop, 1992).

2.1.1.3. Morphologie

Les deux espèces du genre *Corbicula* présentent une coquille extérieurement jaune-verdâtre (**Figure 3**) laissant apparaître des stries concentriques espacées chez *C. fluminea* et plus denses chez *C. fluminalis* (Alf, 1992). Le periostracum est brillant chez les deux espèces.

Selon Zadhin (1965), la coquille de *C. fluminalis* a une forme de triangle haut à base arrondie, la longueur ne dépassant pas 25 mm. La coquille est plutôt trigone chez *C. fluminea*. Les striations externes de la coquille sont espacées et profondes chez *C. fluminea* alors qu'elles apparaissent beaucoup plus nombreuses et moins marquées chez *C. fluminalis* (Alf, 1992).

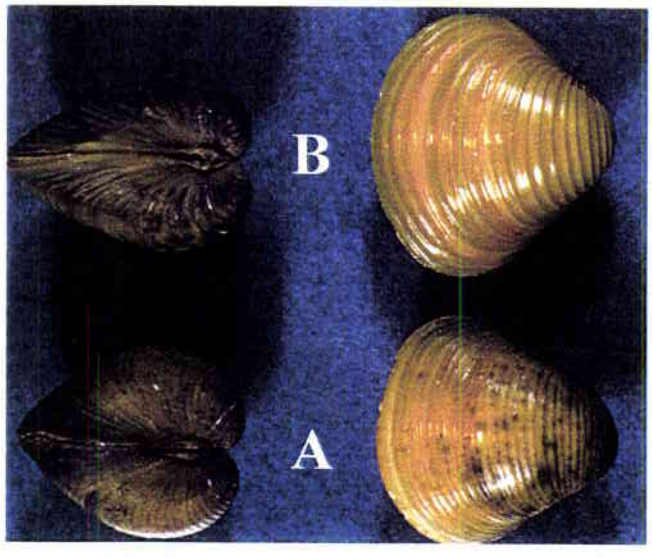


Figure 3 : Aspect général et morphologie de la coquille de *C. fluminalis* (A) et *C. fluminea* (B). Individus provenant du Rhin.

L'intérieur de chaque valve est gris-violacé mettant en évidence des lignes palléales ainsi que des insertions musculaires bien marquées (**Figure 4**). Le ligament de la charnière forme une protubérance saillante. La charnière de chaque valve est munie de 3 dents cardinales et de 2 dents latérales crénelées, simples dans la valve gauche, doubles dans la valve droite (Araujo *et al.*, 1993 ;

Mouthon, 1981).

Chacune des espèces possède un pied musculeux très développé permettant des déplacements actifs ainsi qu'un enfouissement conséquent de l'individu. Les bords du manteau sont soudés avec une ouverture pédieuse et deux ouvertures pour les siphons (Britton & Morton, 1982).

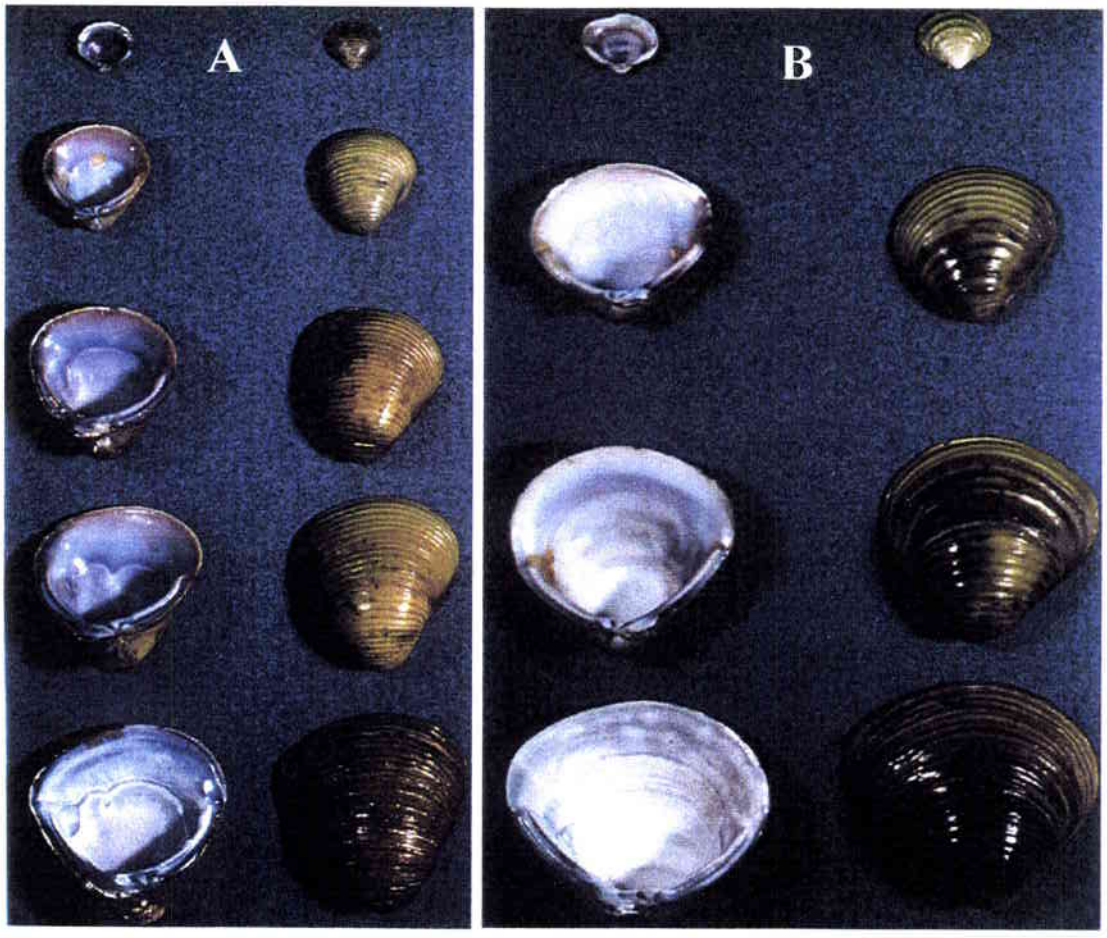


Figure 4 : Illustration des coquilles (intérieur, extérieur) des deux espèces de *Corbicula* (A : *C. fluminalis* ; B : *C. fluminea*). La hauteur de la coquille du plus grand individu présenté est de 25 mm pour *C. fluminalis* et 29 mm pour *C. fluminea*. Individus provenant du Rhin.

Des longueurs maximales de coquilles d'environ 54 à 60 mm ont été mesurées sur des individus asiatiques (Morton, 1987).

2.1.1.4. Caractéristiques biologiques

Morton (1983), à partir de travaux réalisés sur la rivière Pearl en Chine, indique que *C. fluminalis* serait gonochorique ou hermaphrodite avec une tendance à la protogynie (jeunes individus femelles, individus âgés mâles). *C. fluminalis* ne présenterait qu'une seule période de

reproduction en hiver et n'incuberait pas les œufs fécondés, critère différenciant *C. fluminalis* de *C. fluminea*.

C. fluminea serait gonochorique ou hermaphrodite avec une tendance à la protandrie (individus jeunes mâles, âgés femelles) (Morton, 1983). Selon Morton (1983), le pourcentage d'individus hermaphrodites au sein de la population serait d'environ 30% (40% de femelles et 30% de mâles) mais ce pourcentage varierait en fonction du caractère lotique ou lentique de la rivière. Des pourcentages d'hermaphrodites de 95% ont même été observés pour des populations de Hong-Kong (Morton, 1987).

Au cours du développement, l'ovogenèse est continue tout au long de la vie de l'animal et précède la spermatogenèse qui elle est périodique au cours du cycle annuel en fonction des variations de température (Kraemer, 1978). Malgré ce décalage initial dans la maturation des gamètes, *C. fluminea* est une espèce hermaphrodite simultanée chez laquelle deux (Kraemer & Galloway, 1986) ou trois (Doherty *et al.*, 1987) périodes de reproduction sont généralement distinguées. Les spermatozoïdes sont émis dans le milieu aquatique, mais la fécondation a lieu au sein des hémibranchies internes, lieu de stockage des ovules. La fécondation se déroule au hasard et des possibilités d'autofécondation existent (Kraemer & Galloway, 1986 ; Tsoi *et al.*, 1991).

C. fluminea atteindrait la maturité sexuelle au bout de seulement trois à six mois et incuberait les larves jusqu'à un stade coquillé (taille d'environ 220 à 250 µm) dans les hémibranchies (McMahon, 1983). Le nombre de larves par individu varierait de 10^3 à 10^5 (Aldridge & Mc Mahon, 1978 ; McMahon, 1991). Les données concernant la longueur de coquille à partir de laquelle *C. fluminea* serait sexuellement mâture varient de 6,5 à 14 mm (Aldridge & Mc Mahon, 1978 ; Kraemer, 1978 ; Marsh, 1985 ; McMahon, 1983 ; Morton, 1977).

Les données relatives à la croissance concernent essentiellement *C. fluminea* sur le continent américain et en Asie (Aldridge & Mc Mahon, 1978 ; Belanger *et al.*, 1986 ; Britton *et al.*, 1979 ; Cataldo & Boltovskoy, 1999 ; French & Schloesser, 1991 ; Ituarte, 1985 ; Joy, 1985 ; Mattice & Wright, 1986 ; McMahon & Williams, 1986 ; Stites *et al.*, 1995). Une croissance de 16 à 30 mm a été observée pour la première année suivie d'une diminution de la vitesse de croissance avec l'âge et la taille des individus (Aldridge, 1976 *in* Mc Mahon, 1983 ; Aldridge & McMahon, 1978 ; Morton, 1977). La vitesse de croissance maximale relevée en été pour la première année de vie d'un individu est de 2 à 2,5 $mm.mois^{-1}$ (Mattice, 1979, O'Kane, 1976 *in* Mc Mahon, 1983), allant jusqu'à 6,5 $mm.mois^{-1}$ dans certains cas (Dreier & Tranquilli, 1981). La durée de vie serait alors d'environ 4 ans pour *C. fluminea*, et 10 ans pour *C. fluminalis*.

Des densités maximales de *C. fluminea* de l'ordre de 150 000 $ind.m^{-2}$ sont rapportées par McMahon (1983) aux Etats-Unis au niveau d'effluents échauffés de centrales de production d'électricité. De telles densités n'ont jamais été signalées en Europe.

2.1.1.5. Caractéristiques écologiques

Corbicula fluminea et *Corbicula fluminalis* se distinguent par leur tolérance à la salinité (Morton, 1977). *C. fluminea* est une espèce peu tolérante au niveau de la salinité (<0,2‰), préférant

les milieux lotiques. Elle est rapidement stressée par une faible alcalinité (<30 $mg.l^{-1}$ de $CaCO_3$) (Stites *et al.*, 1995). La plus grande tolérance saline (0-24‰) de *Corbicula fluminalis* lui permet de se développer dans des eaux polyhalines (espèce estuarienne).

Corbicula est un genre eurytherme. La température a donc un rôle essentiel sur la croissance des individus et les processus biologiques rattachés au développement des populations (**Tableau II**).

Tableau II : Synthèse des effets de la température sur le développement de *C. fluminea* d'après les données de la littérature (French & Schloesser, 1991, 1996 ; McMahon, 1983 ; Stites *et al.*, 1995)

Température	Effets
2°C	Température létale inférieure
≈ 25°C	Maximum de fécondité observé
de 26 à 30°C	Réduction de la filtration et de la fécondité
>30°C	Arrêt de la production de juvéniles, inhibition de la croissance
35-40°C	Température létale supérieure

La croissance de *C. fluminea* serait stoppée pour une température inférieure à 10°C (Joy, 1985), voire 15°C (McMahon & Williams, 1986). Selon les auteurs, la température optimale pour la croissance de *C. fluminea* est estimée à 18-20°C (Foe & Knight, 1986), 24-30°C (Joy, 1985), ou 25°C (Mattice & Wright, 1986). Pour Dubois (1995), une température supérieure à 17°C n'est plus considérée comme le paramètre prépondérant agissant sur la croissance : la concentration en oxygène dissous ou une concentration en matières organiques inférieures à 20µm seraient alors les facteurs susceptibles de la limiter.

C. fluminea présenterait une préférence pour des substrats fins (taille des particules de 0,25 à 0,7 mm) et bien oxygénés (Belanger *et al.*, 1985).

C. fluminea présente une absence de sélectivité pour la nourriture, du moins sur la base de groupes taxonomiques ou de classes de taille : des travaux ont montré que l'abondance relative des espèces algales était la même dans le milieu et dans le contenu stomacal des animaux, la majeure partie du plancton consommé comprenant des diatomées (Boltovskoy *et al.*, 1995). Cette capacité à se nourrir de façon non sélective prévient donc les stress alimentaires, et ceci d'autant plus que la nutrition peut être réalisée soit par l'activité de filtration (Buttner & Heidinger, 1981), soit par prélèvement direct de microorganismes ou nutriments sur et dans les sédiments grâce à son pied cilié (Britton & Morton, 1982 ; Way *et al.*, 1990).

2.1.1.6. Traits biologiques potentiellement liés à un caractère invasif

Les informations fournies dans les paragraphes précédents permettent de dégager les caractéristiques du genre *Corbicula* qui répond ainsi dans une large mesure aux différents critères généraux définissant les espèces invasives (Morton, 1997 ; Ricciardi & Rasmussen, 1998) : aire de répartition importante, maturité précoce, croissance rapide, fécondité élevée (hermaphrodisme), régime alimentaire peu spécialisé.

Afin de compléter cette présentation, nous soulignerons le caractère adaptatif particulier de ces Bivalves.

Il a ainsi été montré que *C. fluminea* peut se déplacer activement en cas de stress environnemental localisé (McCloskey *et al.*, 1995). De plus, comme la majorité des Bivalves dont *D. polymorpha*, *C. fluminea* est particulièrement résistante à des stress chimiques tels que des biocides du fait de sa possibilité de s'enfouir dans le sédiment et de pouvoir clore ses valves pendant un laps de temps très long (Rodgers Jr. *et al.*, 1980). Divers mécanismes physiologiques lui permettent ainsi de s'isoler du milieu extérieur (Byrne *et al.*, 1991). Cette capacité lui permet de plus une importante résistance à l'exondation.

Aucune information sur d'éventuels parasites du genre *Corbicula* n'a été trouvée dans la littérature. Les prédateurs de ce genre sont principalement les écrevisses, les oiseaux, les rats musqués qui peuvent dans certains cas avoir une influence négative sur les densités de *Corbicula*, sans pour cela être à l'origine de leur disparition (Robinson & Wellborn, 1988).

Enfin, il a été montré en 1995 que *C. fluminea* pouvait s'accommoder de températures froides, abaissant ainsi le seuil inférieur de létalité (Kreiser & Mitton, 1995). Cette adaptation physiologique devrait ainsi permettre à l'espèce d'étendre son aire de répartition vers le Nord du Continent Américain notamment.

2.1.2. *Corophium*

2.1.2.1. Systématique

Embranchement :	ARTHROPODA
Classe :	CRUSTACEA
Ordre :	AMPHIPODA
Sous-ordre :	GAMMARIDEA
Superfamille :	COROPHIOIDEA
Famille :	COROPHIIDAE
Genre :	*Corophium*
Espèces :	*curvispinum* var. *devium*

Corophium curvispinum est un petit crustacé d'eaux saumâtres (salinité < 6‰) dont l'aire de répartition d'origine se situe dans la région des Mers Noire et Caspienne (Romanova, 1975). *Corophium curvispinum* var. *devium* est une variété écologique de l'espèce *C. curvispinum*, plus adaptée aux eaux douces (Harris, 1991) et comptant parmi les Corophiidae les plus répandus dans cette région.

2.1.2.2. Distribution géographique

A partir de la région Ponto-Caspienne, l'animal a entrepris la remontée des fleuves débouchant dans cette région. Il a colonisé ainsi les cours de la Volga, du Dniepr, du Danube au début des années 1900. Cette remontée a sans doute été facilitée par sa possibilité de se fixer au substrat, le transport ayant probablement été réalisé à l'aide des bateaux (Jazdzewski, 1980 ; Pygott & Douglas, 1989). De cette façon, l'espèce occupe l'ensemble de la Russie de l'Ouest au début du 20ème siècle.

Le passage vers l'Europe du Nord s'effectue en empruntant les systèmes de canaux. Après avoir été trouvé dans les zones de la Memel, Pripet et de la Vistule, l'espèce continue sa progression en colonisant l'Oder, puis la Spree, la Havel et finalement l'Elbe (Schellenberg, 1925, Thienemann, 1950, Herhaus, 1978 *in* Dhur, 1993). Parallèlement l'immigrant remonte le Danube et parvient de cette façon au lac Balaton (Musko, 1992a).

La conquête de l'Europe centrale se serait réalisée en passant par la plaine polonaise (Dhur, 1993) pour gagner le réseau fluvial allemand. *C. curvispinum* est alors recensé dès les années 30' en Angleterre dans la rivière Severn et colonisera rapidement nombre de rivières et canaux (*in* Rajagopal *et al.*, 1999). Plus récemment, *C. curvispinum* est recensé en Allemagne dans le canal de Dortmund à l'Ems en 1977. Le Mittellandkanal, le canal de l'Elbe-à-Lubeck, le canal latéral de l'Elbe et l'Elbe jusqu'à Hamburg sont colonisés. L'espèce est distribuée en Meuse depuis les années 80' (Van den Brink *et al.*, 1989).

Ce n'est qu'en 1987 que l'espèce est découverte dans le Rhin moyen et inférieur (Schöll, 1990 ; Van den Brink *et al.*, 1989). Elle est actuellement présente dans le Rhin supérieur jusque Karlsruhe ainsi que dans certains tributaires comme l'Aller et le Neckar (Herbst & Bäthe, 1993 *in* Dhur, 1993).

C. curvispinum a gagné la Saône (Genin, 1992) puis le Rhône (Frujet – communic. pers.) qui constitue à l'heure actuelle la limite Sud de répartition de l'espèce en France.

2.1.2.3. Morphologie

C. curvispinum est un Crustacé se caractérisant par sa forme étroite, aplatie latéralement. La deuxième paire d'antenne surdéveloppée permet une identification rapide du genre (Lincoln, 1979) (**Figure 5**). La taille des individus est toujours mesurée de l'extrémité du rostre (triangulaire) au telson. La taille des adultes varie de 6 à 9 mm (Crawford, 1937). La taille maximale rencontrée dans le Rhin est 7,2 mm (Rajagopal *et al.*, 1999).

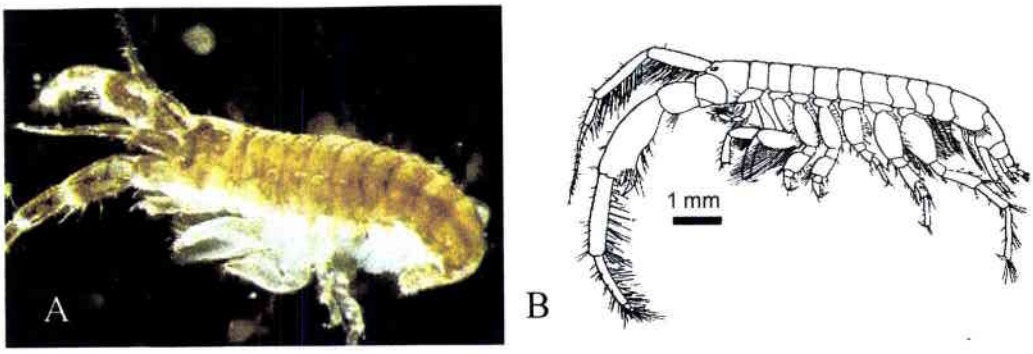


Figure 5 : *Corophium curvispinum* mâle. A : dans le milieu naturel ; B : vue de profil (d'après Gledhill, 1993 modifié).

Les principaux critères de différenciation sont les suivants (Gledhill *et al.*, 1976) :

- segments urosomiques non soudés entre eux (**Figure 6A**),
- le bord inférieur du IV^{ème} article de la 2ème paire d'antennes présente à son extrémité une épine, accompagnée sur sa face interne, en fonction de l'âge et du sexe, d'une à deux épines plus petites (**Figure 6B**),

  le bord inférieur du V^{ème} article de la 2ème paire d'antennes présente une courte épine,
- le bord interne du dactylus des gnathopodes II est denté.

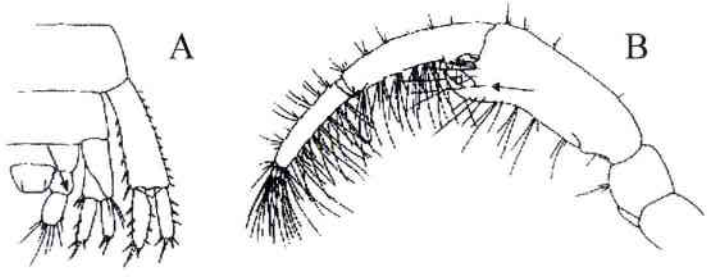


Figure 6 : Détail des appendices de *Corophium curvispinum* mâle. A : uropodes 1 à 3 ; B : épine sur le IV^{ème} article de la 2ème paire d'antennes. (d'après Gledhill, 1993 modifié).

2.1.2.4. Caractéristiques biologiques

C. curvispinum a un comportement fouisseur et construit des tubes cylindriques en produisant des fils de soie à l'aide de glandes sétifères situées sur les 3ème et 4ème paires de péréiopodes. Grâce aux fils de soie, des particules sableuses et limoneuses sont accolées les unes aux autres et forment des tubes dont l'ouverture se dirige vers le haut. L'animal vit à l'intérieur, ne laissant dépasser que l'avant du corps et les antennes qui lui servent à collecter la nourriture. Les tubes peuvent être isolés ou réunis en amas.

Les sexes sont séparés. La durée de vie varie de moins de 8 mois selon Rajagopal (1999) à 1 an (Musko, 1992b). Les mâles pourraient vivre moins longtemps (Van den Brink *et al.*, 1993). La reproduction (Rhin et le lac Balaton) est globalement comprise entre Mars et Octobre et semble être initiée par une température d'eau dépassant les 10°C (Bortkewitch, 1987 ; Musko, 1992b ; Rajagopal *et al.*, 1999).

Les femelles représentent généralement plus de 50% de la population. Rajagopal (1999) trouve dans le Rhin des pourcentages de femelles compris entre 60 et 80%, le pourcentage de mâles étant le plus faible en Mai/Juin.

Les femelles portent les œufs dans un marsupium au niveau des oostégites. La présence d'oostégites permet ainsi la différenciation entre les femelles et les mâles. Elles peuvent se reproduire plusieurs fois par an (Musko, 1992b). Trois générations par an sont généralement observées (Bortkewitch, 1987 ; Musko, 1992b ; Rajagopal *et al.*, 1999).

Dans le Rhin, chaque femelle peut porter de 4 à 25 œufs (Rajagopal *et al.*, 1999), ce qui est supérieur aux observations réalisées dans le lac Balaton (< 10 œufs.femelle^{-1}) (Musko, 1989, 1990, 1992b). Concernant le Rhin, des relations linéaires entre la taille d'une femelle de *C. curvispinum* (x en mm) et le nombre d'œufs (y) ont pu être établies :

à Lobith : $y = -13{,}39 + 6{,}95.x$ ($r = 0{,}91$; $p < 0{,}001$; $N = 187$)

à Nijmegen : $y = -10{,}47 + 7{,}80.x$ ($r = 0{,}92$; $p < 0{,}001$; $N = 201$)

Il a de plus été montré que le nombre d'œufs est positivement corrélé à la concentration en chlorophylle –a dans l'eau (Rajagopal *et al.*, 1999).

Selon Rajagopal (1999), un juvénile peut atteindre le stade de femelle ovigère en l'espace de 4 à 5 semaines, ceci correspondant à une taille d'individus supérieure à 2,2 mm.

Des densités allant de quelques individus à plusieurs milliers d'individus par mètre carré ont été observées dans les différents systèmes colonisés (Musko *et al.*, 1998). Les plus fortes densités de l'ordre de 750 000 ind.m^{-2} recensées dans le Rhin n'ont, jusqu'à présent semble-t-il, jamais été égalées (Musko *et al.*, 1998).

2.1.2.5. Caractéristiques écologiques

C. curvispinum supporte une salinité moyenne de 6‰. Ce serait une faible concentration en [Cl^-] qui limiterait la distribution de cette espèce (Bayliss & Harris, 1988).

Les exigences de *C. curvispinum* face à la teneur en oxygène dissous sont faibles. Ainsi, une teneur de 2 mg.l^{-1} serait suffisante à leur respiration (Schellenberg, 1942 *in* Dhur, 1993).

La reproduction de *C. curvispinum* est fortement corrélée à la température (Rajagopal *et al.*, 1999). De plus, outre la température, le niveau des ressources trophiques et la vitesse de courant ont une influence sur la taille à la maturité des individus (Rajagopal *et al.*, 1999). Ainsi, selon Rajagopal (1999), un apport important et continu de phytoplancton et de matières en suspension influence positivement la reproduction et une augmentation du nombre d'œufs incubés peut être observée.

C. curvispinum préfère les courants faibles à modérés et n'est pas perturbé par le batillage (Pygott & Douglas, 1989).

Cette espèce est peu exigeante dans le choix du support et colonise différents types de substrats (algues ou macrophytes, roseaux, enrochements) (Musko, 1992b ; Musko *et al.*, 1998). Il coloniserait cependant préférentiellement les substrats horizontaux (Pygott & Douglas, 1989). Une certaine charge des sols en matières organiques est indispensable à sa nutrition et la présence de particules inorganiques est requise pour la construction des refuges de l'animal. Généralement, ces conditions sont remplies dans la plupart des cours d'eau européens.

La production de tubes sablo-limoneux par les *Corophium* peut être considérable et l'influence de ces amphipodes en milieux marin sur la topographie et l'hétérogénéité spatiale des fonds a ainsi été démontrée (Lawrie & Raffaelli, 1998 ; Mouritsen *et al.*, 1998). Dans le Rhin, les tubes de *C. curvispinum* peuvent recouvrir jusqu'à 4 cm d'épaisseur les pierres, ce qui correspond à environ 609 g de boue sèche.m^{-2} soit 99 g de matière minérale.m^{-2} (Paffen *et al.*, 1994 ; Van der Velde *et al.*, 1994).

C. curvispinum est assimilé à un organisme filtreur, la base de son alimentation étant composée de phytoplancton et de détritus organiques (Marguillier, 1998). Marguillier (1998) montre ainsi l'existence de sources alimentaires communes entre ce crustacé, *D. polymorpha*, *C. fluminea* et *C. fluminalis*.

2.1.2.6. Traits biologiques potentiellement liés à un caractère invasif

C. curvispinum est classé parmi les organismes invasifs de par son euryécie, sa croissance et sa maturation rapide permettant un développement conséquent des populations en l'espace d'une année seulement (Paffen *et al.*, 1994). Les densités atteintes induisent alors des possibilités d'interactions avec diverses espèces macrobenthiques présentes (Van den Brink, 1995 ; Van der Velde *et al.*, 1994).

Dans des conditions de courant favorable, c'est à dire plutôt lotique, la colonisation est favorisée par la nage active des juvéniles capables de se déplacer et de sélectionner un substrat convenable (Rajagopal *et al.*, 1999).

C. curvispinum s'insère rapidement dans les chaînes trophiques de l'écosystème colonisé et devient alors rapidement, de par ses densités d'individus, une proie privilégiée commune à de nombreuses espèces de poissons, induisant ainsi des compétitions inter-spécifiques jusqu'alors inexistantes (Kelleher *et al.*, 1998).

2.2. Les conséquences écologiques liées aux espèces invasives

Nous considérerons dans ce paragraphe les données recueillies dans la littérature concernant *Corbicula fluminea*, *Corophium curvispinum* mais aussi et surtout *Dreissena polymorpha*, considérée comme "Bivalve invasif de référence", et dont l'impact sur les écosystèmes a fait l'objet de nombreux travaux (Karatayev *et al.*, 1997 ; MacIsaac, 1996).

Les conséquences écologiques liées à l'introduction d'espèces invasives peuvent être classées en cinq catégories principales. Les travaux permettant d'illustrer ces conséquences sont présentés dans le **Tableau III**.

(1) L'établissement de nouvelles espèces dans l'écosystème est défini, entre autres, par leur insertion dans les réseaux trophiques. De fortes densités d'individus peuvent ainsi exercer une forte pression sur la production biologique et les nutriments. Les différents impacts induits sur la qualité des eaux peuvent ainsi être directs ou indirects.

(2) L'insertion de nouvelles espèces dans les réseaux trophiques de l'écosystème colonisé peut dans certains cas perturber les relations proies/prédateurs et induire des changements sur la diversité des espèces.

(3) Le mode de vie des espèces introduites peut entraîner des modifications de la qualité de l'habitat (bioturbation, fixation au substrat, colmatage).

(4) Sur une période plus ou moins longue suivant l'établissement d'espèces invasives, des interactions inter-spécifiques peuvent avoir lieu et induire des phénomènes d'exclusion compétitive. Les impacts des espèces introduites sur la macrofaune peuvent ainsi dans certains cas extrêmes conduire à la raréfaction, voire à disparition d'espèces autochtones.

(5) La dernière conséquence à noter est celle du brassage génétique possible entre différentes espèces (Southwood, 1988). L'introduction d'espèces de provenance lointaine ou inconnue pose un problème au niveau infraspécifique qui est celui du flux de gènes entre la population introduite et la population autochtone. La population autochtone peut ainsi acquérir des caractères allant à l'encontre de son adaptation aux conditions locales et pouvant aller jusqu'à causer sa disparition si le flux de gènes est massif (Galland, 1997). Des espèces exotiques peuvent dans certains cas s'hybrider avec des espèces indigènes proches. Les hybrides interspécifiques qui en résultent peuvent alors prendre un comportement envahissant, risquant d'éliminer complètement le progéniteur.

Tableau III : Listes des ouvrages publiés permettant d'illustrer les conséquences écologiques liées à la présence d'espèces exotiques dans différents écosystèmes.

Changements démontrés	Source
Bacterioplancton	(Cotner *et al.*, 1995 ; Strayer *et al.*, 1999)
Zooplancton	(Fanslow *et al.*, 1995 ; MacIsaac *et al.*, 1995 ; Pace *et al.*, 1998 ; Strayer *et al.*, 1999)
Phytoplancton	(Bastviken *et al.*, 1998 ; Cahoon & Owen, 1996 ; Caraco *et al.*, 1997 ; Cohen *et al.*, 1984 ; Fanslow *et al.*, 1995 ; Phelps, 1994 ; Strayer *et al.*, 1999 ; Welker & Walz, 1998)
Macroinvertébrés	(Botts *et al.*, 1996 ; Burlakova, 1995 ; Gillis & Mackie, 1994 ; Hebert *et al.*, 1991 ; Karatayev *et al.*, 1997 ; Metcalfe-Smith *et al.*, 1998 ; Nalepa *et al.*, 1996, 1998 ; Parker *et al.*, 1998 ; Ricciardi *et al.*, 1996, 1997 ; Strayer *et al.*, 1998, 1999 ; Van den Brink, 1995 ; Van der Velde *et al.*, 1994 ; Wisenden & Bailey, 1995)
Poissons	(French & Bur, 1996 ; Kelleher *et al.*, 1998)
Oiseaux	(Hamilton *et al.*, 1994)
Qualité du substrat	(Berkman *et al.*, 1998 ; Botts *et al.*, 1996 ; Hakenkamp & Palmer, 1999 ; Mouritsen *et al.*, 1998 ; Nalepa *et al.*, 1998 ; Ricciardi *et al.*, 1997 ; Stewart *et al.*, 1998 ; Thayer *et al.*, 1997 ; Wisenden & Bailey, 1995)
Qualité d'eau	(Cahoon & Owen, 1996 ; Effler *et al.*, 1996 ; Effler & Siegfried, 1998 ; Fahnenstiel *et al.*, 1995 ; Karatayev *et al.*, 1997 ; Klerks *et al.*, 1996 ; MacIsaac, 1996 ; Mellina *et al.*, 1995 ; Reeders & bij de Vaate, 1990 ; Reeders *et al.*, 1989 ; Strayer *et al.*, 1999)

2.3. Les conséquences industrielles liées aux espèces invasives

2.3.1. Etendue des dommages recensés

Les eaux de surface sont prélevées pour divers usages industriels (réfrigération de machines, irrigation, production d'eau et de produits alimentaires élaborés...). Le développement d'espèces animales ou végétales au sein des circuits peut ainsi entraîner un dysfonctionnement, voire à un arrêt forcé, des systèmes de prise d'eau ou de réfrigération. L'élimination des causes de ce dysfonctionnement du point de vue économique représente donc un enjeu important (Khalanski, 1997).

Les espèces comme *C. fluminea* ou *D. polymorpha* sont ainsi à l'origine de nombreux problèmes de colmatage des circuits de prise d'eau de divers industriels tant sur le continent américain (Dresler & Cory, 1980 ; McMahon, 1982 ; Morton, 1977 ; Sinclair & Isom, 1963) que sur le continent européen (Jenner *et al.*, 1998).

Les conséquences dommageables de l'introduction de *D. polymorpha* dans les Grands-Lacs américains puis de son extension vers le Sud des Etats-Unis au cours des dernières années sont estimées à cinq milliards de dollars par an en 2000.

Les nuisances induites par les différentes espèces se développant en masse dans les circuits se traduisent (1) par le colmatage de filtres, d'échangeurs thermiques, de tuyaux provoquant ainsi des baisses de charge ou encore (2) par une corrosion accélérée des matériaux (Khalanski, 1997).

2.3.2. Le problème des biosalissures pour les industriels du Nord-Est de la France

La mise en route de la première tranche du Centre Nucléaire de Production d'Electricité (CNPE) de Cattenom date d'octobre 1986. Durant les années 1987 et 1988, aucun problème n'a été constaté. Au printemps 1989, la présence de "pack" de moules vivantes et de débris de coquille a entraîné un colmatage presque total de différents circuits. Cet incident a conduit à un arrêt non programmé de la tranche 1 durant le mois de Juillet 1989 afin d'effectuer un nettoyage. A cette époque, 400 m^3 de coquilles et de vase ont été retirés des conduites.

Pour définition, les biosalissures, ou salissures biologiques, sont les organismes végétaux ou animaux, fixés ou non, pouvant se développer sur toute ou partie des installations d'une industrie et provoquant une gène pour l'exploitation.

Parmi ces organismes, Khalanski (1997) distingue ainsi les végétaux et les animaux. Il considère ainsi comme salissures biologiques les végétaux qui se développent sur les structures exposées à la lumière comme les cyanobactéries sur les tours d'aéroréfrigérants, ou les algues filamenteuses dans les bassins froids d'aéroréfrigérants. Les animaux présentant la plus grande abondance dans les circuits sont des filtreurs de fines particules, dont le développement est favorisé par l'abondance du phytoplancton dans les rivières françaises. Il cite ainsi pour les centrales de l'Est de la France les Spongiaires, les Hydraires tel que *Cordylophora caspia* (Massard & Geimer, 1990), *D. polymorpha* et des Unionidés, les Bryozoaires du genre *Plumatella* mais uniquement à la centrale de Chooz B, les Gastéropodes (*Bythinia, Viviparus, Limnea...*) et d'autres Bivalves (*Sphaerium, Unio, Anodonta*). *Corbicula* sp. et *Corophium curvispinum* sont également référencées depuis 1994.

2.3.3. Les moyens de lutte

Divers moyens sont utilisés pour limiter le développement d'organismes au sein des circuits (Jenner *et al.*, 1998 ; Khalanski, 1997).

Au cours des dernières années, les moyens de lutte contre les salissures biologiques les plus divers ont été testés puis mis, ou non, en œuvre. En plus de l'usage systématique de systèmes de filtres, on peut ainsi distinguer les moyens :

- mécaniques : nettoyage manuel ou automatique par jet d'eau à haute pression,
- physiques : débits d'eau élevés, peintures anti-fouling, eaux échauffées, rayonnements ultra-violets, champs électromagnétiques (D'Itri, 1997),
- chimiques : peintures toxiques, chloration, traitements oxydants ou non-oxydants,
- biologiques : toxines bactériennes, biocides naturels.

2.3.4. Importance de l'étude du cycle biologique des espèces

Depuis l'incident du début des années 90' au CNPE de Cattenom, confronté au développement massif de *Dreissena polymorpha* dans les circuits de refroidissement secondaire, des moyens mécaniques de nettoyage de ces installations ont dès lors été adoptés et sont toujours régulièrement employés. Les parois (murs, sols, plafonds) des installations habituellement sous eau sont ainsi périodiquement mises à nu.

L'état du développement des salissures au cours du temps est primordial pour l'exploitant alors confronté au choix de la période optimale de nettoyage des circuits permettant ainsi de réduire au mieux le volume des salissures qui se développent. Ainsi, depuis plusieurs années et notamment depuis les introductions et les problèmes causés par le développement massif de *C. fluminea* et *D. polymorpha* aux Etats-Unis et en Europe, de nombreuses études destinées à mieux connaître le cycle biologique des espèces exotiques ainsi que les meilleurs méthodes permettant de les éliminer (Belanger, 1991 ; Belanger *et al.*, 1993 ; Johnson & McMahon, 1998 ; Rajagopal *et al.*, 1997 ; Ussery *et al.*, 1998) ont été entreprises.

3. OBJECTIFS DE L'ETUDE ET DEMARCHE ADOPTEE

Il n'y a encore actuellement que peu de connaissances acquises sur le devenir à long terme des processus d'expansion des espèces. Seules des études fragmentaires ont été entreprises (Ricciardi & Rasmussen, 1998) afin de comparer la capacité de certains groupes taxonomiques ou types de communautés à coloniser de nouveaux milieux, leur susceptibilité à l'envahissement ou leur tendance naturelle à "fournir" des organismes invasifs. C'est pourquoi il apparaît clairement indispensable de multiplier autant que possible la description d'un maximum de cas d'invasion (Vermeij, 1996).

La première mise en évidence de la présence de Bivalves du genre *Corbicula* et de *Corophium curvispinum* dans la partie française de la Moselle nous a très logiquement conduit à rechercher quel pouvait être le devenir de ces populations dans cet écosystème nouvellement colonisé ? Il était ainsi nécessaire de déterminer :

- **la distribution longitudinale de ces taxons dans la rivière,**
- **la part prise par ces espèces exotiques au sein de la macrofaune benthique,**
- **le ou les facteurs permettant d'expliquer leur distribution le long du cours.**

Afin de répondre à ces questions, un tronçon du cours français d'environ 125 km depuis la frontière franco-luxembourgeoise fut prospecté en décembre 1994 afin d'établir un premier bilan ("état 0") de la colonisation (chapitre I.1.).

De par les dimensions spatiales conséquentes de la rivière, une importante variabilité des paramètres environnementaux est susceptible d'exister sur les différentes parties du cours. La seule quantification des importances relatives, en terme d'abondance mais aussi de biomasse, des espèces exotiques au sein des communautés macrobenthiques à l'échelle d'un prélèvement ou à une échelle stationnelle, bien que primordiale, ne peut simplement et uniquement permettre de se rendre compte de l'importance de la colonisation à l'échelle de la rivière. Ainsi, suite à une étude approfondie des communautés macrobenthiques sur différents secteurs du cours, nous établirons et tenterons d'estimer ces importances relatives aux différentes échelles spatiales considérées (chapitre I.2.).

D'éventuelles relations espèces/nature du substrat ont été recherchées, et ce par confrontation des données mésologiques avec les données faunistiques recueillies sur l'ensemble des prélèvements benthiques réalisés en Moselle sur la période d'étude de 1994 à 1996 (chapitre I.3.).

Compte tenu des nombreuses divergences d'informations relevées dans la littérature concernant les Bivalves du genre *Corbicula*, il est rapidement apparu indispensable de réaliser une mise au point sur ces Bivalves.

De nombreux travaux indiquent que la seule prise en compte de critères morphologiques des coquilles, très variables selon les conditions du milieu, peut être source de controverses et de confusions quant à la systématique des individus.

Il est alors apparu nécessaire :

- **de rechercher et proposer de nouveaux critères de séparation des Bivalves du genre *Corbicula***
- **de statuer sur l'existence d'une ou de deux espèces distinctes en Europe ?**

Nous nous sommes limités dans un premier temps à une description morphométrique de la coquille des deux formes rencontrées (chapitre II.1.1.). Cette description est ensuite confortée par la comparaison des individus de la Moselle avec des lots d'individus provenant de bassins hydrographiques différents où *Corbicula* est aussi recensé.

De plus, une étude génétique des différents lots d'individus a été réalisée afin d'établir le statut taxinomique des individus que nous avons préalablement séparés sur des critères uniquement morphologiques en deux "espèces" distinctes, *Corbicula fluminea* et *Corbicula fluminalis*. Les résultats de ces expériences permettront d'avancer des hypothèses quant à l'origine géographique des différentes populations introduites ainsi que des éventuelles voies de colonisation envisageables (chapitre II.1.2.). De nombreux hydrobiologistes sont confrontés au problème de détermination de *Corbicula*. S'il s'avère que deux espèces distinctes existent, un outil mathématique permettant d'identifier objectivement les deux espèces étudiées sera recherché (chapitre II.1.3.).

Une des conséquence directe de l'incertitude sur la systématique du genre *Corbicula*, notamment pour *C. fluminalis*, est la difficulté de prendre en compte les données de la littérature sur leur biologie ou leur écologie. Ces Bivalves n'ayant de plus jamais été décrits dans la Moselle, le champ d'investigation était alors très large et nous nous sommes donc limités à **définir quelques uns de leurs principaux traits biologiques dans cet écosystème.**

Une étude de la reproduction des deux espèces dans la Moselle a ainsi été entreprise (chapitre II.2.1).

La présence de nouvelles espèces macrobenthiques, déjà présentes en densité importante dans la Moselle, et les connaissances acquises sur les problèmes de fouling occasionnés par *Corbicula fluminea* au même titre que *Dreissena polymorpha*, aussi bien sur le continent américain qu'en France, nous ont amenés à envisager le suivi de la croissance de ces espèces, non seulement en milieu naturel, mais aussi au sein d'ouvrages de prise d'eau brute à usage industriel (Centres Nucléaires de Production d'Electricité – particulièrement le CNPE de Cattenom). Des modèles de croissance généraux des deux espèces, ainsi que l'existence de facteurs pouvant influer sur la croissance, ont ainsi été recherchés (chapitre II.2.2.).

Le CNPE de Cattenom a, en de nombreuses occasions, été confronté au développement massif de *Dreissena polymorpha* dans les circuits de refroidissement secondaire. Les moyens mécaniques de nettoyage, régulièrement mis en œuvre, des installations habituellement sous eau ont pour conséquence directe la mise à nu périodique des parois (murs, sols, plafonds) de ces installations.

Plusieurs questions se posent alors :

- **quel(s) est(sont) le(s) cortège(s) d'espèces présent(s) au sein des circuits ?**
- **la présence de nouvelles espèces exotiques fixées ou non (*Corbicula*, *Corophium* ou encore *Cordylophora*) au sein des circuits constitue-t-elle un danger potentiel pour les installations ?**
- **existe-t-il une dynamique particulière de colonisation des différents supports par divers organismes biologiques dans ces systèmes artificialisés ?**
- **existe-t-il une succession des espèces présentes à plus ou moins long terme, et si oui, quelles pourraient en être les causes ?**

Un inventaire faunistique actualisé des circuits était donc indispensable. Ayant connaissance de données antérieures sur le développement des salissures au sein du CNPE de Cattenom, il nous a paru intéressant de chercher si des différences en terme de dominance relative des espèces d'une part, et de croissance d'autre part, pouvaient être mises en évidence. Compte tenu des densités de *Corophium* rapportées dans la Meuse au niveau du CNPE de Chooz B, une démarche d'étude similaire a de plus été entreprise sur ce site. Cet aspect du développement des espèces invasives en milieu artificialisé fera l'objet d'un chapitre particulier (chapitre III).

La caractérisation de l'évolution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques dans une rivière et l'éventuelle mise en évidence de changements au sein de la macrofaune en terme de diversité ou d'abondance relative induits par l'établissement de nouvelles espèces est étroitement dépendante de l'échelle de temps d'observation. L'acquisition de données qualitatives sur la répartition géographique de *Corbicula* et *Corophium* dans la Moselle a été réalisée afin de compléter les informations précédemment exposées (cf. chapitre I) et **fournir une carte actuelle de répartition** (chapitre IV.1.).

Bien que ne disposant que de peu d'années de recul, il paraissait indispensable au terme de notre étude de **réaliser une première analyse de l'évolution temporelle des densités des populations (particulièrement *Dreissena*, *Corbicula* et *Corophium*) sur les stations de la Moselle pour lesquelles le plus grand nombre d'informations avait pu être collecté.**

Nous nous sommes attachés à vérifier (1) si des phénomènes de compétitions inter-spécifiques pouvaient exister et, si oui, pouvaient déjà être mis en évidence, ou (2) quel pouvait être le rôle de différents facteurs abiotiques, si tant est qu'ils soient pertinents, sur l'établissement et le développement des espèces exotiques récemment introduites (chapitre IV.2.).

4. MATERIEL ET METHODES

4.1. Sites d'études

La codification en point kilométrique de navigation (pK) sera largement utilisée dans ce document afin d'indiquer précisément la localisation géographique des différentes stations étudiées sur la Moselle. Ce pK correspond à la distance en kilomètre par rapport à la confluence de la Moselle avec le Rhin.

4.1.1. Le long de la Moselle

4.1.1.1. Etude biocénotique des communautés benthiques

Le choix des stations retenues pour notre étude découle du programme de recherche des Commissions Internationales pour la Protection de la Moselle et de la Sarre (CIPMS) pour lequel une étude morphologique et hydrodynamique du cours de la Moselle a permis d'identifier trois secteurs singuliers depuis Hauconcourt (pK 286,5) jusqu'à l'amont de la confluence avec la Sarre à Grevenmacher (pK 211,0) (Garnier *et al.*, 1995).

Au niveau d'Olgy, le cours de la Moselle est divisé en deux parties, l'une déviée et aménagée en voie navigable, l'autre alimentant la retenue du barrage hydroélectrique d'Argancy. Une partie de cette masse d'eau est utilisée par la centrale qui gère sa restitution dans le canal de fuite en relâchant soit de l'eau passée dans les turbines, soit de l'eau passée en surverse de façon à respecter le débit réservé de la rivière à l'aval. A partir du barrage d'Argancy et jusqu'à Thionville, la Moselle présente alors deux cours distincts, l'un canalisé (artificialisé) et l'autre non aménagé correspondant au cours naturel de la Moselle.

Les stations définies sont les plus représentatives des conditions écologiques mises en évidence sur chacun des trois secteurs. Ainsi, Hauconcourt et Bousse (pK 276,5) sont les stations du secteur 1 situées sur le cours naturel de la Moselle où aucune activité de navigation marchande n'est observée. Ces stations ne font donc pas l'objet de curages ou de modifications du lit de la rivière. C'est sur ces stations que l'on peut rencontrer la plus grande diversité d'habitats benthiques. Les stations de Cattenom (pK 258,0) et Sierck-lès-Bains (pK 242,5) sont situées sur le cours navigable de la Moselle et sont caractéristiques du secteur 2 de par la présence alternée de zones fortement aménagées (curage du lit, empierrement, consolidation de rives) et de zones où seul le chenal de navigation est soumis à des curages. Il est donc possible sur ce secteur de rencontrer des zones rivulaires présentant des caractéristiques mésologiques plus ou moins naturelles. De part la nature géologique des sols, la Moselle à Grevenmacher, station caractéristique du secteur 3, présente un lit relativement étroit (moins de 100 m de large) et entièrement canalisé. Le chenal et les rives ont ainsi fait l'objet d'un travail conséquent de consolidation par enrochement. Les stations de Hauconcourt, Sierck-lès-Bains et Grevenmacher ont été échantillonnées à trois saisons différentes (avril, juillet, septembre) sur la période d'étude 1994 à 1996. Les stations de Bousse et de Cattenom, respectivement échantillonnées afin de parfaire la description faunistique et mésologique du premier et du deuxième secteur, n'ont été échantillonnées qu'en avril et en juillet 1996.

Trois stations ont de plus été définies et échantillonnées uniquement en décembre 1994 dans le but d'acquérir des données faunistiques et mésologiques nous permettant d'établir la distribution longitudinale de *Corbicula* et *Corophium* sur un profil longitudinal de la Moselle. La station de Metz (pK 298,5) est une portion artificialisée et navigable de la Moselle se situant à l'aval de l'écluse de l'ancien port de Metz. La station de Dieulouard (pK 337,0) est située à l'aval proche de la ville de Dieulouard sur une portion navigable du cours naturel de la Moselle. La station de Gondreville (pK 367,0) est le seul point que nous ayons prospecté sur le cours naturel de la Moselle amont. Ce point est ainsi situé à environ 22 km en amont de la confluence de la Meurthe avec la Moselle.

Entre 1994 et 1996, nous avons donc globalement réalisé des prélèvements benthiques sur 8 stations réparties sur environ 156 km de cours de la Moselle (**Figure 7**).

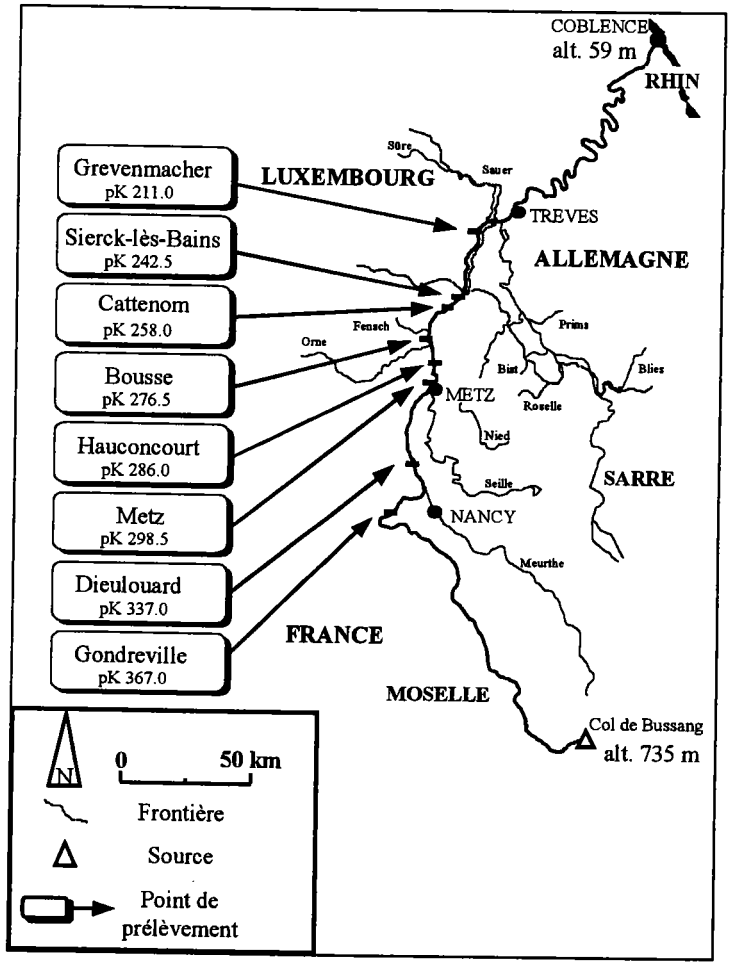


Figure 7 : Carte de la Moselle et localisation des points de prélèvements benthiques. Le pK correspond au point kilométrique de navigation.

4.1.1.2. Sites de référence

La Moselle s'inscrivant dans le cadre des grandes rivières aménagées à débit régulé, une des principales difficultés de nos expérimentations *in situ* a été de trouver des sites d'étude situés en rive où la profondeur d'eau n'était ni trop importante ni trop fluctuante, et autorisant ainsi un accès tout au long de l'année. De part les contraintes physiques et matérielles, et donc faute de pouvoir réaliser

des prélèvements réguliers d'individus de *Corbicula* aussi bien au sein du CNPE de Cattenom que dans la Moselle au niveau de la prise d'eau de Cattenom, l'étude de la reproduction des *Corbicula* n'a pu être envisagée que sur des individus prélevés dans le milieu naturel sur un autre site plus accessible.

4.1.1.2.1. La station d'Argancy

La station d'Argancy (pK 287,3) se situe en rive droite à l'amont proche de la station d'Hauconcourt et donc sur la zone du cours naturel de la Moselle. La rive droite présente une très faible dénivellation, la hauteur d'eau variant de 0,3 m à 1 m en étiage, ce qui permet une bonne accessibilité et la réalisation manuelle de prélèvements benthiques pendant la plupart de l'année. Le substrat caractéristique rencontré en rive droite se compose d'un mélange de sable/gravier dans lequel de fortes densités de *Corbicula*, de l'ordre du millier à plusieurs milliers d'individus au mètre carré, sont généralement observées.

Les individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* utilisés pour l'établissement des différentes relations allométriques, le suivi de la condition corporelle et pour la définition des périodes de reproduction proviennent tous de ce site.

La hauteur d'eau sur cette station étant régulée par le barrage à l'amont, de grandes surfaces de rives peuvent ainsi être soumises à l'exondation. Ainsi, de part les faibles hauteurs d'eau pouvant être observées en été sur cette station, le suivi de la croissance individuelle de *Corbicula* en cage ne pouvait y être envisagé.

4.1.1.2.2. La station du Saulcy

La station du Saulcy est située sur un bras de dérivation du cours principal de la Moselle (pK 300,5) alimentant le plan d'eau de la ville de Metz. La hauteur d'eau de ce site d'étude, placé en rive gauche du bras de dérivation, est quasi constante car régulée par plusieurs barrages permettant un accès permanent entre le cours principal de la Moselle et le plan d'eau à de petites embarcations de plaisance. La hauteur d'eau au niveau de la rive est ainsi constante et égale à environ 1 m. L'existence de ce niveau d'eau quasi constant tout au long de l'année, et son accessibilité, ont orienté notre choix sur ce site, retenu pour la réalisation du suivi de la croissance individuelle de *Corbicula*, ainsi que des expériences visant à déterminer l'existence ou non d'un effet densité d'individus sur la croissance de *C. fluminalis*.

4.1.2. Etude des biosalissures en Moselle et en Meuse

4.1.2.1. La Moselle à Cattenom

Le CNPE de Cattenom est situé à environ 5 km côté rive gauche du cours principal de la Moselle. L'eau brute pompée en Moselle au niveau de la station de pompage (pK 258,0) doit donc être acheminée jusqu'aux ouvrages d'arrivée et de reprise (OAR) alimentant les circuits de refroidissement secondaire des tranches 1 et 2 (OAR ½) et des tranches 3 et 4 (OAR ¾), situés sur le site de la centrale, via un système souterrain de galeries en béton. Au niveau de l'OAR, outre la présence de dégrilleurs, l'eau brute est filtrée par l'intermédiaire de filtres rotatifs (SFI) de vide de maille 1 mm et permettant l'alimentation des rus d'eau où se situent les pompes alimentant les différents circuits de réfrigération (SEC et SEN en particulier, correspondant respectivement à l'eau brute secourue pour les réfrigérations intermédiaires, et à l'eau brute pour les réfrigérants des auxiliaires nucléaires et de la salle des machines).

Un premier système collecteur destiné à l'étude du développement des différents organismes animaux présents au sein des circuits a ainsi été placé dans une fosse SFI en amont du filtre rotatif 2SFI 001FC (**Figure 8**).

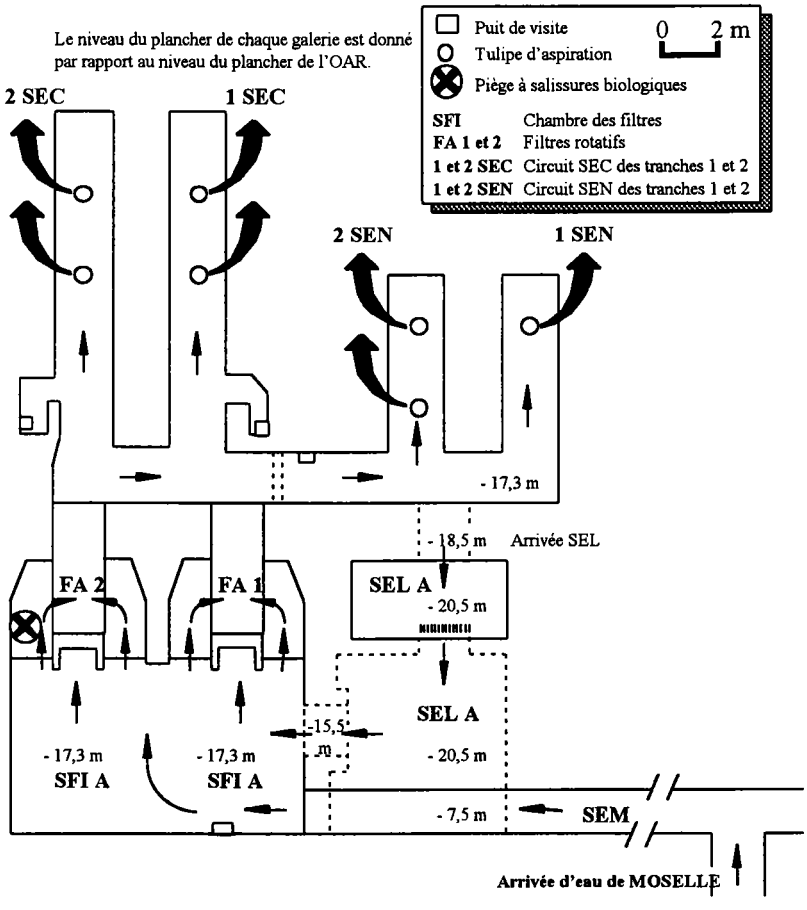


Figure 8 : Schéma partiel vu du dessus du circuit d'eau de Moselle (SEM) et d'eau venant de la retenue du Mirgenbach (SEL) dans l'OAR 1/2 Voie A du CNPE de Cattenom. L'emplacement du système collecteur en amont d'un filtre SFI (FA 2) est symbolisé par une croix.

L'amont proche de la station de pompage en Moselle a été choisi comme site témoin. Un système collecteur identique au précédent a donc été placé dans le cours naturel de la Moselle au niveau d'un ponton sur lequel est placée une station de mesure physico-chimique multiparamètre d'EDF.

4.1.2.2. La Meuse à Chooz B

Le CNPE de Chooz B est situé en rive gauche sur le cours naturel non navigable de la Meuse en amont de la ville de Givet (**Figure 9**). Le CNPE est placé au centre d'une anse naturelle formée par la rivière et, à la différence du CNPE de Cattenom, la prise d'eau brute de la rivière se fait par l'intermédiaire d'un canal d'amenée à ciel ouvert d'une centaine de mètres environ. L'eau du canal d'amenée est ainsi acheminée jusque dans la station de pompage de la centrale où elle alimente les voies A et B du circuit de refroidissement secondaire de chacune des deux tranches du site.

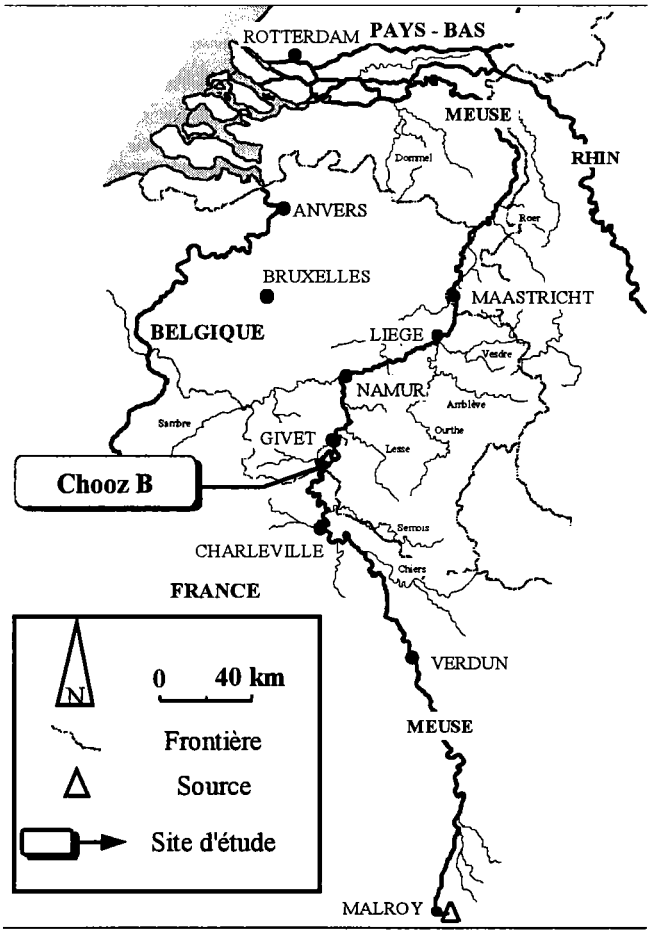


Figure 9 : Carte de la Meuse et localisation du CNPE de Chooz B.

Suivant la même démarche que pour le CNPE de Cattenom, un système collecteur a été placé dans une fosse SFI en amont d'un filtre rotatif de caractéristiques similaires à celles des filtres en place dans les OAR de Cattenom (**Figure 10**). Un système collecteur a été placé comme témoin dans le chenal d'amenée à l'extérieur du site du CNPE au niveau d'un pont enjambant le chenal.

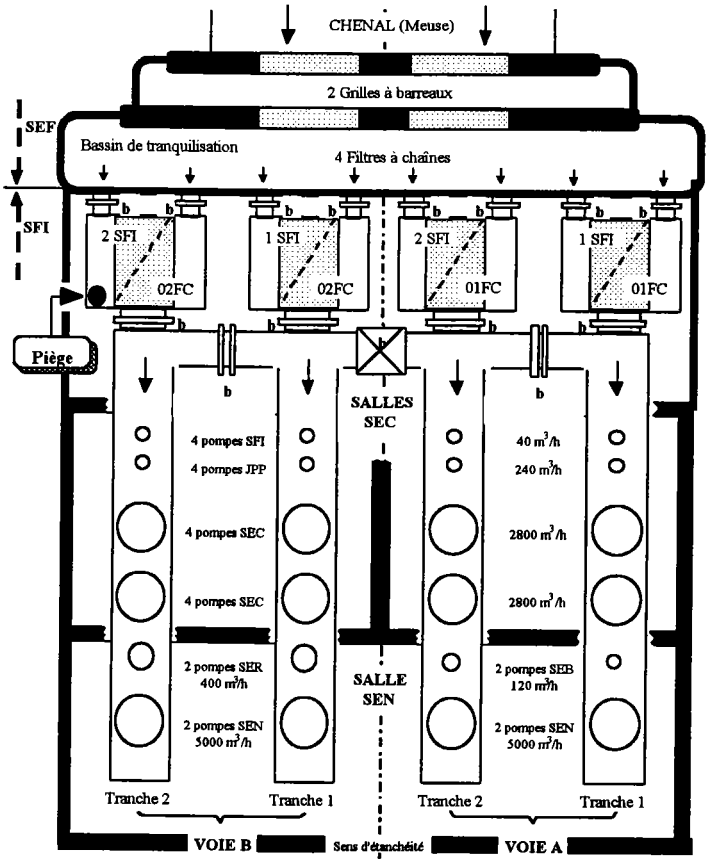


Figure 10 : Schéma partiel vu du dessus du circuit d'eau de Meuse dans la station de pompage du CNPE de Chooz B. Emplacement du système collecteur (piège symbolisé par un point noir) au sein de la station de pompage dans un fosse SFI à l'amont du filtre rotatif 2SFI002FC. b : batardeau.

4.2. Paramètres environnementaux considérés

4.2.1. Suivi temporel de l'évolution des communautés macrobenthiques dans la Moselle

Les campagnes de prélèvement de la macrofaune benthique n'étant que ponctuelles dans l'année et réparties sur un profil longitudinal de la Moselle de plusieurs dizaines de kilomètres, nous n'avons réalisé aucun suivi des paramètres physico-chimiques de la rivière. L'étude de l'évolution des divers paramètres physico-chimiques a été réalisée a posteriori grâce à l'accès à divers banques de données mises à notre disposition par Electricité de France CNPE de Cattenom d'une part, et l'Agence de l'Eau Rhin-Meuse – Banque de l'Eau Rhin-Meuse – Réseau National des Données sur l'Eau d'autre part. Un maximum de données sur le tronçon Hauconcourt-Grevenmacher couvrant la période 1992-1998 a ainsi été collecté. Les données concernent notamment l'évolution des débits, de la température de l'eau, de la concentration en oxygène dissous, de la concentration en chlorophylle – a, du pH mais aussi de nombreux éléments chimiques ($[P]_{total}$, $[PO_4^{2-}]$, $[N]_{total}$, $[NO_2^-]$, $[NO_3^-]$, $[N]_{Kjeldahl}$, $[NH_4^+]$, $[CaCO_3]$, $[Cl^-]$, $[Mg^{2+}]$, $[Ca^{2+}]$, $[K^+]$, $[Na^+]$). Une étude de l'évolution annuelle de chacun de ces paramètres a été réalisée afin de mettre en évidence les principales différences intra ou inter-annuelles.

4.2.2. Suivi des paramètres physico-chimiques en milieu naturel et artificialisé

Un suivi de différents paramètres physico-chimiques a été réalisé en 1997-1998 parallèlement au suivi du développement des biosalissures sur les systèmes de piégeage placés au sein des CNPE de Cattenom et Chooz B, ainsi que dans le cours de la Moselle et la Meuse, afin de (1) caractériser les différents milieux et de (2) mettre en évidence d'éventuelles relations entre un ou plusieurs paramètres et le développement et/ou la croissance des salissures biologiques.

Sur chaque site, les mesures des différents paramètres sont réalisées dans des échantillons d'eau de 10,5 litres prélevés au moyen d'une bouteille à prélèvement Niskin (General Oceanics, Inc. Miami, Florida), à fermeture commandée à distance, à l'emplacement et à la profondeur exacte du système collecteur. Les paramètres tels que la température, le pH, la teneur en oxygène dissous et la conductivité sont ainsi directement mesurés sur le terrain. Un échantillon de 4 litres d'eau est de plus prélevé, conservé au froid et à l'obscurité, et ramené au laboratoire afin de permettre les analyses complémentaires pour chaque site.

La nourriture disponible a souvent été estimée par la mesure de la concentration de l'eau en chlorophylle –a (Chl a), le phytoplancton constituant une des principale source d'alimentation des organismes benthiques (Cohen *et al.*, 1984 ; Foe & Knight, 1985 ; Foe & Knight, 1986 ; Marguillier, 1998). De ce fait, pour chaque site, deux litres de l'échantillon d'eau ramené au laboratoire sont filtrés sur une membrane en fibre de verre (type Whatman GF/C 90 mm). Le filtre est séché, immergé dans 10 ml d'acétone à 90%, et mis à l'obscurité pendant 24 h. Le filtre retiré du tube, les chlorophylles sont extraites par torsion et rinçage du filtre à l'acétone, puis récupérées dans un second tube dont le volume est ensuite réajusté à 10 ml d'acétone à 90%. Le tube est centrifugé pendant 15 mn à 4000 tours.mn^{-1} avant la lecture des densités optiques à 665 nm et à 750 nm du surnageant. Les extraits sont récupérés et acidifiés à l'aide de 100 µl de HCL à 0,1 N. Après un délai d'une heure au froid, une nouvelle lecture de densité optique à 665 nm et à 750 nm est réalisée après centrifugation à 4000 tours.mn^{-1} pendant 15 mn. Les différentes valeurs de densité optique avant et après acidification permettent de calculer la teneur en chlorophylle –a et en phéopigments à partir des équations de Lorenzen (Lorenzen, 1967).

La teneur en matières en suspension ($MES_{Totales}$) dans l'eau pouvant dans certains cas avoir un effet néfaste sur la croissance des Bivalves tels que *C. fluminea* (Foe & Knight, 1985) ou *D. polymorpha* (Madon *et al.*, 1998), l'estimation des teneurs en matières en suspension (fraction minérale MES et organique MVS) a été réalisée par gravimétrie sur une fraction de un litre de l'échantillon d'eau récupéré (NF T 90-105-1 (EN 872) avril 1996).

Les mesures du titre alcalimétrique (TA et TAC) obtenu par titrimétrie (NF T 90-036 (EN ISO 9963-1) février 1996), des concentrations en anions ([Br^-], [Cl^-], [NO_3^-], [SO_4^{2-}]) et cations ([Ca^{2+}], [Mg^{2+}], [Na^+], [K^+]) majoritaires respectivement obtenus par chromatographie ionique (NF T 90-042 (EN ISO 10304-1) juin 1995) et spectrophotométrie d'absorption atomique (NF T 90-005 mars 1995), sont réalisées au laboratoire sur le volume restant d'eau échantillonnée.

4.2.3. Prélèvements en rivière à forte profondeur

4.2.3.1. Matériels et techniques de prélèvement

L'inaccessibilité du substrat par des méthodes directes d'observation et/ou de prélèvement (hauteur d'eau de l'ordre de plusieurs mètres et/ou turbidité trop importante) sur les stations étudiées sur le profil longitudinal de la Moselle ont imposé l'utilisation de techniques de dragage pour déterminer la nature du fond d'une part, et échantillonner la macrofaune benthique d'autre part.

Les campagnes de dragages ont été réalisées au moyen d'une embarcation pneumatique, ainsi que de deux types de dragues utilisées en alternance suivant la nature du fond. Ce matériel de prélèvement a été choisi compte tenu des résultats de l'étude menée par Berly (1989) sur le mode de travail sous eau de ces deux dragues. Selon ses résultats, il est ainsi possible d'obtenir une estimation de la surface draguée en fonction du volume de sédiment prélevé (Berly, 1989).

La première drague utilisée fut une drague triangulaire de 39 cm de côté et d'un poids de 18 kg (**Figure 11.1**). Cette drague permet théoriquement d'échantillonner le fond sur une largeur de 32 cm. Une série de dents triangulaires disposées à l'avant permet de déchausser les galets. Le filet situé à l'arrière (mailles de 500 µm) permet de recueillir les sédiments. Ceux-ci colmatent rapidement le filet, ce qui permet de prélever des sédiments vaseux ainsi que la faune endo et/ou épibenthique dont la taille peut être inférieure à 500 µm. Une chaîne de 10 m de long est fixée à la drague, et permet par son poids de maintenir la drague plaquée contre le fond. Cette chaîne est reliée à 25 m de corde utilisés pour tirer la drague à partir du bateau. Des longueurs variables (chaîne + corde) de 15 à 30 m ont été employées selon les profondeurs rencontrées, afin de diminuer au maximum l'angle d'attaque entre la drague et le fond et d'assurer ainsi une meilleure pénétration. Berly (1989) a montré que ce type de drague ne raclait que la partie superficielle des sédiments et que son emploi était plus approprié à des substrats de granulométrie grossière. Les tests effectués sur les tronçons d'Hauconcourt et Grevenmacher ont orienté le choix de l'utilisation de la drague triangulaire sur le secteur artificialisé de Grevenmacher dont les fonds sont exclusivement composés de gros blocs.

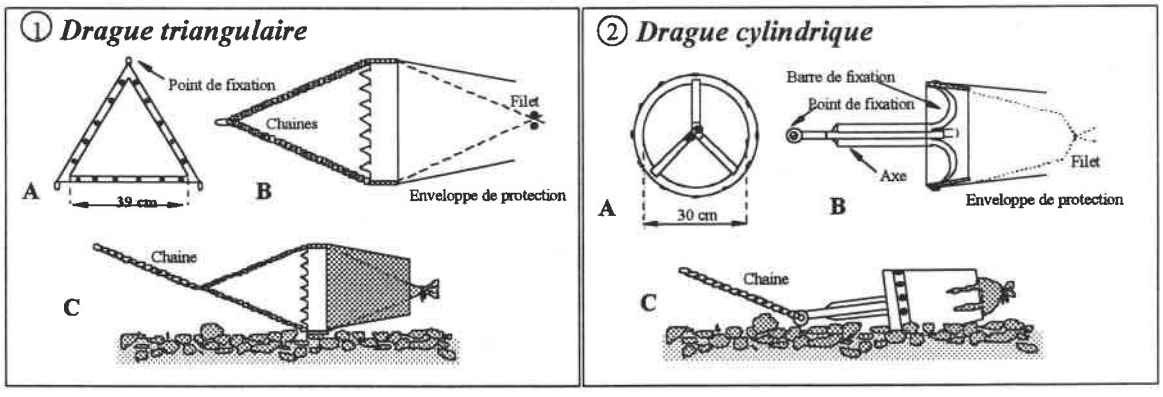


Figure 11 : Schéma des dragues utilisées lors de la réalisation des prélèvements benthiques sur la Moselle (d'après Berly, 1989 modifié). (1) drague triangulaire. (2) drague cylindrique. (A) vue de face ; (B) vue de profil ; (C) drague dans sa position de travail.

Un deuxième type de drague, à section circulaire, susceptible de pénétrer plus profondément dans le sédiment, a été employé sur les stations autres que Grevenmacher. La drague cylindro-conique, dérivée d'un modèle "Rallier du Baty", est largement utilisée en océanographie (**Figure 11.2**). Cette drague pèse 25 kg et son diamètre d'ouverture est de 30 cm. Il est donc théoriquement possible d'échantillonner une bande de 30 cm de large. La présence d'un axe médian a pour effet de faire basculer la drague vers l'avant et d'assurer une meilleure pénétration de celle-ci dans les sédiments. Le filet situé à l'arrière, ainsi que la chaîne et la corde sont identiques à ceux de la drague triangulaire.

Au minimum un transect a été réalisé sur chaque station échantillonnée. Un transect comprend un point rive gauche (RG) et un point rive rive droite (RD) situés à environ 5 m de la berge, et un point chenal (CH) qui font chacun l'objet d'un dragage séparé. Un dragage s'effectue en remontant le sens du courant. La drague est toujours déposée au fond avec précaution dans sa position de travail. Après avoir effectué un "trait" de dragage (traction sur une distance estimée), la drague est remontée manuellement, le poids de l'ensemble drague + sédiments variant entre 30 et 50 kg. Les sédiments recueillis sont déversés dans un bac et le filet de la drague soigneusement lavé. Les éléments les plus grossiers (blocs, galets) sont brossés afin de recueillir les animaux sessiles et placés dans un seau pour une étude granulométrique ultérieure, le reste du prélèvement est tamisé puis placé dans des pots de deux litres et formolé à 8%.

4.2.3.2. Evaluation des densités faunistiques et des biomasses

La composante faunistique a été entièrement séparée de la composante mésologique pour tous les échantillons prélevés. Notre objectif étant de quantifier l'importance de certains taxons dans la Moselle (en terme d'abondance mais aussi de biomasse), le niveau systématique de détermination retenu dépend (1) des plus ou moins grandes difficultés d'identification des taxons considérés et (2) de l'intérêt d'une telle détermination compte tenu de l'objectif fixé. Il est ainsi variable suivant le groupe faunistique considéré : de l'espèce pour certains Achètes, Mollusques, Crustacés et Insectes, à la classe pour les Oligochètes.

Pour chaque prélèvement, les poids secs des individus d'un même taxon sont déterminés après passage à l'étuve à 105°C pendant 24 h, et exprimés en g de poids sec. Les parties molles des Bivalves ont été récupérées et passées à l'étuve afin d'exprimer la biomasse sèche de ceux-ci en g de poids sec des parties molles. La séparation des parties molles de la coquille des mollusques gastéropodes étant délicate, ceux-ci sont préalablement placés dans une solution décalcifiante d'acide trichloroacétique (5%) et de formol (10%) pendant un minimum de 5 jours afin de permettre l'expression des résultats en g de poids sec des parties molles.

4.2.3.3. Evaluation des caractéristiques granulométriques

Pour les différents prélèvements, une évaluation quantitative (en termes de masse) des principales classes granulométriques est réalisée. Après prélèvement de la composante faunistique, les différentes fractions granulométriques sont passées sur une colonne de tamis de vide de maille décroissant en progression géométrique de raison 2. Les différentes classes de taille

granulométriques définies (**Tableau IV**) sont ainsi séparées pour chaque point étudié (Malavoi, 1988). L'estimation de la masse sèche des différentes fractions granulométriques de chaque prélèvement est réalisée après passage à l'étuve 105°C pendant 24 heures. L'évaluation de la perte au feu à 500°C pendant 4 heures fournit, par défaut, une bonne évaluation de la masse de matière organique contenue dans chacune des fractions granulométriques de chaque prélèvement.

Tableau IV : Classification des sédiments et terminologie adoptée selon l'échelle granulométrique de Krumbein, Wentworth, Cummins d'après Malavoi (1988).

Dimension des particules en mm	Terminologie adoptée
≤ 0,5	*limons
]0,5 - 1]	sables fins
]1 – 2]	sables grossiers
]2 - 4]	graviers fins
]4 – 8]	graviers moyens
]8 - 16]	graviers grossiers
]16 - 32]	petits cailloux
]32 – 64]	cailloux
]64 - 128]	pierres
> 128	blocs

* le terme "limons" employé ici englobe les sables très fins et les limons (<50 µm)

Les estimations de surface draguée sont faites selon deux méthodes différentes en fonction du type de drague utilisé.

La surface draguée par la drague triangulaire peut être estimée par évaluation de la surface des blocs échantillonnés, ceux-ci étant prélevés, compte tenu de leurs dimensions, les uns après les autres sur la zone de substrats échantillonnée (Berly, 1989). L'estimation de la surface prospectée en m^2 correspond, de ce fait, à la somme des surfaces unitaires de chaque bloc échantillonné selon un plan horizontal.

Selon Berly (1989), la valeur moyenne d'enfoncement dans le sédiment de la drague cylindro-conique est de 0,05 m. Cette profondeur de pénétration est considérée comme constante. Un m^2 correspond donc à un volume de sédiments prélevés de 1 m × 1 m × 0,05 m = 0,05 m^3 soit 50 litres. Après soustraction de la macrofaune benthique et analyse granulométrique, les sédiments récoltés lors d'un dragage et, à ce stade de l'étude, "inorganiques" (benthos et matière organique), sont donc étalés dans un quadrat sur une hauteur finement ajustée de 0,05 m. La mesure des côtés du quadrat permet le calcul direct d'une surface de prospection estimée en m^2.

4.2.4. Prélèvements quantitatifs et qualitatifs sur le site du Saulcy et d'Argancy

Des prélèvements ponctuels quantitatifs ont été réalisés sur la station d'Argancy et du Saulcy dans le but de déterminer la structure de la population de *C. fluminalis*. Ces prélèvements ont été réalisés au moyen d'une pelle à sédiment (0,2 × 0,3 m) permettant d'échantillonner facilement et

manuellement une surface de 0,06 m^2. La profondeur d'enfoncement dans le sédiment est d'environ 0,1 m.

Cette pelle à sédiment a été largement utilisée de manière qualitative sur le site d'Argancy afin de récupérer des échantillons d'individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* utilisés pour l'établissement des relations allométriques de taille de la coquille et des relations taille/poids, le suivi de la condition corporelle et l'étude de la reproduction.

4.2.5. Protocole d'étude des salissures biologiques en milieu artificialisé

4.2.5.1. Piège artificiel

Des systèmes de piégeage (ou collecteurs) ont été élaborés dans le but de déterminer s'il existait une dynamique de colonisation particulière du substrat par divers organismes animaux en milieu artificialisé par rapport au milieu naturel. Quatre pièges ont été construits suivant le même schéma (**Figure 12**). Un piège est constitué d'un axe fixe subdivisé en 6 étages. Chaque étage comprend 6 plaques en plastique de type COMATEX (PVC) disposées verticalement en étoile autour de l'axe principal. Chaque plaque mesure 15 cm de large sur 20 cm de haut, offrant donc une surface colonisable de 300 cm^2 sur chaque face de plaque. Les plaques (36 au total) sont maintenues à une distance de 5 cm de l'axe principal par l'intermédiaire de tiges filetées, permettant ainsi le passage de l'eau de part et d'autre de chaque plaque.

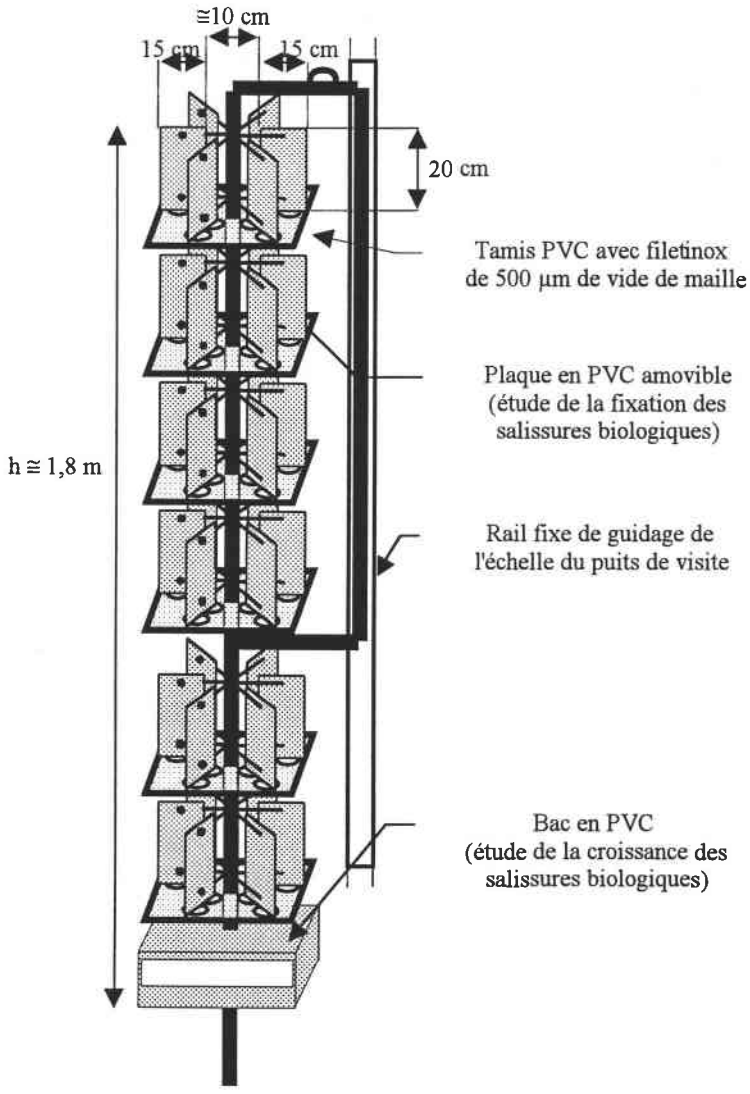


Figure 12 : Schéma de principe du système collecteur utilisé pour le suivi du développement des salissures biologiques dans les milieux artificialisés et naturels.

Chaque plaque se trouve dans une position identifiable grâce à une numérotation des étages (de A à F en partant de l'étage supérieur) et une numérotation de la position sur l'étage (de 1 à 6 - la plaque 1 correspond à celle face au rail de guidage - la numérotation des autres plaques se fait, vue du dessus, dans le sens des aiguilles d'une montre par rapport à la plaque 1).

Avant leur mise en eau, les deux faces de chaque plaque sont préalablement poncées afin de supprimer la texture extrêmement lisse du matériau utilisé. Le même matériau a été utilisé pour servir de cadre à des filets inox de 500 µm de vide de maille utilisés comme tamis et placés à la base de chaque étage. Le rôle de ces tamis est de récupérer des individus présents sur les plaques mais pouvant être victimes d'un phénomène de lessivage lors de la remontée du piège lors d'une expertise. Les contraintes techniques rencontrées au sein des CNPE nous ont obligé à supprimer les tamis des pièges de Cattenom et Chooz B.

L'inaccessibilité des populations de *Corbicula* et/ou *Dreissena* au sein des circuits des CNPE ne permettait pas d'envisager un suivi efficace de la croissance des individus. Une cage en PVC de 40 cm de côté, a alors été prévue à la base du piège (cf. **Figure 12**) de façon à accueillir des Bivalves

transplantés utilisés pour le suivi de la croissance individuelle. Chaque côté de la cage est percé d'une multitude de trous de 8 mm de diamètre permettant le passage du courant d'eau à l'intérieur de celle-ci.

4.2.5.2. Protocole de prélèvement

Le relevé périodique de certaines plaques PVC d'un système collecteur est défini conformément à un plan expérimental (basé sur un tirage aléatoire) établi en fonction des 36 plaques disponibles sur le piège. Un codage du type (exemple : n**A3**) est utilisé pour définir chaque plaque (n : nombre de fois que la plaque a été utilisée ; **A** : étage ; **3** : position).

Chaque plaque PVC prélevée lors d'une intervention étant remplacée par une plaque vierge, le plan expérimental prévoit, quand il est équilibré (c'est à dire à 75 jours après la mise en eau du système = +75j), le prélèvement de 2 plaques ayant séjourné 15 jours, 2 plaques ayant séjourné 30 jours, 2 plaques ayant séjourné 45 jours, 2 plaques ayant séjourné 60 jours et 2 plaques ayant séjourné dans l'eau depuis le temps T_0 de l'installation, soit un total de 10 plaques. Les informations tirées de chaques plaques ainsi définies permettent pour chaque période de temps (1) d'identifier les espèces présentes, (2) de dénombrer les individus ou les colonies fixés, (3) de cerner les périodes de fixation des organismes.

Le plan expérimental est établi en fonction de relevés bi-mensuels, excepté pour la période mi-novembre à début avril, période durant laquelle les relevés sont mensuels. Une impossibilité d'intervention à une date définie par le plan expérimental peut entraîner malheureusement des pertes d'informations précises sur la colonisation au cours de la période postérieure à cette date.

Les plaques prélevées sont photographiées puis enfermées dans un sachet étanche avec un peu d'eau, placées au frais, puis rapportées au laboratoire avant d'être exploitées.

Les systèmes collecteurs ont été mis en eau le 29/04/1997 dans la Moselle et dans la Meuse. Des contraintes expérimentales et matérielles ont retardé leur installation au sein des CNPE de Cattenom et de Chooz B. La mise en eau s'est déroulée le 27/05/1997 pour Cattenom et le 12/06/1997 pour Chooz B. Tous les systèmes collecteurs ont été retirés de leurs emplacements expérimentaux le 15 décembre 1998 pour la Moselle et Cattenom, et, le 16 décembre 1998 pour la Meuse et Chooz B.

4.3. Mesures biométriques sur les organismes considérés

4.3.1. Mesures sur les Bivalves

4.3.1.1. Taille

Au cours de cette étude, trois variables morphométriques de la coquille des *Corbicula* seront considérées (Britton & Morton, 1982) : la hauteur (H) correspondant à la plus grande dimension dorso-ventrale, la longueur (L) correspondant à la plus grande dimension antéro-postérieure et

l'épaisseur (E) correspondant à la plus grande distance entre les sommets des deux valves (**Figure 13**).

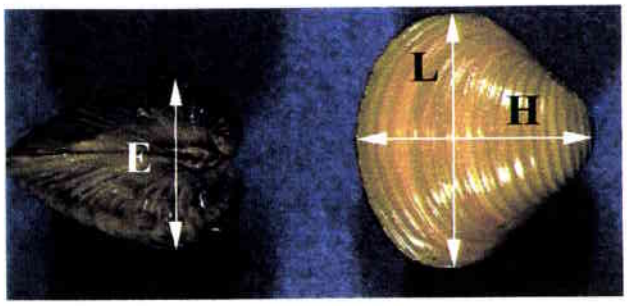


Figure 13 : Dimensions allométriques mesurées sur les coquilles d'individus de *Corbicula*. H : hauteur, L : longueur, E : épaisseur.

Une seule dimension allométrique a été considérée pour les individus de *D. polymorpha*. Cette dimension correspond à la longueur (L), distance entre l'apex et le sommet de jointure des deux valves.

Les mesures de tailles d'individus réalisées dans cette étude sont toutes réalisées à l'aide d'un pied à coulisse (ABSOLUTE Digimatic Caliper/Mitutoyo (UK) Ltd – précision 0,02 mm) pour toutes les dimensions supérieures à 2 mm. Les petits individus sont mesurés sous une loupe binoculaire munie d'un micromètre oculaire (grossissement ×20, précision de 0,01 mm).

4.3.1.2. Poids secs réalisés sur *Corbicula*

Les différents poids secs d'individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* prélevés sur le site d'Argancy ont été réalisés dans le but de suivre l'évolution temporelle de leur condition corporelle. Des relations globales taille/poids pour les deux espèces ont été également établies. Ces différents poids secs ont été réalisés sur des individus de hauteur de coquille de 4 à 24 mm pour *C. fluminalis*, et 6 à 31 mm pour *C. fluminea*. Plusieurs séries d'individus ont été étudiées au cours du temps, chaque série recouvrant les 3 grandes classes de taille millimétriques suivantes : <10 , 10 à 15 et >15.

A chaque date, les corbicules prélevées sont immédiatement marquées et mesurées selon les trois dimensions considérées.

Les individus sont ensuite placés dans un congélateur. Une fois congelés, les individus sont disséqués, la congélation permettant d'extraire les parties molles en un seul bloc. Le poids sec des parties molles (PSm en mg), ainsi que le poids sec de la coquille (PSc en mg), sont obtenus après dessiccation à 105°C pendant 24 h. Celles-ci sont pesées à 0,1 mg près.

4.3.2. Mesures sur les organismes encroûtants

La forme générale des colonies de Spongiaires, Cnidaires ou Bryozoaires étant variable et les contours mal définis, chaque colonie identifiable est assimilée à une ou à la somme de plusieurs formes géométriques planes simples (carrés, rectangles, cercles...). Les mesures des dimensions de ces formes géométriques nécessaires permettant le calcul des surfaces occupées par chaque colonie sont réalisées à l'aide d'un décimètre avec une précision de 0,5 mm. Le développement en épaisseur des colonies ne sera pas pris en compte.

4.4. Différenciation spécifique de *Corbicula*

4.4.1. Analyses multivariées

L'analyse en composantes principales (ou ACP) ne s'applique classiquement que dans le cas d'un tableau de variables continues (tableaux de mesures, de notes ou de rang). L'ACP utilisée dans notre étude ne tient aucun compte du regroupement des observations en populations connues a priori.

L'analyse de co-inertie est une méthode particulièrement efficace dans l'évaluation de la co-structure de deux tableaux (Dolédec & Chessel, 1994). Elle a été utilisée pour croiser simultanément les informations faunistiques et mésologiques des échantillons de la Moselle, dans le but d'illustrer les preferendums des espèces exotiques en matière de granulométrie du substrat.

Son principe de base est d'imposer une covariance maximale des scores ("faunistiques" et "mésologiques") des différents relevés, de manière à confronter de façon optimale la structure des deux tableaux. Chaque tableau est préalablement analysé selon une méthode multivariée intra[2]-station/date (Dolédec & Chessel, 1989), de manière à éliminer l'effet des différences de station et de campagne et mettre en évidence les autres sources de variation (principalement l'affinité au substrat). Les données faunistiques analysées sont exprimées en $\log_2$(poids sec+1).

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées grâce aux logiciels ADE 4.0 (Thioulouse *et al.*, 1997) et Statistica 5.0 (Statsoft, 1995).

4.4.2. Analyse discriminante

L'objectif de l'analyse discriminante est avant tout descriptif. Elle est utilisée lorsque l'on souhaite comparer des populations connues (Tomassone, 1988). Les variables soumises à l'analyse

---

[2] Les analyses intra-groupes sont basées sur une modification du tableau d'entrée (Dolédec & Chessel, 1987). L'analyse intra est une analyse sur les écarts (ou résidus) aux profils moyens dont l'intérêt réside dans la maximisation de la dispersion autour de l'origine. Concrètement, le tableau traité est de même dimension que le tableau initial mais il se compose des données centrées par groupe. La moyenne des écarts au sein de chaque groupe étant par définition nulle, tous les centres de gravité des groupes se positionnent à l'origine des plans factoriels issus de l'analyse simple, ce qui revient à éliminer l'influence de l'appartenance à un groupe et à rechercher la structure encore présente dans la part inexpliquée des données.

sont, en règle générale, supposées quantitatives. Cette analyse est proche de l'ACP, cependant, elle permet de prendre en compte dans l'analyse une information supplémentaire qui est celle de l'existence de groupes différenciés a priori.

4.5. Caractérisation des périodes de reproduction et fixation

4.5.1. *Corbicula* spp.

Des prélèvements qualitatifs d'individus de différentes tailles de *C. fluminea* et *C. fluminalis* ont été réalisés de façon hebdomadaire ou bi-mensuelle suivant les contraintes d'accès au site d'Argancy sur la période 1997-1998. Tous les individus prélevés ont fait l'objet de mesures allométriques et la présence de larves dans les hémibranchies a été recherchée afin de déterminer la ou les périodes de reproduction.

Au laboratoire, les individus récoltés sont immédiatement ouverts par séparation des deux valves, la masse viscérale et plus particulièrement les hémibranchies sont observées sous une loupe binoculaire. Lorsque la présence de larve est détectée (Nichols & Black, 1993), les hémibranchies sont prélevées délicatement puis lacérées afin de recueillir les larves. Celles-ci sont alors maintenues en suspension dans 20 ml d'eau distillée. Une lame quadrillée de microscopie a été modifiée en rajoutant des bords et permet l'observation d'un sous-échantillon de 2 ml, prélevé dans la solution de départ grâce à une micropipette, sous un microscope (grossissement ×10 ou ×40). Le dénombrement des larves s'effectue dans 5 à 10 sous-échantillons de 2 ml de la solution en fonction du nombre présent de larves. Le nombre total de larves incubées par individu mature est alors calculé.

L'estimation de poids secs de coquille et des parties molles sur les deux espèces de *Corbicula* a été effectuée périodiquement du 17/04/97 au 28/08/97 et du 02/04/98 au 07/08/98 de façon à mettre en évidence d'éventuelles modifications de la condition corporelle des Bivalves lors des périodes de reproduction.

4.5.2. *Dreissena polymorpha*

Les larves de *D. polymorpha* possèdent un stade planctonique d'une durée variable de l'ordre de 15 à 30 jours en fonction de la température de l'eau (Sprung, 1987, 1989). La durée de ce stade en système aquatique d'eau courante implique alors que la population de géniteurs peut se trouver, en fonction des valeurs de vitesse de courant, bien en amont de la zone de fixation des juvéniles. Il est ainsi peu aisé de prédire l'intensité de la fixation à partir d'un suivi du nombre de véligères planctoniques, celles-ci pouvant être soumises à diverses causes de mortalité (Horvath & Lamberti, 1999). Il est donc nécessaire de séparer l'étude des deux phénomènes.

Les estimations du nombre de véligères présentées dans cette étude ont été réalisées par prélèvement de 21 l d'eau au moyen de la bouteille à prélèvement (cf. paragraphe 4.2.2.) sur les différents sites. L'eau récupérée est filtrée au travers d'un filet de 33 µm de vide de maille. Le zooplancton est remis en suspension dans 1 l d'eau et fixé avec 50 ml de Formol (36%).

Au laboratoire, l'échantillon est à nouveau concentré pour obtenir un volume final de 20 ml. L'identification et la numération des véligères contenues dans la totalité de l'échantillon est réalisée sous microscope (grossissement ×30). L'évolution temporelle des densités de véligères permet ainsi de déterminer les principales périodes de reproduction de l'espèce.

Le suivi de la fixation des juvéniles de *D. polymorpha* a été uniquement réalisé sur les sites de Cattenom et Chooz B (CNPE et rivière) sur la période 1997-1998. Le nombre des individus nouvellement fixés est obtenu par observation des plaques PVC ayant séjourné 15 jours dans l'eau.

4.5.3. *Corophium curvispinum*

Le nombre d'individus de *C. curvispinum* ayant été trop faible sur les plaques PVC des différents pièges, l'étude quantitative de la fixation de cette espèce ne pourra être développée dans ce mémoire.

La collecte périodique d'individus présents sur les tamis du piège de la Meuse a cependant permis de suivre l'évolution du pourcentage de femelles ovigères et de juvéniles au cours de l'année 1998. Ces évolutions permettent de mettre en évidence les différentes phases du développement de *C. curvispinum* en Meuse.

4.5.4. Spongiaires, Cnidaires et Bryozoaires

Afin de déterminer les périodes de fixation des Spongiaires, seules les plus petites colonies fixées dans un intervalle de temps de 15 jours sont prises en compte. Nous sommes ainsi sûr de ne considérer uniquement que le flux neuf de colonies. Sont considérées comme petites les colonies dont le diamètre est inférieur ou égal à 2 mm, soit une surface approximative de 0,03 cm^2. C'est en effet, dans la majorité des cas observés la taille maximale que peut atteindre une colonie durant cet intervalle de temps de 15 jours.

Pour les Cnidaires et pour les Bryozoaires, tenant compte du faible nombre de colonies fixées, les périodes de fixation sont en fait assimilées aux périodes d'apparition, c'est-à-dire à chaque fois qu'une ou plusieurs colonies apparaissent dans un intervalle de temps donné. L'intervalle de temps considéré est un peu plus long que pour les Spongiaires, puisque nous considérons des durées en eau allant de 15 à 45 jours (durées minimales constatées pour observer des colonies).

4.6. Méthodes de suivi de la croissance

4.6.1. Bivalves

4.6.1.1. Suivi de la croissance individuelle

Pour le suivi de la croissance individuelle, des individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* respectivement de taille comprise entre 5 et 35 mm et 3 et 24 mm ont été marqués au feutre indélébile et élevés dans une cage expérimentale grillagée en partie sur les côtés et le dessus (longueur, largeur, hauteur respectivement de 55, 36 et 25 cm, vide de maille de 1 cm). Sur la station du Saulcy, la cage est placée sur le fond sous une hauteur d'eau de 1 m et distante de 3 m par rapport à la rive. Une centaine d'individus de chaque espèce est placée dans la cage dont le fond a été recouvert de sédiments, prélevés sur le site, sur une hauteur d'environ 5 cm. La cage est relevée tous les 15 jours. Les individus sont identifiés, mesurés puis remis en place. La mesure de la hauteur de la coquille a uniquement été prise en compte. Du fait de la croissance, des individus ont régulièrement été remplacés de manière à ce que toutes les classes de taille soient également représentées. Ce suivi a été réalisé sur la période 1995-1998.

La même démarche que précédemment (marquage, taille d'individus) a été adoptée pour le suivi de la croissance d'individus de *Corbicula* (50 individus de chaque espèce) placés en élevage durant 1997-1998 dans les cages situées à la base des systèmes collecteurs placés au sein du CNPE de Cattenom et à l'amont proche de la prise d'eau de Cattenom en Moselle. Cinquante individus de *D. polymorpha* (de tailles comprises entre 6 et 30 mm) ont de plus été ajoutés et leur croissance suivie. Seule la mesure de la longueur de la coquille de *D. polymorpha* a été prise en compte. La fréquence des mesures est identique à celle présentée précédemment (cf. paragraphe 4.2.5.2.)

Une prospection préalable des espèces macrobenthiques présentes dans la Meuse au niveau de Chooz B ne nous a pas permis de confirmer la présence de Bivalves du genre *Corbicula* (Swinnen *et al.*, 1998). Nous n'avons, de ce fait, pas réalisé le suivi de la croissance de ces Bivalves dans la Meuse et Chooz B. Seul le suivi de la croissance de 50 individus de *D. polymorpha* a été effectué au niveau de ces deux sites.

Pour chaque intervalle de temps successifs entre deux mesures de taille, une vitesse de croissance observée exprimée en mm.semaine^{-1} a été calculée pour chaque individus suivi, et ce pour chaque site d'étude sur l'ensemble des périodes de suivi. Les individus morts en cours d'expérience n'ont pas été pris en compte. Pour chaque espèce considérée, les individus seront ensuite considérés comme des points de mesure indépendant les uns des autres. Des bases de données de croissance, incluant de plus les valeurs des différents paramètres environnementaux mesurés sur le terrain, ont ainsi été établies pour les trois espèces.

4.6.1.2. Etude de l'effet de la densité sur la croissance de *Corbicula fluminalis*

L'observation de densités très fluctuantes de *C. fluminalis* en certains endroits de la Moselle (de quelques dizaines individus à plus de 14000 ind.m^{-2} observés lors des dragages réalisés de 1994 à 1996 sur la station d'Hauconcourt) nous ont incité à déterminer si la croissance individuelle des individus de ces différentes populations était identique. Un suivi de la croissance de *C. fluminalis* a ainsi été réalisé en cage sur le site du Saulcy.

Des prélèvements à la pelle à sédiment réalisés au mois d'avril 1997 nous ont permis d'établir un histogramme des fréquences en classes de taille des individus collectés. Les individus de Hauteur de coquille en mm [< 11],]11-14], [>14] représentaient respectivement 10%, 75% et 15% des individus.

Des paniers en plastique semi-rigide grillagé de 256 cm^2 (longueur, largeur, hauteur de respectivement 16, 16 et 18 cm, vide de maille de 0,5 cm) ont été construits.

Afin de pouvoir reconstituer différentes densités d'individus.m^{-2}, 3 lots d'individus ont été établis en respectant la distribution des tailles observées *in situ*, et ce de façon à obtenir dans chaque panier une densité différente : environ 14400 ind. m^{-2}, 7400 ind. m^{-2} et 1800 ind. m^{-2}.

En fonction de la taille moyenne de coquille calculée pour chaque cohorte du prélèvement de référence, des individus de 9, 13 et 18 mm ont été marqués au feutre indélébile dans chaque lot. Seul le suivi de la croissance de ces animaux marqués a été réalisé.

Les paniers sont disposés dans une cage identique à celle utilisée pour la croissance individuelle de *C. fluminea* et *C. fluminalis* au Saulcy. Tous les 15 jours, les paniers sont sortis de l'eau, les individus récupérés, mesurés, replacés au sein des individus non marqués du lot puis remis à l'eau.

4.6.2. Spongiaires, Cnidaires et Bryozoaires

La croissance des Spongiaires, Cnidaires et Bryozoaires est abordée selon deux approches : la croissance globale de l'espèce considérée évaluée pour un temps de séjour dans l'eau donné (notion de recouvrement) et la croissance unitaire ou individuelle d'une colonie identifiée.

4.6.2.1. Vitesse de recouvrement

Que ce soit pour toutes les espèces confondues ou pour une espèce en particulier, le recouvrement global d'une face de plaque est calculé par sommation des surfaces occupées par chacune de colonies présentes, et ce à une date donnée et pour un temps de séjour en eau connu, fonction du protocole de prélèvement.

Il est ainsi possible de quantifier le recouvrement maximum (surface occupée/surface disponible à la mise en eau) d'une plaque pour un délai minimum de temps. Le calcul de recouvrement prenant donc en compte des colonies pouvant être à des stades de leur cycle biologique différents, le terme de croissance est ici inapproprié. Ainsi, une vitesse de recouvrement

est calculée en divisant la surface totale maximum occupée par la durée en eau correspondante, le tout rapporté à la semaine. Nous obtenons alors des vitesses de recouvrement en $cm^2.sem^{-1}$.

4.6.2.2. Croissance individuelle

La croissance unitaire correspond à l'étude de la vitesse de croissance pour une colonie, soit une croissance individuelle. Le protocole utilisé ne permettant pas de suivre une seule et même colonie au cours du temps du fait du retrait des plaques, il est donc nécessaire d'admettre l'hypothèse que toutes les plaques mises en eau le même jour et prélevées à des dates ultérieures différentes ont toutes le même historique de colonisation pendant les périodes en eau communes. Ainsi, pour une série de plaques mises en eau le même jour, le retrait des plaques de 15 jours correspond à la "photographie" de la plaque au bout de 15 jours, le retrait des plaques à 30 jours correspond à la "photographie" de cette même plaque à (15+15) jours, et, ainsi de suite jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de plaques venant de cette date de mise en eau.

La vitesse est calculée à partir de plaques dont la durée en eau est suffisamment courte pour ne pas engendrer de phénomènes de coalescence entre colonies. Les taux calculés sont des taux de croissance maxima, soit la vitesse de croissance maximale en 15, 30 et 45 jours en fonction de la date d'observation. Pour les calculer, nous ne considérons que la surface maximale occupée par une colonie. Toutefois, pour pondérer les écarts qu'il peut exister d'une plaque à une autre dans des conditions identiques, et afin d'éliminer les valeurs exceptionnelles, la moyenne de cette surface unitaire maximale est calculée et prise en compte (**Figure 14**).

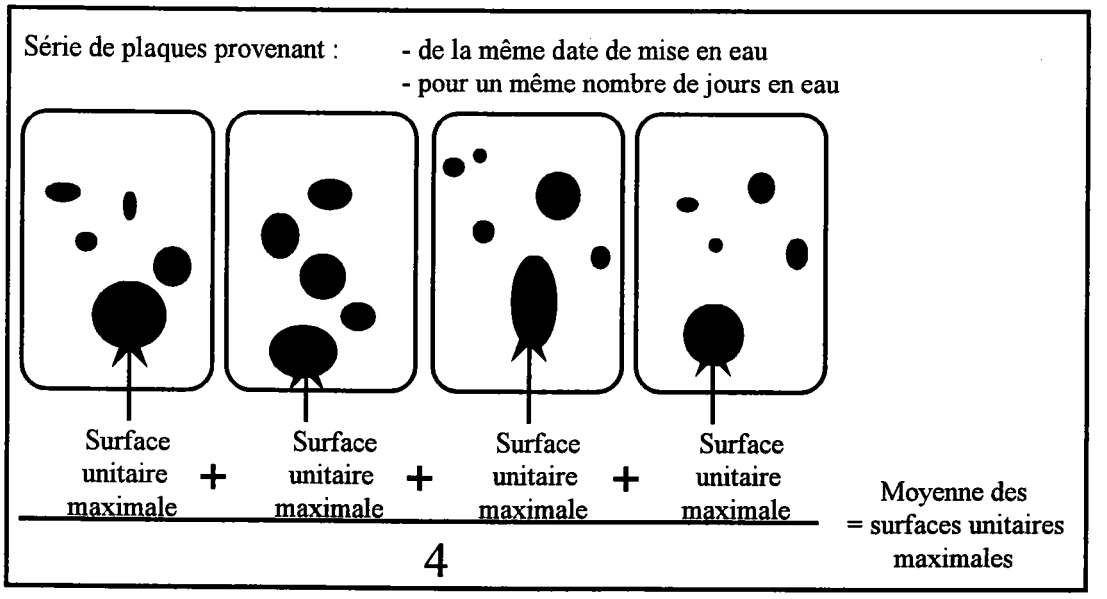


Figure 14 : Représentation schématique des colonies prises en compte dans le calcul de la croissance individuelle.

5. CARACTERISTIQUES PHYSICO-CHIMIQUES DE LA MOSELLE ET DE LA MEUSE

La présentation de nos résultats du suivi *in situ* de différents paramètres physico-chimiques est destinée à :

(1) globalement mettre en évidence les différences principales entre les deux rivières, résultats à mettre en rapport avec la biologie des espèces exotiques et pouvant permettre d'expliquer leur distribution et/ou leur développement dans les deux rivières,

(2) de façon plus localisée, mettre en évidence d'éventuelles différences entre le milieu naturel et le milieu artificiel au sein des CNPE, de façon à pouvoir mettre en évidence le rôle éventuel d'un ou plusieurs paramètres abiotiques sur le développement de ces individus.

5.1. Comparaison Moselle - Meuse

La Moselle à Cattenom a une taille plus importante que la Meuse à Chooz B. La Moselle est navigable à cet endroit du cours. Les rives sont donc soumises au flux et reflux causés par le passage des bateaux.

Une présentation synthétique des différentes caractéristiques physico-chimiques des deux rivières (**Tableau V**) permet de préciser quantitativement les différences observables entre les deux rivières. Afin de mieux percevoir les différences inter-sites existantes, une ACP normée sur les différentes variables physico-chimiques a été réalisée (**Figure 15**).

Tableau V : Synthèse des caractéristiques physico-chimiques des 4 sites étudiés pendant la période de mai 1997 à décembre 1998. Les paramètres différenciant le mieux les deux rivières sont en caractères gras. Les valeurs des paramètres sont présentées sous la forme : minimum - maximum (médiane).

		Moselle	Cattenom	Meuse	Chooz B
Température	**°C**	**5,5 - 26,2 (19,1)**	**5,5 - 26,4 (19,3)**	**3,7 - 24,4 (16,7)**	**6,5 - 23,6 (16,6)**
pH		7,2 - 8,3 (7,8)	7,4 - 8,6 (7,7)	7,9 - 8,9 (8,3)	7,5 - 8,4 (8)
Conductivité 20°C	**µS.cm^{-1}**	**1024 - 1739 (1490)**	**930 - 2554 (1490)**	**251 - 995 (378)**	**245 - 535 (383)**
Oxygène dissous	**mg.l^{-1}**	**4,5 - 11,8 (8,1)**	**4,2 - 11,4 (7,1)**	**7,6 - 13,6 (10,8)**	**5,5 - 14,2 (9,8)**
Oxygène %		54 - 129 (85)	47 - 99 (79)	86 - 133 (105)	66 - 139 (98)
Chl a µg/l	µg.l^{-1}	0,5 - 71,8 (5,4)	0,3 - 25 (4,5)	0,9 - 58,1 (11,3)	0,9 - 61 (10,8)
Phéopigments	µg.l^{-1}	1,3 - 26 (4,9)	0,8 - 15,4 (5,9)	0,7 - 34,9 (9,1)	1,2 - 37,4 (9,2)
$MES_{Totales}$	mg	3,4 - 52,5 (16,3)	8,7 - 59,4 (21,2)	2,6 - 100,4 (16)	2,6 - 114,8 (20,2)
MVS g	mg	1,4 - 8,8 (4,1)	1,5 - 10,2 (4,6)	1,7 - 14 (4,8)	1,3 - 21,2 (5,4)
Rapport MVS/MES		0,17 - 1,23 (0,27)	0,21 - 0,66 (0,25)	0,16 - 1,82 (0,4)	0,17 - 0,99 (0,37)
TA	meq	0 - 0 (0)	0 - 1,2 (0)	0 – 1,2 (0)	0 - 0 (0)
TAC	meq	1,9 - 3,2 (2,6)	2,2 - 3,6 (2,7)	2 - 3,7 (3,1)	2 - 3,6 (3,1)
Br^-	mg.l^{-1}	0 - 0,35 (0,23)	0 - 0,47 (0,22)	0 - 0,02 (0)	0 - 0,02 (0)
Cl^-	**mg.l^{-1}**	**189 - 440 (356)**	**228 - 679 (365)**	**13 - 29 (17)**	**11 - 28 (17)**
NO_3^-	mg.l^{-1}	4 - 20 (7)	5 - 21 (8)	4 - 17 (9)	3 - 21 (9)
SO_4^{2-}	**mg.l^{-1}**	**52 - 150 (98)**	**50 - 234 (108)**	**18 - 49 (31)**	**21 - 89 (38)**
Ca^{2+}	**mg.l^{-1}**	**90 - 210 (167)**	**101 - 262 (167)**	**36 - 87 (68)**	**37 - 102 (68)**
Mg^{2+}	**mg.l^{-1}**	**9,7 - 21,3 (14,1)**	**9,5 - 30,3 (16,3)**	**3,1 - 5,3 (4,5)**	**3 - 5,8 (4,6)**
Na^+	**mg.l^{-1}**	**68 - 163 (108)**	**66 - 250 (118)**	**7 - 23 (11)**	**6 - 23 (12)**
K^+	**mg.l^{-1}**	**4,9 - 11 (7,2)**	**4,8 - 14,4 (7,7)**	**1,8 - 3,9 (2,6)**	**2,2 - 4,6 (2,9)**

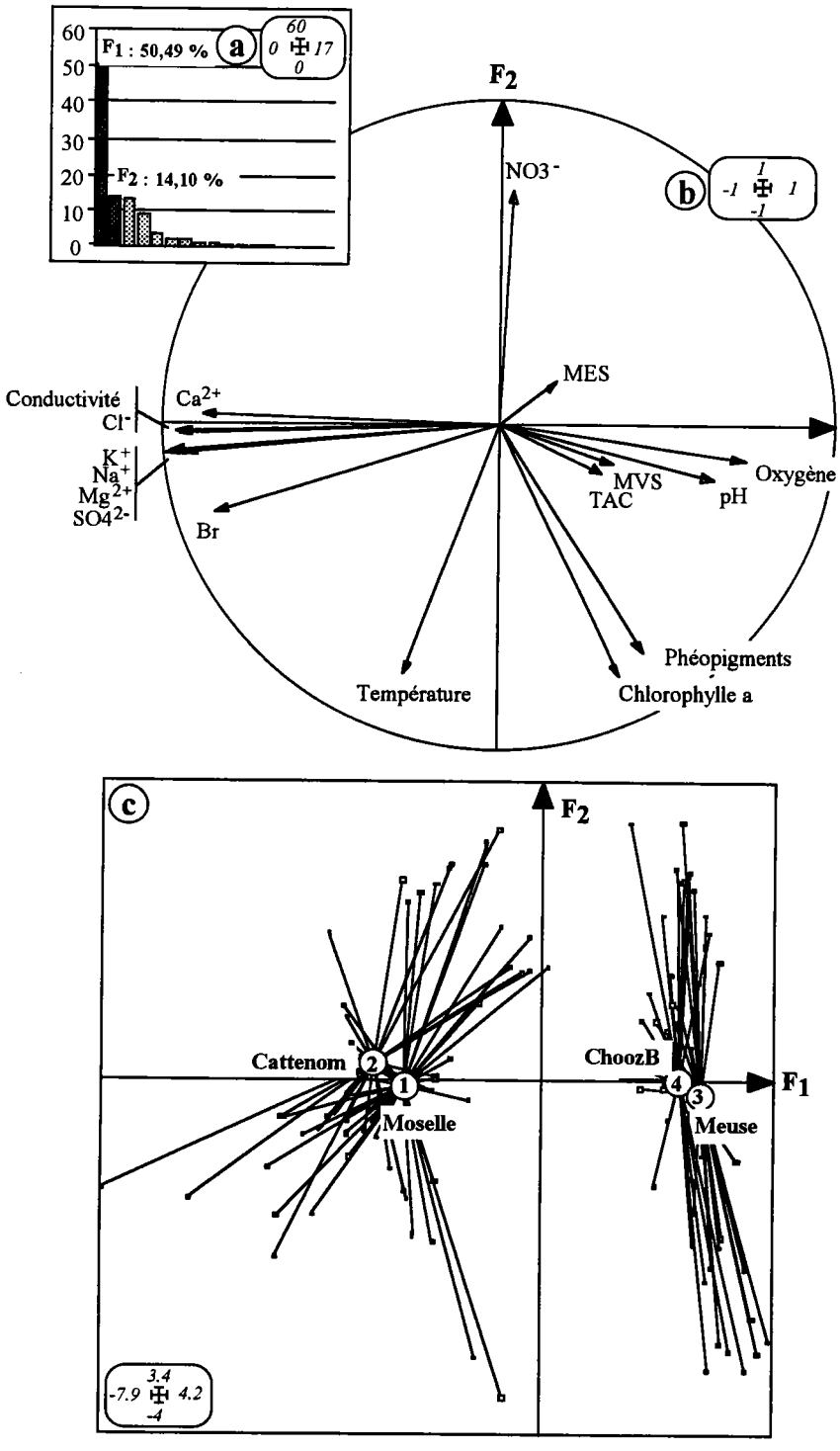


Figure 15 : Résultats de l'ACP normée réalisée sur les données physico-chimiques des 4 sites d'étude. a : histogramme des valeurs propres ; b : cercle des corrélations de l'ACP ; c : position moyenne dans le plan factoriel $F_1 \times F_2$ des relevés réalisés au sein d'une même station (cercle). Les différents relevés (carrés) d'une station sont reliés à cette position moyenne par un trait.

Le cercle des corrélations (**Figure 15b**) permet de connaître les variables physico-chimiques structurant le mieux les relevés. Ainsi, nous pouvons voir que l'axe principal F_1 est défini par des

paramètres tels que la conductivité (et les concentrations ioniques), en opposition aux teneurs en oxygène.

Sur le plan factoriel F_1xF_2 où sont positionnés tous les relevés (**Figure 15c**) nous voyons très clairement une rupture entre les deux bassins hydrographiques, et ceci, selon l'axe principal F_1 : les relevés de la Moselle et de Cattenom se rencontrant dans la partie négative de l'axe et ceux de La Meuse et de Chooz B dans la partie positive.

De ce fait, les relevés rencontrés dans la partie négative de F_1 seront caractérisés par une forte teneurs minéralisation (Moselle). En revanche, ceux situés dans la partie positive de F_1 seront caractérisés par une teneur en oxygène plus importante (Meuse);

La Moselle se caractérise par une forte conductivité de l'ordre de 1490 $\mu S.cm^{-1}$ (4 fois supérieure à celle obtenue en Meuse). Ce sont les concentrations ioniques importantes qui lui confèrent cette caractéristique, et notamment celles des chlorures et du sodium, qui, comparativement aux concentrations rencontrées en Meuse sont respectivement 21 et 11 fois supérieures.

Ceci est une des caractéristique principale de la Moselle aval qui est soumise aux apports salés de deux de ses affluents : la Meurthe et la Seille. Ces rivières sont respectivement affectées par la nature géologique du lit et les rejets des soudières en amont de Nancy.

La Meuse se caractérise par une concentration en oxygène dissous relativement importante, avec une concentration en chlorophylle -a presque trois fois supérieure à celle de la Moselle. Ces valeurs importantes sont à relier à l'activité planctonique et aux blooms algaux.

Les développements importants de phytoplancton dans la Meuse expliquent en partie les pH relativement plus élevés, relevés en période estivale. La Moselle est caractérisée par l'apparition de concentrations critiques en oxygène dissous en période estivale (Garnier *et al.*, 1995).

Les eaux de la Moselle sont sensiblement plus chaudes, le maximum de température observé étant de 26,2 °C contre 24,4°C dans la Meuse.

Si la médiane des concentrations en matières en suspension est sensiblement égale pour les deux rivières, il est à noter que les maxima sont observés en Meuse. Ce résultat peut s'expliquer par des périodes de crues fréquentes en période hivernale notamment et une charge organique de l'eau relativement importante.

Le débit moyen annuel au niveau de Chooz B a été de 106,8 $m^3.s^{-1}$ (min = 16,1 $m^3.s^{-1}$; max = 564 $m^3.s^{-1}$) en 1997 et de 159,4 $m^3.s^{-1}$ (min = 19,6 $m^3.s^{-1}$; max = 761 $m^3.s^{-1}$) en 1998.

Le débit moyen annuel au niveau de Cattenom a été de 121 $m^3.s^{-1}$ (min = 18,5 $m^3.s^{-1}$; max = 700 $m^3.s^{-1}$) en 1997 et de 124,1 $m^3.s^{-1}$ (min = 17,4 $m^3.s^{-1}$; max = 1044 $m^3.s^{-1}$) en 1998.

5.2. Différences inter-sites

Deux différences notables peuvent être soulignées en ce qui concerne la comparaison entre les milieux naturels et artificialisés.

La première concerne les matières en suspension qui sont généralement plus élevées au sein des ouvrages de prise d'eau brute. Ceci peut être relié aux débits de prélèvement liés à l'exploitation des sites.

La seconde concerne l'évolution de la conductivité au sein de l'OAR de Cattenom. Celle-ci est globalement égale à celle de la Moselle sur l'année (1490 $\mu S.cm^{-1}$). Cependant le maximum observé est largement plus élevé dans l'OAR que dans la Moselle (2554 $\mu S.cm^{-1}$ contre 1739 $\mu S.cm^{-1}$). L'analyse des valeurs de conductivité tous les 15 jours montre une évolution en dents de scie. Ce phénomène s'explique par l'existence d'un lac de retenue à Cattenom (lac du Mirgenbach) permettant un refroidissement partiel des eaux échauffées par la centrale avant le renvoi de ces eaux en Moselle. Les eaux du lac sont très minéralisées et le trajet vers la Moselle peut être court-circuité, renvoyant de ce fait les eaux dans l'OAR. Ce phénomène implique donc des conditions physico-chimiques ponctuelles très différentes entre notre site d'étude sur la Moselle et celui de l'OAR. La périodicité de ce phénomène, hors de nos périodes de mesures, nous est totalement inconnu.

6. RESULTATS – DISCUSSIONS

Pour plus de clarté, la présentation de nos résultats a été établie suivant quatre thèmes principaux faisant chacun l'objet d'un chapitre :

Chapitre I : Etude biocénotique des communautés faunistiques de la Moselle

Chapitre II : Dynamique de population de *Corbicula*

Chapitre III : Dynamique des biosalissures en milieu naturel et artificiel

Chapitre IV : Evolution spatio-temporelle des espèces invasives : le déclin de *Dreissena polymorpha* dans la Moselle

Chapitre I : Etude biocénotique des communautés faunistiques de la Moselle

1. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DES ESPECES ETUDIEES

Les premiers relevés faunistiques réalisés sur la Moselle en Juillet et Septembre 1994 ont permis de montrer la présence de *Corbicula* et de *Corophium curvispinum* dans la Moselle au moins jusqu'au niveau d'Hauconcourt (pK 286,5).

S'il paraissait très probable que *C. curvispinum* colonise la Moselle vers l'amont depuis son recensement dans la Moselle en aval de Remich (Luxembourg) en 1993 (Dhur, 1993), aucune mention n'avait été faite de la présence de *Corbiculidae* sur les parties plus en amont du cours de la rivière. Cette découverte a fait l'objet de deux publications (Bachmann *et al.*, 1995, 1997). Seule la seconde est présentée ici.

Nous nous contenterons donc dans ce paragraphe de fournir quelques compléments d'information et de discuter principalement des voies et des processus de colonisation pouvant expliquer la présence de *Corbicula* et de *C. curvispinum* dans la Moselle, ce dernier étant recensé sur la totalité du cours prospecté.

1.1. Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* et *Corbicula* spp. dans la rivière Moselle

➡ **Bachmann V., Usseglio-Polatera P., Cegielka E., Wagner P., Poinsaint J.F. & Moreteau J.C. (1997). Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* et *Corbicula* spp. dans la rivière Moselle. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 373-384.**

Bull. Fr. Pêche Piscic. (1997) **344 /345**: 373-384

PREMIÈRES OBSERVATIONS SUR LA COEXISTENCE DE *DREISSENA POLYMORPHA*, *COROPHIUM CURVISPINUM* ET *CORBICULA SPP.* DANS LA RIVIÈRE MOSELLE.

V. BACHMANN (1), P. USSEGLIO-POLATERA (1, 2), E. CEGIELKA (1), P. WAGNER (1), J.F. POINSAINT (1), J.C. MORETEAU (1).

(1) Equipe de Démoécologie, C.R.E.U.M., Université de Metz, 1 rue des Récollets, 57040 Metz Cedex 01, France.

(2) E.S.A. C.N.R.S. 5023, Ecologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves, 43 Bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

RÉSUMÉ

La macrofaune benthique de la rivière Moselle a été échantillonnée par dragage sur plusieurs stations de son profil longitudinal, de juillet 1994 à septembre 1995. Ces dragages ont été réalisés suivant plusieurs transects, à des profondeurs de 1 à 4 mètres, sur chaque station. Ceux-ci ont permis de découvrir la présence de l'amphipode *Corophium curvispinum* et de deux formes (ou espèces ?) différentes de bivalve du genre *Corbicula*. Ces recherches ont montré l'extension de l'aire de répartition de *C. curvispinum* à la Moselle française, jusqu'à Gondreville au moins (soit 137,5 km de cours nouvellement colonisé), et l'extension de l'aire de répartition du genre *Corbicula* jusqu'à Dieulouard (soit 337 km de cours depuis l'embouchure sur le Rhin). La distribution de ces espèces, réputées comme invasives et responsables de sérieux problèmes de "salissures" pour les utilisateurs d'eau brute des cours d'eau de plaine, semble être en relation avec la nature du substrat. Des phénomènes de compétition spatiale et trophique entre ces nouveaux arrivants et les populations macrobenthiques autochtones sont envisageables. Un suivi attentif de ces populations est nécessaire afin de prévenir d'éventuels problèmes économiques, voire écosystémiques.

PRELIMINARY OBSERVATIONS ABOUT THE COEXISTENCE OF *DREISSENA POLYMORPHA*, *COROPHIUM CURVISPINUM* AND *CORBICULA SPP.* IN THE RIVER MOSELLE.

ABSTRACT

Benthic macroinvertebrates were sampled at a water depth of 1-4 metres by means of benthic dredges along several transects of the River Moselle from July 1994 to September 1995. These samples revealed the recent establishment of the amphipod *Corophium curvispinum* and of two forms (or species ?) of the genus *Corbicula* (Bivalvia). Our sampling programme showed that the biogeographical distribution of *C. curvispinum* included the French part of the River Moselle at least up to Gondreville (*i.e.* 137.5 km newly colonized), and that *Corbicula spp.* colonized the River Moselle up to Dieulouard (*i.e.* 337 km from the confluence of the river with the Rhine). The distribution of these species, considered as mass invaders that may cause serious fouling problems for river water users, seems to be correlated with

Bull. Fr. Pêche Piscic. (1997) 344 /345: 373-384

characteristics of the substratum. Spatial and trophic competition between these new immigrants and previously established macrobenthic populations are possible. The structure and the dynamics of these populations must now be carefully observed, in order to prevent possible economic and ecosystemic damages.

INTRODUCTION

Dreissena polymorpha, communément appelée Moule d'eau douce ou Moule zébrée, est un bivalve lamellibranche, fixé par un byssus à l'état adulte, originaire de la région Ponto-Caspienne. Elle est connue pour l'extraordinaire extension de son aire de répartition géographique depuis 1800. Cette espèce est, de nos jours, présente dans la majeure partie des lacs et rivières européens et considérée comme une constante de la macrofaune benthique (HEBERT *et al.*, 1989 ; VAN DER VELDE *et al.*, 1994), en particulier dans la rivière Moselle. Si sa propagation est largement expliquée par les activités humaines, et notamment par la construction d'importants réseaux de canaux ainsi que par l'intensification de la navigation, on notera cependant les importantes capacités d'adaptation de cette espèce, qui contribuent sans nul doute à son caractère invasif. Cette caractéristique explique que de nombreux biologistes de par le monde étudient non seulement ses caractéristiques biologiques (NALEPA et SCHLOESSER, 1993), mais aussi les divers moyens mécaniques, physiques, chimiques ou biologiques susceptibles de freiner ou d'endiguer son développement de masse. Il est à noter que si cette espèce a fait l'objet d'une telle attention, c'est bien évidemment suite aux nombreux problèmes qu'elle a occasionnés et occasionne encore aux industriels et distributeurs d'eau, en particulier au niveau de leurs installations (pertes de charge, colmatages des prises d'eau et conduites, augmentation de la corrosion...) (GREENSHIELDS et RIDLEY, 1957 ; NALEPA et SCHLOESSER, 1993).

L'amphipode *Corophium curvispinum* Sars, 1895 est, comme *D. polymorpha*, natif du bassin de la mer Caspienne et a étendu son aire géographique de répartition à la majorité des cours d'eau européens depuis le début du 20ème siècle. Ce petit crustacé de 2,5 à 7 mm de long se reconnaît facilement par sa deuxième paire d'antennes hyper-développées. Il colonise le substrat en construisant un tube cylindrique dans lequel il vit et qui est formé de fils de soie auxquels des particules sableuses et limoneuses sont accolées. Les fils de soie sont produits par ses glandes sétifères. Il tolère les conditions perturbantes créées par le batillage et utilise les eaux de ballast des bateaux comme moyen de dispersion (PYGOTT et DOUGLAS, 1989). L'espèce a été signalée dans la Meuse (WOUTERS, 1985), puis découverte pour la première fois dans le Rhin en 1987 où, deux ans plus tard, elle constitue la majeure partie du peuplement macrobenthique de la partie aval de ce fleuve (DEN HARTOG *et al.*, 1992 ; PAFFEN *et al.*, 1994). Depuis 1988, une population de plusieurs milliers d'individus par mètre carré était signalée à l'embouchure de la Moselle (SCHÖLL, 1990). Des individus avaient colonisé la partie germano-luxembourgeoise de cette rivière jusqu'à Remich (pK 229,5*), considérée alors comme la limite amont de répartition géographique de cette espèce (DHUR et MASSARD, 1995).

Les bivalves lamellibranches du genre *Corbicula* sont originaires d'Asie, où ils composent une large part de la faune macrobenthique (McMAHON, 1982). *Corbicula fluminea* a été introduite aux États-Unis au début du siècle et s'est répandue très rapidement sur le continent nord-américain, dans des proportions hors du commun. C'est en 1987 qu'elle fut découverte dans le Rhin, et KINZELBACH (1991) note que probablement deux espèces de *Corbicula* au moins ont émigré en Europe par l'intermédiaire des eaux de ballast des navires provenant du sud de l'Amérique du Nord et qu'il n'y aurait de ce fait aucun lien géographique direct avec les populations de *Corbicula* asiatiques. A l'heure actuelle, il apparaît qu'une grande

* Le pK correspond au point kilométrique de navigation.

Bull. Fr. Pêche Piscic. (1997) **344 /345**: 373-384

incertitude subsiste quant à la taxonomie des *Corbicula* présentes dans le Rhin et dans la Moselle. Suivant les auteurs, ce serait deux espèces : *C. fluminea* et *C. fluviatilis* (KINZELBACH, 1991 ; DEN HARTOG *et al.*, 1992), ou deux écotypes différents : *C. fluminea* et *C. fluminalis* si on se réfère à la systématique revue par ZADHIN (1965), et MORTON (1979, 1986) (critères de distinction repris par BIJ DE VAATE et GREIJDANUS-KLAAS, 1990 ; HAESLOOP, 1992). Le genre *Corbicula* a été recensé par MOUTHON (1981) dans la rivière Dordogne (France) et dans le Tage (Portugal), dans l'estuaire de la Weser en Allemagne du Nord par HAESLOOP (1992), dans la partie hollandaise du Rhin par BIJ DE VAATE et GREIJDANUS-KLAAS (1990) et dans la rivière Miño en Espagne (ARAUJO *et al.*, 1993). De récentes études montrent que *C. fluminea* a colonisé de nombreux cours d'eau du sud-ouest de la France (DUBOIS, 1995a, 1995b). McMAHON (1983) considère *C. fluminea* aux États-Unis comme « the most important molluscan pest species ever introduced in the USA », sa prolifération ayant entraîné des dommages considérables aux installations hydrauliques des cours d'eau qu'elle colonisait. La biologie des espèces (ou écotypes) de *Corbicula* est essentiellement déduite des caractéristiques de populations américaines ou asiatiques. Elle est fort mal connue dans les conditions écologiques des rivières européennes. Il apparaît cependant que *C. fluminea* et *C. fluminalis* auraient des caractéristiques biologiques très différentes (hermaphrodisme *vs* gonochorisme, longévité faible *vs* longévité forte, croissance rapide *vs* croissance lente, incubation des larves *vs* phase larvaire planctonique...) (McMAHON, 1983 ; MORTON, 1983, 1986, 1987). Ces différences n'ont pas été confirmées à ce jour dans les écosystèmes européens. Seules les caractéristiques biologiques de *C. fluminea* ont été récemment vérifiées dans le sud-ouest de la France par DUBOIS (1995b).

C'est en Juillet 1994 que nous avons recensé pour la première fois dans le cours français de la Moselle *Corbicula spp.* et *C. curvispinum* (BACHMANN *et al.*, 1995). Connaissant les fortes densités de *D. polymorpha* dans cette rivière et les divers problèmes qu'elle a occasionnés au niveau des installations hydrauliques, nous avons essayé d'établir (1) les limites de répartition géographique et (2) une première cartographie des densités de populations de ces nouveaux arrivants dans la Moselle. Une éventuelle relation entre les effectifs des populations observées et la nature du substrat colonisé a également été recherchée. Notre étude, qui se poursuit, a notamment pour objectif de comprendre, d'expliquer, voire de prédire leur devenir dans cet écosystème.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La Moselle prend sa source au col de Bussang (Massif des Vosges) et se jette dans le Rhin à Coblence, après 535 km de cours dont 293 km en France. La confluence avec la Meurthe à Pompey (pK 345,08), de par la modification des caractéristiques physico-chimiques de l'eau qu'elle entraîne, permet de distinguer la Moselle amont de la Moselle aval. Cette rivière, principalement dans sa partie aval, fait partie des grandes rivières régulées où l'activité fluviale a entraîné un aménagement conséquent du cours, et donc une artificialisation importante du milieu physique qui a contribué à une simplification de la mosaïque d'habitats benthiques. Les voies de navigation empruntent tantôt le cours même de la Moselle et tantôt des dérivations. On a donc un tressage de secteurs « sauvages » (= non canalisés) et de secteurs canalisés (= navigables) empruntant soit le cours de la Moselle, soit des canaux de dérivation.

L'acquisition des données faunistiques et mésologiques a été réalisée de juillet 1994 à septembre 1995, principalement en période estivale.

Répartition géographique des espèces étudiées

La détermination de l'aire de répartition géographique des trois espèces invasives a été réalisée sur huit stations, de Grevenmacher (Luxembourg - pK 211,0) à Gondreville (France - pK 367,0) (Figure 1).

Bull. Fr. Pêche Piscic. (1997) 344 /345: 373-384

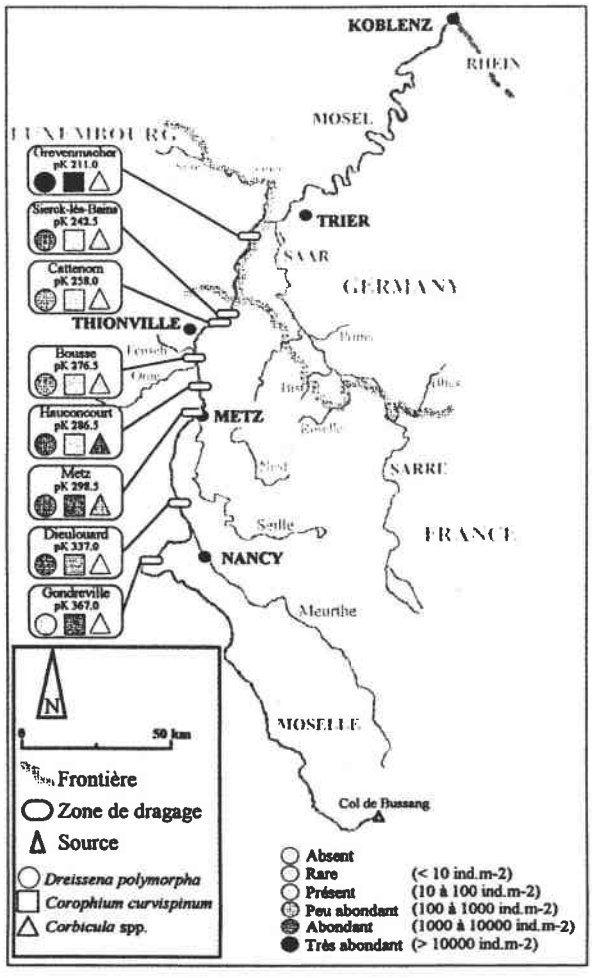


Figure 1

Carte de la répartition géographique et des densités moyennes au m² de *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* et *Corbicula spp.* dans la rivière Moselle. Les pK utilisés correspondent aux points kilométriques de navigation.

Figure 1

Map of the biogeographic distribution and of the mean densities per square metre of *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* and *Corbicula spp.* in the River Moselle. pK represents navigation kilometric points.

Les composantes benthiques (minérale et biologique) sont échantillonnées par bateau, à des profondeurs variant de 1 à 4 mètres, au moyen de deux types de dragues, utilisés suivant la texture du substrat rencontré : une drague triangulaire, de 39 cm d'ouverture, et une drague cylindro-conique de type Rallier du Baty modifiée, de 30 cm de diamètre d'ouverture (décrites dans BERLY, 1989). Sur chaque station, le chenal et les deux rives sont prospectés. Compte tenu de la profondeur de travail connue des deux engins et de leur section, la surface échantillonnée lors de chaque dragage est estimée en adoptant la procédure préconisée par BERLY (1989). Les prélèvements collectés sont récupérés dans des bidons de 2 litres et conservés dans de l'alcool à 70°. Le tri et le dénombrement des spécimens de *D. polymorpha*, *Corbicula spp.* et *C. curvispinum* sont réalisés au laboratoire.

Étude des relations espèces/substrat

L'étude des affinités de ces trois taxons pour différents types de substrat est réalisée sur les seules stations de Grevenmacher (pK 211,0 à 212,2) et Sierck-lès-Bains (pK 242,5),

respectivement représentatives d'une zone fortement et moyennement artificialisée, et Hauconcourt (pK 286,1 à 287,5), représentative d'une zone « sauvage ».

Acquisition des données faunistiques et granulométriques

La méthode de prélèvement est identique à celle décrite précédemment. Suite à l'évaluation des densités spécifiques, la structure granulométrique de chaque prélèvement, alors exempt de la composante biologique, est caractérisée par la détermination des poids secs (après passage à l'étuve à 105 °C pendant 24 heures) de dix fractions granulométriques successives ( ]0-0,5 mm] = limons ;]0,5-1 mm] = sables fins ;]1-2 mm] = sables grossiers ;]2-4 mm] = graviers fins ;]4-8 mm] = graviers moyens ;]8-16 mm] = graviers grossiers ;]16-32 mm] = petits cailloux ;]32-64 mm] = cailloux ;]64-128 mm] = pierres ;]128 mm-∞[= blocs). Le substrat « terre » (essentiellement constitué de particules argileuses et de matières organiques finement divisées) échantillonné sur la station de Sierck-lès-Bains est considéré comme un type de substrat particulier. La structure granulométrique d'un relevé est définie par l'abondance relative estimée (en terme de masse) de chacune des fractions granulométriques identifiée au sein du substrat.

Traitement des données

Les masses relatives des différentes classes granulométriques obtenues pour chaque relevé sont exprimées de manière semi-quantitative suivant un gradient croissant (Tableau I).

Tableau I

Variables (11 classes granulométriques) et modalités utilisées dans la description de la structure mésologique des relevés.

Table I

Variables (eleven granulometric classes) and modalities used for the description of the mesological structure of samples.

Variables	Modalités					Maximum
	0	1	2	3	4	rencontré
limons	absence	]0% ; 5%[	[5% ; 10%[	≥ 10%		26%
sables fins	absence	]0% ; 5%[	[5% ; 10%[	≥ 10%		35%
sables grossiers	absence	]0% ; 5%[	[5% ; 10%[	≥ 10%		18%
graviers fins	absence	]0% ; 5%[	[5% ; 10%[	≥ 10%		14%
graviers moyens	absence	]0% ; 5%[	[5% ; 10%[	≥ 10%		13%
graviers grossiers	absence	]0% ; 5%[	[5% ; 10%[	[10% ; 16%[	≥ 16%	23%
petits cailloux	absence	]0% ; 10%[	[10% ; 20%[	≥ 20%		37%
cailloux	absence	]0% ; 10%[	[10% ; 20%[	≥ 20%		85%
galets	absence	]0% ; 5%[	[5% ; 10%[	[10% ; 20%[	≥ 20%	78%
blocs	absence	]0% ; 50%[	≥ 50%			98%
terre	absence	présence				/

Bull. Fr. Pêche Piscic. (1997) 344 /345: 373-384

Une Analyse des Correspondances Multiples est appliquée au tableau (27 relevés x 44 modalités de 11 variables granulométriques). Elle permet de comparer la structure granulométrique des relevés des différentes stations. La projection des abondances faunistiques des trois taxons considérés sur les positions des relevés dans le plan F_1-F_2 de l'A.C.M. illustre les affinités de chaque taxon pour une certaine structure granulométrique de l'habitat. La comparaison de ces affinités peut permettre de préciser sur quels types de substrat une compétition entre certaines de ces espèces est à envisager. Les calculs et les représentations graphiques ont été réalisés à l'aide du logiciel A.D.E. 4.0. (CHESSEL et DOLEDEC, 1995).

RÉSULTATS

Distribution longitudinale des espèces

Une première carte de répartition des trois espèces invasives étudiées dans la Moselle a été dressée en 1995 (Figure 1). Au regard des densités moyennes calculées et figurées en classes d'abondance sur chaque station, il apparaît que si *D. polymorpha* et *C. curvispinum* sont présentes jusqu'au niveau du point le plus amont étudié, à savoir Gondreville, *Corbicula spp.* n'a pas été récoltée dans cette station. A l'heure actuelle, on peut penser que la limite géographique de répartition de ce genre se situerait aux alentours de Dieulouard (pK 337,0). D'autre part, l'abondance de *C. curvispinum* à Gondreville laisse supposer que cette espèce est certainement présente bien à l'amont de cette station. Il ne lui aura donc fallu que deux ans au plus pour étendre son aire de répartition de Remich (DHUR et MASSARD, 1995) à Gondreville, ce qui correspond à 137,5 km de cours.

Si on considère séparément la distribution de chaque espèce sur l'ensemble des stations étudiées, les densités moyennes observées ne montrent aucun gradient longitudinal amont-aval. Une différence de structure de la mosaïque de substrats rencontrée sur les sites d'étude prospectés pourrait éventuellement expliquer une absence de gradient.

Les relations espèces/substrat

L'Analyse des Correspondances Multiples appliquée au tableau mésologique met en évidence les différences de structure granulométrique des trois stations échantillonnées (Figure 2).

Les deux premiers axes factoriels retenus expliquent 40 % de la variance du tableau initial (Figure 2a). L'axe 1 montre principalement l'opposition entre les caractéristiques granulométriques des stations de Hauconcourt et de Grevenmacher (Figure 2b). L'extrême homogénéité des positions des 7 relevés de Grevenmacher dans le plan F_1-F_2 est expliquée sur la Figure 2c par la forte dominance des blocs (modalité 3) dans tous les relevés toujours associés à une faible proportion de limons. A hauteur de cette station canalisée, les berges sont en effet constituées d'enrochements et le lit d'un pavage particulièrement homogène de gros blocs. La plupart des classes granulométriques (limons à galets) sont représentées dans les relevés de la station de Hauconcourt, illustrant ainsi la plus grande diversité du substrat de ce secteur sauvage et donc une richesse potentiellement plus grande en habitats benthiques.

La position intermédiaire sur l'axe 1 de la station de Sierck-lès-Bains (entre Grevenmacher et Hauconcourt - Figure 2b) se justifie par la présence d'un substrat particulier « terre » en rive droite, alors que les prélèvements réalisés dans le chenal et en rive gauche présentent une composition granulométrique plus hétérogène, proche de celle des relevés d'Hauconcourt. L'axe 2 (Figure 2) structure essentiellement les prélèvements de la station d'Hauconcourt, en opposant les relevés présentant les plus fortes teneurs en fines granulométries (qui correspondent aux modalités 3, 4 et/ou 5 des classes granulométriques « limon » à « petits cailloux », au pôle positif de l'axe 2) aux relevés de granulométrie plus grossière (associés aux modalités 4 ou 5 des classes granulométriques « cailloux » et « galets », au pôle négatif de l'axe 2).

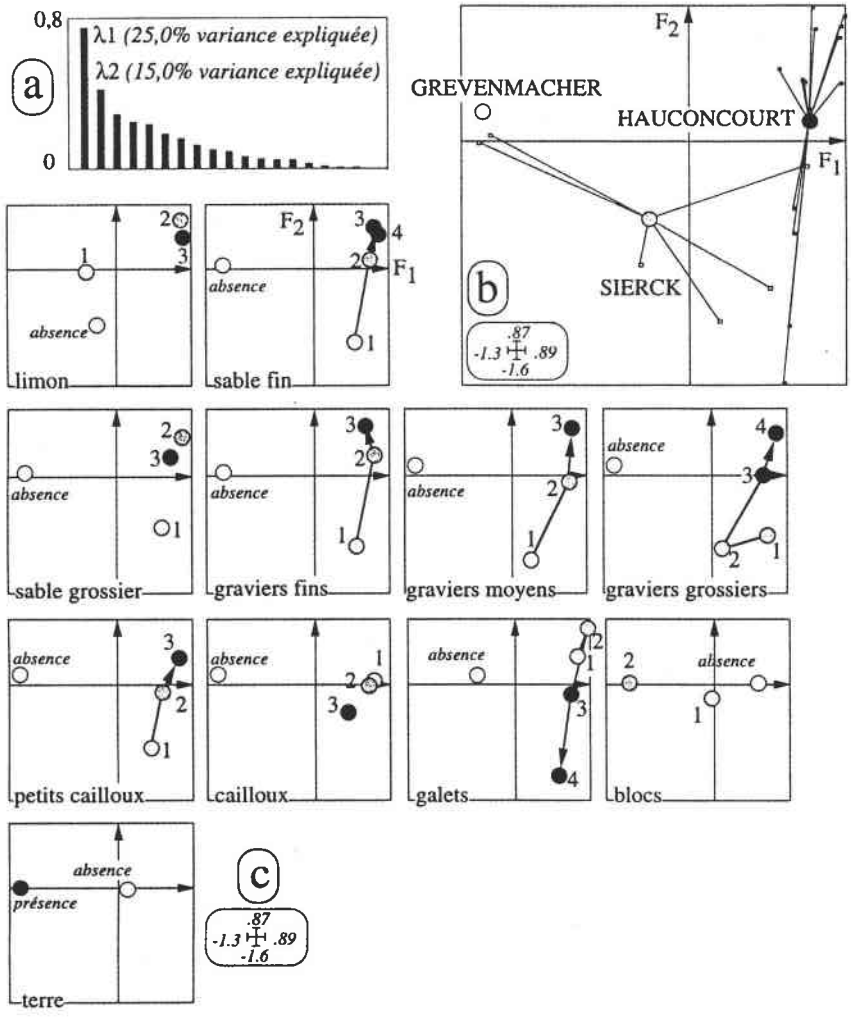


Figure 2

Résultats de l'Analyse des Correspondances Multiples réalisée sur le tableau des caractéristiques granulométriques des 27 relevés.

a. Histogramme des valeurs propres.

b. Distribution des stations sur le plan factoriel F_1-F_2. Chaque station (cercle) est positionnée au centre de gravité de ses échantillons (petits carrés). Chaque échantillon est relié à la station à laquelle il appartient par une ligne.

c. Distribution des modalités des 11 variables granulométriques dans le plan factoriel F_1-F_2. Chaque modalité est située au centre de gravité des échantillons qui l'utilisent. Le tableau I fournit la signification des modalités des 11 classes granulométriques.

Figure 2

Results of the Multiple Correspondence Analysis performed on the mesological data set.

a. Histogram of eigenvalues.

b. Distribution of stations (circles) on the F_1-F_2 factorial plane. They are located at the weighted average of their samples (small squares). Each sample is connected to its station circle by a line.

c. Distribution of modalities of the eleven granulometric variables on the F_1-F_2 factorial plane. Modalities are at the weighted average of the samples that present these modalities. See Table I for further details on modalities.

Bull. Fr. Pêche Piscic. (1997) **344 /345**: 373-384

Les densités de *Corbicula spp.*, *C. curvispinum* et *D. polymorpha* observées dans les différents relevés sont ensuite projetées sur le plan F_1-F_2 des relevés, positionnés d'après leur structure granulométrique (Figure 3). Les 7 relevés de la station Grevenmacher ayant la même position sur le plan F_1-F_2, les densités faunistiques qui leur sont associées sont présentées de façon décalée sur la Figure 3, pour plus de clarté.

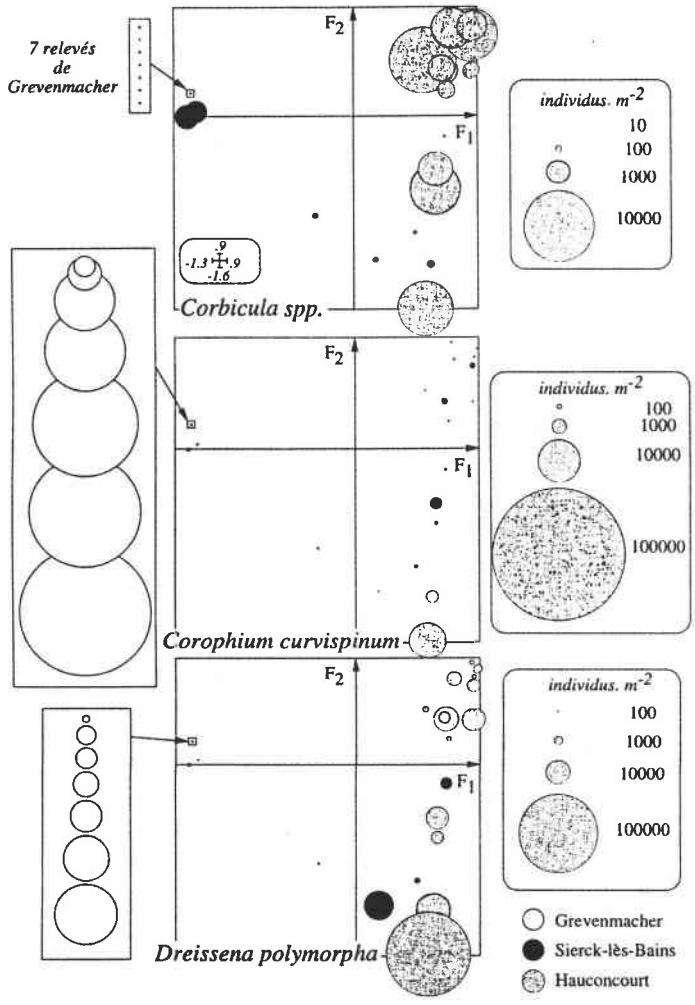


Figure 3

Projection des abondances spécifiques (cercles) des trois espèces invasives *Corbicula spp.*, *Corophium curvispinum* et *Dreissena polymorpha* sur le plan factoriel F_1-F_2 des échantillons issu de l'Analyse des Correspondances Multiples appliquée au tableau mésologique. La taille des cercles est proportionnelle à l'abondance des espèces dans les échantillons. Les relevés de Grevenmacher ont une position identique (= croix encadrée) sur le plan F_1-F_2 de l'analyse. L'abondance relative de chaque taxon dans ces 7 relevés fait donc l'objet d'une représentation particulière. Une croix indique l'absence de l'espèce considérée dans le relevé correspondant.

Figure 3

Projection of the species abundances (circles) of the invaders *Corbicula spp.*, *Corophium curvispinum* and *Dreissena polymorpha* on the F_1-F_2 factorial plane of the Multiple Correspondence Analysis performed on the mesological data set. The size of the circles is proportional to the species abundance in each sample. The samples of Grevenmacher exhibit the same location (the framed cross) on the F_1-F_2 factorial plane. So the relative abundances of each taxon in these samples are detailed in a particular figure. A cross indicates the absence of a species in a sample.

Il apparaît que les *Corbiculidae* sont quasi-absents des stations de Grevenmacher et de Sierck-lès-Bains, dans les prélèvements de granulométrie grossière (cailloux, galets, blocs) dominante. Leur affinité pour les substrats fins, en accord avec les observations de DEN HARTOG *et al.* (1992), est très marquée, notamment sur la station de Hauconcourt (densité maximale d'environ 9000 individus. m^{-2}). A l'inverse, les plus fortes densités de *C. curvispinum* observées correspondent aux substrats de granulométrie grossière, principalement les blocs. Ainsi, cette espèce s'impose déjà à Grevenmacher comme le taxon dominant de la macrofaune, avec une densité atteignant près de 100000 individus. m^{-2}. *D. polymorpha* est présente en densités importantes sur les trois stations étudiées et semble moins inféodée que *C. curvispinum* aux zones caractérisées par une dominance des fractions granulométriques grossières, ceci probablement du fait d'une installation plus ancienne de ses populations et/ou à des facultés d'adaptation plus importantes. Il est ainsi possible de trouver des grappes de *D. polymorpha* dans des zones de substrat essentiellement de fine granulométrie. En effet, la simple présence de quelques petits cailloux suffit à l'ancrage initial d'un petit nombre d'individus de *D. polymorpha*, qui serviront de « substrat » à d'autres individus, comme l'a déjà signalé LEPAGE (1993, *in* NALEPA et SCHLOESSER, 1993).

DISCUSSION

Les eaux de la Moselle aval présentent une minéralisation élevée, par suite des apports salés de deux de ses affluents : la Meurthe et la Seille, respectivement affectées par la nature géologique du lit et par les rejets des soudières de Lorraine. Ces caractéristiques font de la Moselle une zone favorable à l'installation d'espèces d'origine estuarienne comme *Corbicula spp.* et *C. curvispinum*. Une extension rapide de leurs aires de répartition est d'ailleurs observée dans ce cours d'eau. Des densités particulièrement importantes sont alors rencontrées dans les habitats les plus favorables pour ces espèces.

La coexistence récente de *D. polymorpha*, *C. curvispinum* et *Corbicula spp.* n'est pas sans poser un certain nombre de questions quant au devenir des populations de ces trois taxons, compte tenu de leurs fortes potentialités colonisatrices respectives et de la nature des habitats et des sources nutritives disponibles. La possibilité d'une compétition spatiale entre *D. polymorpha* et *C. curvispinum* dans la Moselle apparaît clairement compte tenu de la présence de fractions granulométriques grossières, favorables à leur développement sur la majeure partie du cours canalisé. L'hypothèse d'une compétition tournant à l'avantage du crustacé peut éventuellement être envisagée si on se réfère aux observations faites sur le Rhin inférieur par VAN DER VELDE *et al.* (1994) illustrant l'important déclin des populations de *D. polymorpha* parallèlement à l'apparition massive de *C. curvispinum* sur une période de seulement six années. Les auteurs justifient cette évolution par le taux de reproduction très élevé de *C. curvispinum*, qui développe trois générations par an contre une seulement pour *D. polymorpha*. Les substrats durs sont donc rapidement colonisés et recouverts en abondance de tubes sablo-limoneux édifiés par *C. curvispinum*. Ils deviennent alors impropres à la fixation des larves de *D. polymorpha*, qui exigent également un substrat dur pour pouvoir se fixer.

C. curvispinum a une alimentation composée de diatomées, de petites chlorophycées ainsi que de détritus organiques (VAN DEN BRINK *et al.*, 1993). Du fait de ses fortes densités, cette espèce a un certain impact sur le stock planctonique et entre donc logiquement en compétition trophique avec les filtreurs vrais que sont *D. polymorpha* (DEN HARTOG *et al.*, 1992) et *Corbicula spp.*, caractérisés par une activité de filtration importante. De plus, par la production de pseudo-fèces, *D. polymorpha* peut enrichir le milieu en débris organiques, et ainsi favoriser l'installation de *C. curvispinum*.

Outre l'aspect d'une compétition trophique entre ces trois espèces, leur présence simultanée et massive pourrait exercer une pression non négligeable sur le stock phytoplanctonique, et donc sur la production primaire de la rivière, déjà très perturbée en période estivale (GARNIER et BILLEN, 1995).

Bull. Fr. Pêche Piscic. (1997) **344 /345**: 373-384

Le Rhin est la voie d'immigration la plus vraisemblable permettant d'expliquer l'arrivée de *C. curvispinum* et *Corbicula spp.* dans la Moselle (SCHÖLL, 1990 ; DHUR et MASSARD, 1995). Cette invasion s'inscrit donc dans le cadre des introductions accidentelles d'espèces, imputables en majeure partie au transport fluvial qu'elles utilisent comme moyen de dispersion. Outre le fait que ces nouvelles espèces peuvent avoir des conséquences sur la structure de la communauté benthique autochtone et sur l'équilibre écologique de la rivière, c'est pour les utilisateurs d'eau brute que ces nouvelles espèces représentent un danger du même type que celui déjà occasionné par *D. polymorpha* (NALEPA et SCHLOESSER, 1993). Les jeunes individus de *Corbicula*, de faible taille, peuvent par exemple pénétrer dans les circuits de prise d'eau brute dans lesquels ils vont croître et se développer, jusqu'à éventuellement bloquer les systèmes de circulation d'eau de par leur masse propre ou de part la masse des matériaux et/ou déchets biologiques issus de leur développement massif. Par conséquent, face aux risques de dommages et problèmes sérieux que pourraient entraîner ces organismes invasifs, au niveau des installations de prise d'eau notamment, on ne peut que recommander aux utilisateurs d'eau brute une surveillance accrue de leurs populations au niveau de leurs sites. La mise en place de filtres adaptés à la collecte des larves (et/ou adultes) d'organismes invasifs, au niveau des prises d'eau, pourrait constituer un moyen pratique et efficace, mais sans doute de maintenance coûteuse, pour empêcher ou freiner la pénétration de ces espèces dans les circuits.

CONCLUSIONS

L'immigration de *C. curvispinum* et *Corbicula spp.* dans la Moselle est récente et la répartition biogéographique de ces nouvelles espèces invasives n'est probablement pas encore stabilisée dans le Nord-Est de la France. Il apparaît que *D. polymorpha* et *C. curvispinum* présentent une affinité commune pour un même type de substrat et un phénomène de compétition spatiale est envisageable. Cette compétition n'est pas encore démontrée dans la Moselle et seul un suivi à plus ou moins long terme des populations naturelles en relation avec les caractéristiques mésologiques de l'habitat et une étude expérimentale en conditions contrôlées permettront de la démontrer.

Compte tenu de l'intense trafic sur le dense réseau européen de voies de communications fluviales, il paraît impossible d'empêcher l'introduction accidentelle de nouvelles espèces à caractère potentiellement invasif si l'environnement s'avère favorable à leur développement. Pour le moins, peut-on souhaiter et/ou conseiller une plus grande attention quant au devenir des populations introduites.

BIBLIOGRAPHIE

ARAUJO R., MORENO D., RAMOS M.A., 1993. The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia : Corbiculidae) in Europe. *Am. Malacol. Bull., 10,* 39-49.

BACHMANN V., CEGIELKA E., WAGNER P., USSEGLIO-POLATERA P., MORETEAU J.C., 1995. Installation de l'amphipode *Corophium Curvispinum* et de la palourde asiatique *Corbicula sp.* dans le cours français de la Moselle. *Hydroécol. Appl., 7 (1-2),* (sous presse).

BERLY A., 1989. Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône. Thèse de doctorat, Université Lyon I, 309 p.

BIJ DE VAATE A., GREIJDANUS-KLAAS M., 1990. The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands. *Bull. Zool. Mus. Amst., 12 (12),* 173-178.

CHESSEL D., DOLEDEC S., 1995. A.D.E. Software. Multivariate Analyses and Graphical Display for Environmental Data (version 3.7). Vol. 1 : User's Manual, Vol. 2 : Examples, Vol. 3 : Graphics Documentation, Université Lyon I, 523 p.

DEN HARTOG C., VAN DEN BRINK F.W.B., VAN DER VELDE G., 1992. Why was the invasion of the River Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful ? *J. Nat. Hist., 26*, 1121-1129.

DHUR G., MASSARD J.A., 1995. Etude historique et faunistique des invertébrés immigrés ou introduits dans la Moselle luxembourgeoise et ses affluents. *Bull. Soc. Nat. Luxemb., 96*, 127-156.

DUBOIS C., 1995a. *Corbicula fluminea* : un mollusque opportuniste. *Rev. Agence de l'Eau Adour-Garonne, 63,* 13-16.

DUBOIS C., 1995b. Biologie et démo-écologie d'une espèce invasive *Corbicula fluminea* (Mollusca : Bivalvia) originaire d'Asie : étude en milieu naturel (canal à la Garonne, France) et en canal expérimental. Thèse de doctorat, Université Paul Sabatier, 169 p.

GARNIER J., BILLEN G., 1995. Bilan d'oxygène et processus biologiques dans les rivières régulées Moselle et Sarre. Rapport d'étude à la demande des Commissions Internationales pour la Protection de la Moselle et de la Sarre contre la pollution, Université Paris VI, CNRS URA 1367, 45 p.

GREENSHIELDS F., RIDLEY J.E., 1957. Some researches on the control of mussels in water pipes. *J. Inst. Wat. Engrs, 11*, 300-306.

HAESLOOP U., 1992. Establishment of the Asiatic clam *Corbicula* cf. *fluminalis* in the Tidal Weser River (N. Germany). *Arch. Hydrobiol., 126 (2)*, 175-180.

HEBERT P.N.D., MUNCASTER B.W., MACKIE G.L., 1989. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas) : a new mollusc in the Great Lakes. *Can. J. Fish. aquat. Sci., 46*, 1587-1591.

KINZELBACH R., 1991. Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia : Corbiculidae). *Mainz Natwiss. Archiv, 29*, 215-228.

McMAHON R.F., 1982. The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller) in North America ; 1924-1981. *The Nautilus, 96*, 134-141.

McMAHON R.F., 1983. Ecology of the invasive pest bivalve *Corbicula*. *In* RUSSEL-HUNTER W.D., The Mollusca : Ecology, *6*, 505-561, Academic Press, New-York.

MORTON B., 1979. Corbicula in Asia. *In* BRITTON J.C. (ed.), Proc. first Int. *Corbicula* Symp., 15-38, Texas Christian Univ., Fort Worth, Texas USA.

MORTON B., 1983. The sexuality of *Corbicula fluminea* (Müller) in lentic and lotic waters in Hong-Kong. *J. Molluscan Stud., 49 (1)*, 81-83.

MORTON B., 1986. *Corbicula* in Asia : an updated synthesis. *In* BRITTON J.C. (ed.), Proc. second Int. *Corbicula* Symp., *Am. Malacol. Bull., Spec. Publ. n° 2,* 113-124.

MORTON B., 1987. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia : Corbiculidae) from Hong-Kong. *Malacol. Rev., 20*, 105-127.

MOUTHON J., 1981. Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire d'Asie. *Basteria, 45*, 109-116.

NALEPA T.F., SCHLOESSER D.W., 1993. Zebra Mussels : biology, impacts and control. Boca Raton, USA, Lewis Publishers, 810 p.

PAFFEN B.G.P., VAN DEN BRINK F.W.B., VAN DER VELDE G., BIJ DE VAATE A., 1994. The population explosion of the amphipod *Corophium curvispinum* in the Dutch Lower Rhine. *Water Sci. Technol., 29 (3)*, 53-55.

PYGOTT J.R., DOUGLAS S., 1989. Current distribution of *Corophium curvispinum* Sars var. *devium* Wundsch (Crustacea, Amphipoda) in Britain with notes on its ecology in the Shropshire Union Canal. *Naturalist, 114,* 15-17.

SCHÖLL F., 1990. Zur Bestandssituation von *Corophium curvispinum* Sars im Rheingebiet. *Lauterbornia, 5,* 67-70.

VAN DEN BRINK F.W.B., VAN DEN VELDE G., BIJ DE VAATE A., 1993. Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea : Amphipoda), in the Lower Rhine (The Netherlands). *Oecologia, 93,* 224-232.

VAN DER VELDE G., PAFFEN B.G.P., VAN DEN BRINK F.W.B., 1994. Decline of zebra mussel populations in the Rhine : competition between two mass invaders (*Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*). *Naturwiss., 81,* 32-34.

WOUTERS K.A., 1985. *Corophium curvispinum* SARS, 1895 (Amphipoda) in the River Meuse, Belgium. *Crustaceana, 48 (2),* 218-220.

ZADHIN V.I., 1965. Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR [translated from Russian]. Academy of Sciences of the USSR, 368 p.

1.2. Hypothèses sur les voies et processus de colonisation possibles vers, et dans la Moselle

Il est clairement démontré que *C. curvispinum* était déjà présent fin 1994 à Gondreville, ce qui correspondrait à la colonisation d'environ 137 km de cours en l'espace de deux ans seulement, ce qui est considérable.

Compte-tenu des densités importantes (de l'ordre du millier d'individus par mètre carré) observées à Gondreville (**Tableau VI**) en condition hivernale, il paraît prudent d'émettre des réserves quand à l'existence d'un unique processus de colonisation aval-amont de la rivière (Dhur & Massard, 1995). En effet une forte mortalité des individus de *C. curvispinum* est généralement observée en hiver compte-tenu (1) des faibles températures (< 10°C), et (2) de la courte durée de vie des individus (Paffen *et al.*, 1994 ; Van der Velde *et al.*, 1994).

Si on considère les résultats obtenus sur le Rhin, les densités moyennes entre Août et Décembre sont divisées d'un facteur 16,5 (Paffen *et al.*, 1994). Dans cette hypothèse, les densités de *C. curvispinum* pourraient atteindre environ 30 000 ind.m^{-2} en été.

Tableau VI : Localisation et densités observées de *Corbicula*, *Dreissena* et *Corophium* sur le cours français de la Moselle établies à partir de relevés faunistiques réalisés en décembre 1994. Les prélèvements ont été effectués en rive gauche (RG), dans le chenal (CH) et en rive droite (RD). Les stations indiquées sont celles de la Figure 1 de la publication fournie précédemment (Bachmann *et al.*, 1997)

Station	pK	Localisation transversale	Nombre d'individus par m²		
			Corbicula	*Dreissena*	*Corophium*
Sierck-lès-Bains	242,5	RG	0	935	2
Sierck-lès-Bains		CH	49	2307	62
Sierck-lès-Bains		RD	1659	110	50
Cattenom	256	RG	54	674	0
Cattenom	258	RG	22	7407	74
Cattenom		CH	0	744	149
Cattenom		RD	6	296	24
Bousse	276,5	RG	34	1143	114
Bousse		CH	0	11976	2994
Bousse		RD	20	200	80
Metz	298,5	RG	70	7027	2119
Metz		CH	126	786	1709
Metz		RD	0	1911	7111
Dieulouard	337	RG	0	317	254
Dieulouard		CH	7	3704	3674
Dieulouard		RD	5	4054	757
Gondreville	367	RG	0	31	2265
Gondreville		CH	0	0	586
Gondreville		RD	0	16	2560

Si le processus de colonisation aval-amont semble être vérifié pour la partie allemande de la Moselle (Schöll, 1990), il est important de signaler que le Rhin supérieur, pour sa part, était déjà nisé entre 1990 et 1993 (Herbst & Bäthe, 1993 *in* Dhur, 1993). L'historique de l'extension de de répartition géographique de *C. curvispinum* (Dhur & Massard, 1995 ; Jazdzewski, 1980 ; rygott & Douglas, 1989) permet de clairement dégager le rôle des canaux de navigation comme facteur explicatif déterminant de la colonisation des rivières d'Europe centrale. Si la colonisation naturelle de ces canaux est observée, le rôle des bateaux comme vecteurs de dispersion rapide de diverses espèces macrobenthiques n'est plus à démontrer (Johnson & Padilla, 1996).

Des inoculations répétées et multiples, plus ou moins espacées d'un point de vue spatial, de différents groupes d'individus sur différents secteurs du cours de la rivière peuvent ainsi expliquer le recensement de populations éparpillées et peu denses (Schöll, 1990) de *C. curvispinum* dans le Rhin en amont de la confluence de la Moselle en 1990, confluence déjà largement colonisée à l'époque (Tititzer *et al.*, 1990 *in* Shöll, 1990) (Van den Brink *et al.*, 1990).

Du fait de l'intensité de la navigation, nous pouvons ainsi supposer sa présence dans le canal de la Marne au Rhin et dans le canal du Rhône au Rhin au début des années 90', bien qu'aucune information sur la présence de *C. curvispinum* dans ces canaux ait pu être trouvée. Cependant, *C. curvispinum* a été signalé dans la Saône aux environs de Chalons-sur-Saône en 1991 (Genin, 1992), puis recensé trois ans plus tard aux alentours d'Auxonne (Ilien, 1994 – communic. pers.), secteur dans lequel se situent les liaisons entre la Saône et le canal de Bourgogne, le canal du Rhône au Rhin, le canal de la Marne à la Saône et enfin la partie Sud du canal de l'Est permettant la liaison Saône-Moselle.

Le cours de la Moselle en amont de Nancy est donc situé au centre d'un triangle formé par ces différents canaux. Ainsi, l'hypothèse d'une colonisation de la Moselle au niveau de Nancy (par le canal de la Marne au Rhin) mais aussi en amont (par le canal du Rhône au Rhin puis le canal de l'Est) doit être envisagée. La colonisation de la Moselle aval peut donc avoir eu lieu non seulement de l'aval vers l'amont mais aussi de l'amont vers l'aval, expliquant ainsi l'installation rapide de cette espèce sur la Moselle française.

Si la prudence quant à la dénomination des deux espèces de *Corbicula* rencontrées dans la Moselle avait été adoptée en 1997 (Bachmann *et al.*, 1997), nous sommes à l'heure actuelle en mesure de préciser que *C. fluminea* et *C. fluminalis* étaient présentes en sympatrie sur la totalité du cours prospecté de Grevenmacher à Gondreville.

Nous pouvons de plus préciser que *C. fluminalis* est largement plus représentée dans la rivière puisque cette espèce contribue en moyenne à raison de 97,5% (minimum 75%) aux populations de *Corbicula* sur l'ensemble des campagnes de prélèvement. D'un point de vue uniquement qualitatif, l'observation des fractions granulométriques des différents prélèvements de 1994 a révélé que les coquilles vides de *Corbicula* n'étaient présentes qu'en faible quantité comparée aux densités d'individus vivants trouvés, attestant de fait l'expansion récente de ces espèces à partir de 1990 environ.

L'absence de *Corbicula* à Gondreville et les faibles densités observées à Dieulouard laissent penser que la colonisation du cours s'effectuerait globalement de l'aval vers l'amont. Cependant, si les *Corbicula* possèdent un pied musculeux bien développé, et permettant des déplacements actifs (Britton & Morton, 1982), cette caractéristique ne peut expliquer à elle seule la colonisation rapide du cours.

Le phénomène de dévalaison, ou dérive, de macroinvertébrés représente un des processus majeurs de dissémination des espèces benthiques en milieu d'eau courante, principalement des larves d'insectes (Lavandier & Cereghino, 1995). Parmi les Bivalves d'eau douce d'Europe occidentale, seule *D. polymorpha* possède un stade larvaire planctonique (véligère libre) permettant une dissémination rapide de l'espèce sur de longues distances (Horvath & Lamberti, 1999).

La capacité de *C. fluminea* (individus de 7 à 14 mm) à sécréter un filament muqueux par des mucocytes branchiaux, évacué par le siphon exhalant et leur permettant de flotter en pleine eau a été démontrée (Prezant & Chalrmwat, 1984). Cette particularité a été confirmée par Dubois (1995) pour les individus de *C. fluminea* de la Garonne, qui démontre également cette capacité pour des individus dont la taille s'échelonne de 1,5 mm à 7 mm.

A l'inverse de ce mode de diffusion actif, les juvéniles de *C. fluminea* sont également capables de sécréter un autre type de filament muqueux, présentant des propriétés adhésives grâce à des cellules sécrétrices situées à la base du pied. Ce filament est utilisé pour fixer un substrat (grain de sable par exemple), limitant de ce fait la dérive passive de l'individu dans le courant d'eau (Britton & Morton, 1982). Ce filament, fixé sur un vecteur naturel ou non (poisson, oiseau, bateau...) pourrait aussi permettre la remontée de la rivière. Le rôle des poissons dans le processus de colonisation vers l'amont d'une rivière a notamment été démontré pour *C. fluminea* (Voelz *et al.*, 1998).

Les observations *in situ* réalisées en Moselle au cours de notre étude nous permettent de préciser l'existence de ce filament muqueux adhésif, non seulement pour *C. fluminea* mais aussi pour *C. fluminalis*. Cependant, ce type de filament a été uniquement observé chez de petits individus (taille < 4 mm). La remontée rapide de juvéniles vers l'amont du cours est donc possible, ces juvéniles participant à la création de populations éparpillées qui pourront par la suite constituer une source de contamination des secteurs plus en aval par dérive.

C. fluminea et *C. fluminalis* font l'objet d'une étude plus approfondie dans le **chapitre II**. Les hypothèses sur les voies de colonisation y seront alors développées en fonction des résultats complémentaires présentés.

2. ANALYSE GLOBALE DES RELEVES FAUNISTIQUES SUR LA PERIODE 1994-1996

2.1. Evaluation des stocks des taxons dominants dans la Moselle

Comme nous l'avons déjà exposé précédemment (Bachmann *et al.*, 1995, 1997), la distribution et l'abondance des macroinvertébrés est étroitement liée à la structure mésologique du fond de la rivière.

L'analyse spatio-temporelle de la structure des communautés benthiques à l'échelle des stations a été réalisée et a fait l'objet d'un rapport publié dans le cadre du programme de recherche des Commissions Internationales pour la Protection de la Moselle et de la Sarre (CIPMS) visant à évaluer les processus biologiques impliqués dans l'établissement du bilan d'oxygène des rivières Moselle et Sarre (Usseglio-Polatera *et al.*, 1997). Ces résultats ne seront donc pas exposés ici. Les caractéristiques faunistiques de tous les prélèvements ayant servi à l'étude sont présentés en **annexe**.

Une méthode d'estimation des stocks de macroinvertébrés, en terme de biomasse, a été mise au point. Elle a abouti à la réalisation de deux publications (Bachmann *et al.*, 1998 ; Bachmann & Usseglio-Polatera, 1999). Seule la seconde est incluse ici.

Cette méthode, fondée sur la définition de substrat-types sur la base de critères faunistiques (distribution des biomasses taxonomiques) et mésologiques (distribution granulométrique des particules minérales) nous a permis d'évaluer les biomasses des taxons dominants en Moselle à différentes saisons, à l'échelle des trois secteurs (d'environ 20 à 30 km de cours chacun) définis le long du cours de la Moselle. Après (1) reconstitution de la mosaïque benthique de chaque secteur (en termes d'abondances relatives des différents substrat-types), (2) identification des biomasses respectives des taxons principaux sur chaque type de substrat et (3) détermination expérimentale de la consommation d'oxygène de chaque taxon (en fonction de la température et des conditions trophiques), une estimation de la contribution du compartiment benthique au bilan d'oxygène de la rivière est envisageable. Elle prend en compte à la fois l'influence directe des macroinvertébrés, par respiration, sur le bilan en oxygène dissous de la rivière et leur impact indirect par réduction de la biomasse phytoplanctonique du fait de leur activité de filtration.

➡ **Bachmann V. & Usseglio-Polatera P. (1999). Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel. Hydrobiol. 410, 39-46.**

Hydrobiologia 410: 39–46, 1999.
J. Garnier & J.-M. Mouchel (eds), Man and River Systems.
© 1999 *Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands.*

Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel

Vincent Bachmann[1] & Philippe Usseglio-Polatera[1,2]
[1]*Equipe de Démoécologie, UPRES EBSE, 'Ecotoxicité, Biodiversité et Santé Environnementale', Université de Metz, BP 4116-1, Rue des Récollets 57040 Metz Cedex 01, France*
[2]*UPRESA 5023, 'Ecologie des Eaux Douces et des Grands Fleuves', Université LYON 1-43, Bd du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex, France*

Key words: large river, river bottom, macrobenthos, oxygen budget, respiration, filtration rate

Abstract

The contribution of the benthic compartment to the oxygen budget of three sectors of the river Mosel (France, Luxembourg, Germany) was evaluated, in terms of benthos respiration, filtration rate and sediment oxygen demand. Bottom substrates and benthic invertebrate communities were investigated using benthic dredges during six field campaigns from summer 1994 to summer 1996. Bivalvia (*Corbicula fluminalis*, *Dreissena polymorpha*, *Anodonta cygnea*, *Unio pictorum*), Prosobranchia (*Viviparus viviparus*), Crustacea (Gammaridae) and Diptera (Chironomidae) were the prevailing taxa of the benthic community, both in density and biomass. An original method based on multivariate analyses and a clustering approach was developed to describe the habitat mosaic in terms of substrate-type frequencies. The biomass of each taxon was recalculated for each substrate-type. The dissolved oxygen uptake and the filtration rate of the prevailing taxa of the benthic community were modelled using results of laboratory experiments. Both effects of water temperature and trophic level conditions were taken into account. Evaluations showed that benthic compartment respiration processes may have reach up to 25% of the total amount of dissolved oxygen per day, in the river Mosel. Furthermore, the macrobenthic compartment may have a great impact on phytoplankton communities, and then on primary production, by filtration activity. Indeed, the water volume daily filtered by filter-feeder macroinvertebrates potentially ranged from 26.9 to 83.8% of the total volume of a sector, in summer conditions. Consequently, respiration and filtration activities of the benthic compartment appear to be two important biological processes of the dissolved oxygen budget of a large regulated river.

Introduction

Critically low concentrations (about 2–3 mg O_2 l^{-1}) of dissolved oxygen in summer have been observed in the river Mosel since 1990s (Garnier et al., 1995). So, a pluri-disciplinary research programme has been engaged by the International Commissions for the Protection of the rivers Mosel and Saar (CIPMS) to identify, to quantify and to model the different biological processes involved in the oxygen budget of this river. Preliminary results, obtained in summer 1994, focused on the importance of the respiration of the bacterioplankton and the nitrification processes which can respectively reach up to 75.5 and 34.9% of the total dissolved oxygen availability (i.e., instream production, aerial and upstream inputs) for the downstream part of the river Mosel (Garnier et al., 1995). The respiration of the phytoplankton and the zooplankton compartments were, respectively, evaluated at about 6.8–17.7% and 0.9–4.6% of the total available dissolved oxygen (per day) in a sector. Because no information about the contribution of the benthic compartment to the oxygen budget of the river Mosel was available, we attempted to evaluate respiration processes for sediments and macrozoobenthic communities. We tried also to evaluate the grazing impact of benthic filterers on phytoplankton communities, and consequently on primary production.

The major problem was to evaluate biomasses of benthic taxa at the sector (i.e., a river section of about

20–25 km length) scale. Sectors may be regarded as hierarchical systems of patches that differ in age, size and internal composition and are characterized by different environmental conditions. Both anthropogenic and natural processes create environmental patchiness resulting in complex biotope structure (Power et al., 1988; Townsend & Hildrew, 1994). The microdistribution of benthic macroinvertebrates results from the balance of a variety of requirements for organisms. Many references have confirmed that substrate-type is a useful and convenient predictor of the abundance, biomass and diversity of benthic macroinvertebrates (Jowett & Richardson, 1990; Milner et al., 1981; Minshall, 1984; Ormerod & Edwards, 1987). Consequently, we must elucidate the link between species requirements and environmental variability to explain the local distribution of aquatic organisms. Thus, we developed a method to (1) characterize the faunal structure of samples according to the granulometric structure of substrates within the bottom mosaic, (2) define substrate-types according to both their faunal and granulometric structure, (3) evaluate the composition of the bottom mosaic in terms of relative frequencies of substrate-types, and (4) estimate the biomass of each taxon for each substrate-type. The next step was to evaluate the contribution of the macrobenthic community to the oxygen budget of each sector of the river from experiments performed in '*in situ*' conditions. These experiments allowed an appraisal of oxygen consumption and filtration rate for the prevailing benthic taxa highlighted by the faunal study.

Materials and methods

Study site and sampling procedure

The 535-km long Mosel river (Figure 1) is, for the most part, canalized in order to enable a high level of ship traffic with high loading gauge. The downstream part of the river was divided into three different sectors. Each sector was considered as a nearly homogeneous section according to its morphometrical and physical characteristics.

Granulometric and faunal samples were performed at a water depth of 1–4 m by means of two benthic dredges employed according to the particle size of the bottom substrate of each sampling site. A triangular dredge with a 39-cm side length, for coarse mineral substrates (up to cobbles), and a cylindrical dredge (Rallier du Baty's type) with an opening diameter of 30 cm were used from a boat along several transects of the three sectors of the river Mosel (see Berly, 1989, for full description of sampling methodology). Samples were taken as much as possible on the left bank, on the channel and on the right bank.

The material collected, including macroinvertebrates, were put into plastic jars and preserved in 70% ethanol. In the laboratory, macroinvertebrates were sorted, identified, counted and dried for 24 h at 105°C in order to evaluate the dry biomass of each taxon in each sample. Only soft tissues were taken into account for molluscs. On each sampling occasion, the surface of the sampled bottom area was evaluated according to (1) the length of the dredge draught estimated from the volume of dredged material, (2) the dredge section and (3) the sampling sediment depth (Berly, 1989). Biomasses of macroinvertebrates were then expressed per square metre. Only taxonomic groups occurring at dry biomass above 0.1 g m^{-2} in at least one sample were preserved in the faunal data set (biomasses of taxa transformed to $\log_2$ classes × samples). The granulometric structure of each substrate sample was also estimated by sifting and weighting particulate materials after drying for 24 h at 105°C, and then 500°C in order to define organic matter content. Ten granulometric fractions were considered: (1) silt (Ø<0.5 mm); (2) fine sand (0.5–1 mm)0; (3) coarse sand (1–2 mm); (4) fine gravel (2–4 mm); (5) medium gravel (4–8 mm); (6) coarse gravel (8–16 mm); (7) small pebbles (16–32 mm); (8) pebbles (32–64 mm); (9) cobbles (64–128 mm); (10) boulders (Ø>128 mm). For all samples, the dry masses of the 10 substrate modalities (expressed as percentages of the total substrate dry mass of a sample) were brought together in the granulometric data set.

Reconstruction of the habitat mosaic of each sector

We developed an original method (1) to examine the relationships between granulometric traits and faunal structure of samples, and (2) to efficiently describe the substrate mosaic in each sector of the river. Because of the complexity of the relationships between community structure and environmental conditions, a multivariate approach was required. First, both faunal and mesological data tables were independently processed by within-campaign (in order to eliminate the temporal effects due to seasonality and between-year variations) correspondence analysis (Dolédec & Chessel, 1987) (results of these analyses are not shown

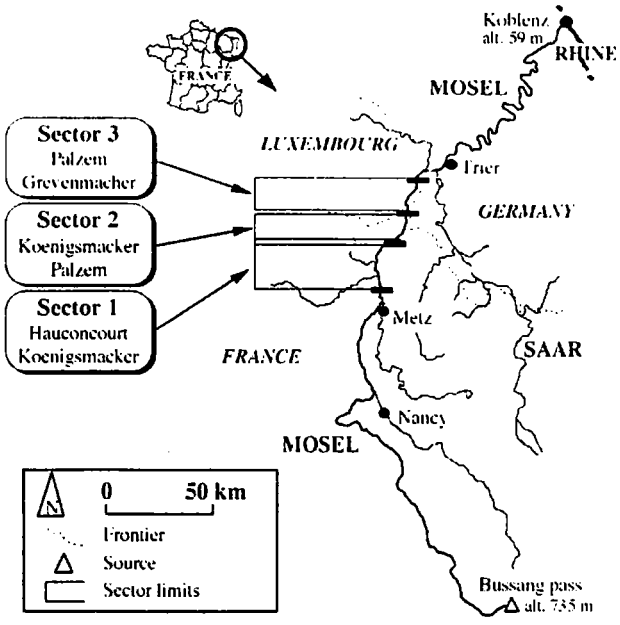


Figure 1. Map of the sectors and the sampling sites of the river Mosel. Each sampling site was representative of an homogeneous sector.

here for brevity). Then, co-inertia analysis (Chessel & Mercier, 1993; Dolédec & Chessel, 1994) which investigates the common structure between two tables sharing the same statistical units (samples in our case), was used to check for a relationship between community structure and granulometric traits of samples. Thereby, we obtained scores for the samples that had a maximal covariance. According to the definition of covariance, this maximal covariance was obtained by optimal correlation and simultaneously optimal standard deviation of these sample scores derived from each of the two arrays on taxa biomasses and granulometric frequency distributions. A good way to compare the new environmental ordination and the new faunal ordination of samples (in each sector) from co-inertia analysis, was to plot the new standardized environmental and faunal scores together on a factorial map and to link the two positions of a given sample by an arrow (Figure 2). Hence, it was possible to discuss the link between the faunal structure and the substrate characteristics of samples. The beginning and the end of this arrow indicated the positions of the sample resulting, respectively, from the new granulometric and faunal ordinations. For example, samples could simultaneously display close granulometric structure (if arrows began in the same area) but fairly different faunal contents in terms of biomasses (if arrows pointed to different directions and if their ends were well separated).

Finally, a clustering approach was used to identify substrate-types represented by samples with both close faunal contents and close granulometric descriptions. This approach was based both (1) on the euclidean distance calculated on the F_1 and F_2 coordinates of samples according to their faunal and mesological structure in co-inertia analysis and (2) on the Ward's linkage (Orloci, 1967, 1978; Pielou, 1984) recommended for river benthic community analysis (Cao et al., 1997). The number of samples for each season, in each substrate-type (i.e. each cluster) may be considered as an evaluation of the frequency of this kind of substrate-type in the bottom mosaic of a sector, for a given date. As a result, a reconstruction of the habitat mosaic was possible, in terms of substrate-type frequencies. All calculations and graphs were performed using the package ADE-4 (Thioulouse et al., 1997).

Evaluation of oxygen uptake processes at the sector level

Preliminary faunal studies conducted in 1994 on the river Mosel benthic community highlighted Bivalvia (*Dreissena polymorpha, Corbicula fluminalis, Anodonta cygnea, Unio pictorum*), Prosobranchia (*Viviparus viviparus*), Crustacea (Gammaridae) and Insecta (Chironomidae) as prevailing taxa which were retained for laboratory experiments of oxygen demand V_{O_2} and filtration rate (FR) measurements. An

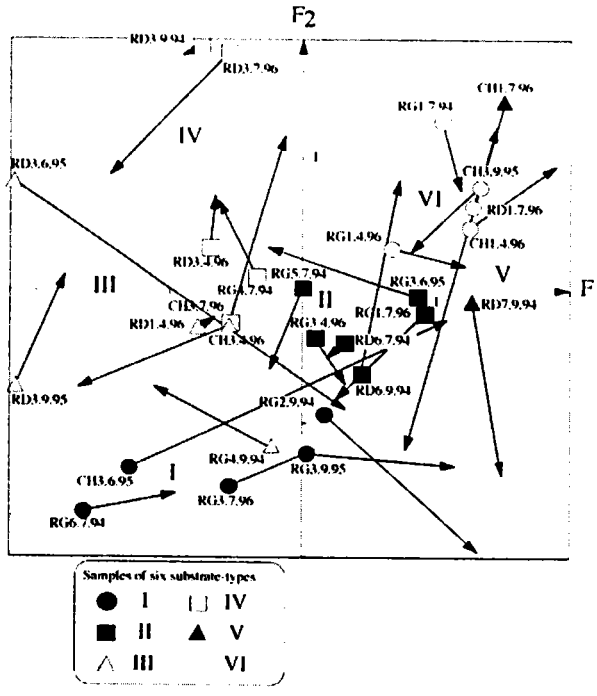


Figure 2. Co-structure between biomasses of taxa and granulometric characteristics of samples by co-inertia analysis for the Hauconcourt-Koenigsmacker sector of the river Mosel. Each sample was defined by an arrow. The beginning of the arrow (= closed/open point, square or triangle) marked the position of the sample on the $F_1 \times F_2$ co-inertia plane, according to the granulometric structure. The end of the arrow marked its position according to the faunal structure. The relative locations of sample vectors allowed to identify six substrate-types (I–VI) (see also Figure 5). Samples were labelled with letters giving information about (1) sample position (RD, right bank; RG, left bank; CH, channel), (2) sampling month (4, April, 6, June, 7, July; and 9, September), and (3) sampling year (94, 1994; 95, 1995; and 96, 1996).

enclosed method was used (for further details, see Bachmann et al., 1998). A large variety of water temperature/trophic level combinations, descriptive of '*in situ*' conditions of the river Mosel from spring to autumn, was tested. Results allowed to model V_{O_2} and FR of taxa, according to both temperature and trophic level, with non-linear multiple regressions. Studied processes were expressed per gramme of soft tissue dry weight.

For each season, the biomass of each taxon could be recalculated for each substrate-type as the weighted (by the sampling surface of each sample) average of its biomass in the different samples of this substrate-type. Then, according to (1) the biomass evaluation of the different taxa on a whole sector, (2) the oxygen consumption (and filtration rate) models, (3) the mean water temperature and food availability observed at each season, (4) the morphometric characteristics of each sector, we were able to estimate the global oxygen uptake and the filtered water volume on each sector, for each season.

The oxygen demand of sediments (DSO) was evaluated, taking into account the organic matter amount of substrates. Each sample, according to the organic matter amount (MO) of its fine fractions (Ø< 2mm), corresponded to a mean oxygen demand experimentally evaluated to 4.16 mg O_2 h^{-1} m^{-2} (if MO < 3% of the total dry weight of these fractions) or 42.09 mg O_2 h^{-1} m^{-2} (if MO ≥ 3%). Then, the DSO of each substrate-type was recalculated as the weighted (by the sampling surface of each sample) average of estimated DSO of samples belonging to this substrate-type, for each season and each sector. As a result, the DSO may be considered in the model as the consumption of a 'particular' taxon.

Then, the global oxygen uptake on a sector was evaluated by:

$$V_{O_2} = \sum_{i=1}^{s} \left[\frac{\sum_{k=1}^{m} \left[p_k \left[\frac{\sum_{j=1}^{r_k} s_j b_{ijk}}{\sum_{j=1}^{r_k} s_j} \right] \right]}{\sum_{k=1}^{m} p_k} \right] x[\mathrm{Mod}_{V_{O_2}}(i)] \qquad (1)$$

with: b_{ijk} = biomass of the taxon i in the sample j of the substrate-type k; s_j = sampling area of the sample j; p_k = ratio of the substrate-type k in the substrate mosaic of the studied sector, for a given season; r_k = the number of samples in the substrate-type k; m = the number of substrate-types in the studied sector; s = the number of taxonomic groups in the faunal list of the studied sector; f = the number of filterer groups in the faunal list of the studied sector; $\mathrm{Mod}_{V_{O_2}}(i)$ = predictive model of oxygen uptake, in controlled conditions (water temperature and trophic level), for the taxon i.

The global filtration rate (FR) on a sector was evaluated by replacing V_{O_2} by FR and $\mathrm{Mod}_{V_{O_2}}(i)$ by $\mathrm{Mod}_{FR}(i)$ in the Eq. (1). $\mathrm{Mod}_{FR}(i)$ corresponded to the predictive model of filtration rate, in controlled conditions, for the taxon i.

Results

Fifty-six taxa were captured during the sampling programme by dredging during April, June, July and/or September of three years: 1994, 1995 and 1996. In terms of biomasses, the benthic macroinvertebrate assemblage of the lower section of the river Mosel was

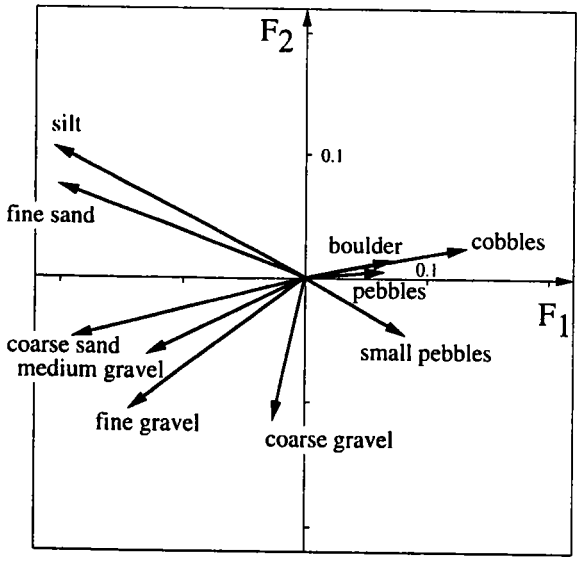


Figure 3. Co-structure between biomasses of taxa and granulometric characteristics of samples. Positions of 10 granulometric fractions on the $F_1 \times F_2$ co-inertia plane.

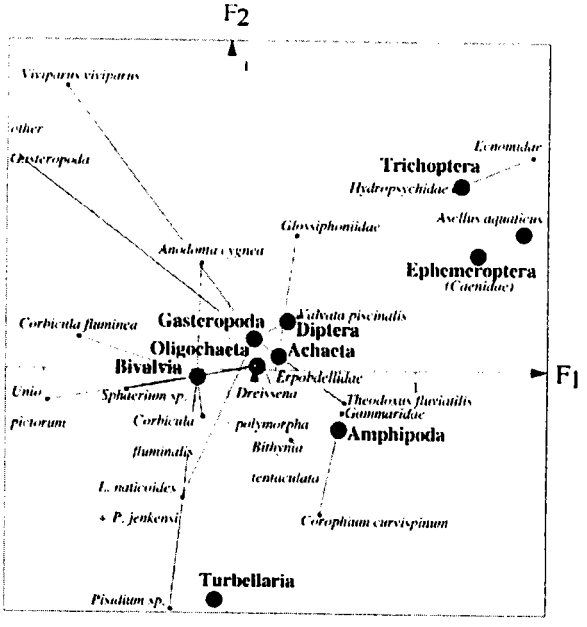


Figure 4. Co-structure between biomasses of taxa and granulometric characteristics of samples. Distribution of taxa (squares) on the $F_1 \times F_2$ co-inertia plane. Taxa were grouped according to higher taxonomic units. We plotted, for each unit, a closed circle at the weighted average of the taxon positions of that unit. Taxa were linked to their unit position by lines.

largely dominated by Bivalvia (mainly *D. polymorpha* (55.5% of the total biomass of samples), *C. fluminalis* (19.6%), *A. cygnea* (10.8%) and *U. pictorum* (3.4%)). Crustacea (mainly *Corophium curvispinum* (1.8%) and Gammaridae (3.5%)) corresponded to 5.3% of the total biomass of samples. The other groups represented less than 1% of the community biomass.

Ordination of samples

The co-inertia ordination of twenty-eight samples from the Hauconcourt-Koenigsmacker sector is shown in Figure 2 (results from the other sectors are not illustrated here for brevity). The first two axes of the co-inertia analysis explained 64.3 and 17.1% of the total variance, respectively. The first co-inertia axis represented 75% of the variability of the first axis resulting from the separate correspondence analysis of taxa biomasses and 86% of the first axis resulting from the separate PCA of granulometric structure of samples. The optimal correlation between the first axis scores of samples was equal to 0.72. Thus, the first co-inertia axis explained the major part of the variability. Comparing the positions of granulometric modalities (in Figure 3), taxa (in Figure 4) and sample vectors (in Figure 2) on the first factorial plane summarized the results of co-inertia analysis. The ordination of samples was related to their dominant particle size. Samples displaying a coarse granulometry (pebbles, cobbles) were opposed to samples having a large amount of sand and/or silt (Figure 3). On substrate of coarse particle size (at the positive side of F_1 axis), *D. polymorpha* was dominant. *C. curvispinum*, gammarids, *Asellus aquaticus*, net spinning caddisfly larvae and ephemeropteran Caenidae were specific. At the negative side of F_1 axis, on sand and silt, the faunal assemblage dominated by *C. fluminalis*, was characterized by *V. viviparus, Corbicula fluminea* and *U. pictorum.*

Classification of samples and reconstruction of the bottom mosaic

As an example, the classification of samples using Ward Linkage (Figure 5) allowed to distinguish six different substrate-types for the Hauconcourt-Koenigsmacker sector. Consequently, according to its faunal and granulometric structure, we considered the bottom mosaic of the Hauconcourt-Koenigsmacker as composed of 21.4% (=3/14 samples) of substrate-type I, 28.6% (=4/14) of substrate-type II, 7.15% (=1/14) of substrate-type III, 21.4% (=3/14) of substrate-type IV, 7.15% (=1/14) of substrate-type V, and 14.3% (= 2/14) of substrate-type VI in summer. A similar procedure was used for other seasons and other sectors.

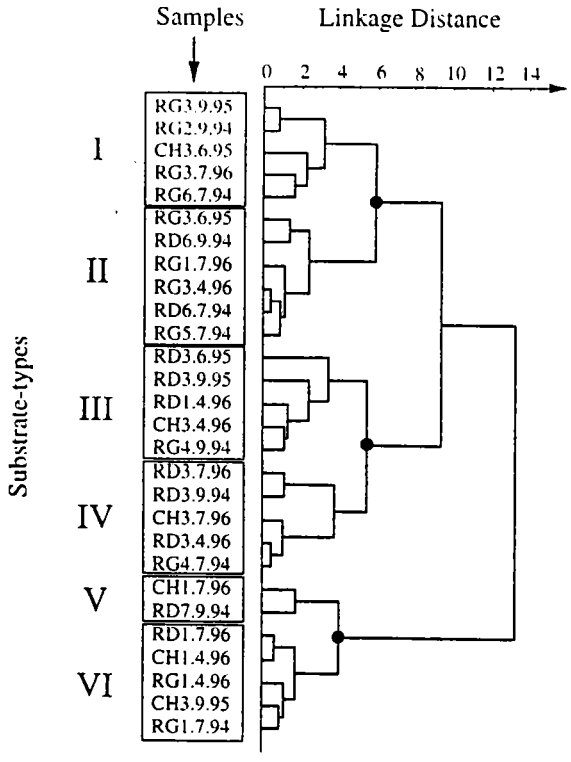


Figure 5. Co-structure between biomasses of taxa and granulometric characteristics of samples. Classification of samples from the Hauconcourt-Koenigsmacker sector using Euclidean distance and Ward's linkage method. Identification of six different substrate-types for this sector. Closed circles indicated truncation levels of the dendrogram.

Evaluation of oxygen uptake processes at the sector level

The total oxygen production and the total water volume of each sector were only available for summer conditions (Garnier et al., 1995). Consequently, the dissolved oxygen consumption (expressed as a percentage of the whole dissolved oxygen availability) and the filtered water volume (expressed as a percentage of the total water volume) could not have be evaluated for other seasons. Resulting evaluations showed that benthic compartment respiration processes may have reached up to 25.4% of the total amount of dissolved oxygen per day in summer in the lower section of the river Mosel (Table 1). Furthermore, the macrobenthic compartment may have a great impact on phytoplankton communities, and then on primary production, by filtration activity. Up to 83.8% of the total water volume of a sector might be filtered every day.

Discussion

This work allowed us to develop a method authorizing (1) the identification of substrate-types according to the relationship between the faunal structure of benthic assemblages and the granulometric structure of substrata, and (2) the reconstruction of the bottom mosaic in terms of substrate-type frequencies for three sectors of the river Mosel. The aim was to evaluate the contribution of the benthic compartment in the oxygen and carbon (i.e., impacts on phytoplankton community) budgets, from experimental results of oxygen consumption and filtration rate of the prevailing taxa.

On the map (Figure 2) on which each sample was defined as a vector, the high number of relatively long arrows indicated that most of samples had a limited co-structure between their community organization and their granulometric characteristics, because there was not often a good superposition of the samples when positioned by community structure and by granulometric composition. Indeed, samples with fairly close granulometric structure, could display quite different faunal communities (see the arrows of RD1.7.96, CH1.4.96 and CH3.9.95 in Figure 2). Conversely, samples with close faunal composition could have quite different granulometric structure (see the arrows of RD3.6.95, RG1.7.96 and RG3.4.96). These observations illustrated the complex relationship between bottom characteristics and macroinvertebrate community distribution. They justified the definition of substrate-types both on faunal and mesological traits.

Respiration and filtration activities of the benthic compartment appeared to be two important biological processes which cannot be neglected for the appraisal of the dissolved oxygen budget of the river Mosel in regards to the evaluations of other biological processes involved in this budget (phytoplankton and zooplankton respiration, bacterioplankton and nitrification activities, Garnier et al., 1995) for example in summer period.

If the method is now improved, further investigations (=samples) must be necessary to specify the oxygen demand of the benthic compartment, taking into account more accurately temporal variations of communities. We have also to specify the magnitude of potential qualitative (in terms of prevailing taxa) or quantitative (in terms of biomass) variations of the benthic community in time. Furthermore, a higher number of samples will allow to detail relative frequencies of substrate-types in each river sector. Only

Table 1. Global assessment of macrobenthos respiration (V_{O_2}) and filtration rate for three sectors of the river Mosel. Comparison of the relative contributions of the main biological compartments to the dissolved oxygen consumption in summer conditions.

Sector characteristics and associated processes	Units	Sector 1 Hauconcourt Koenigsmacker	Sector 2 Koenigsmacker Palzem	Sector 3 Palzem Grevenmacher
Length	km	27	29	17
Mean depth	m	1.95	3.38	4.1
Water column area	m^2	256	342	415
Total volume	m^3	$6.90\ 10^6$	$9.92\ 10^6$	$7.06\ 10^6$
Total bottom surface	m^2	$3.54\ 10^6$	$2.90\ 10^6$	$2.90\ 10^6$
Input discharge	$m^3\ s^{-1}$	23	27	28
Output discharge	$m^3\ s^{-1}$	27	28	28
Total O_2 production	$tO_2\ day^{-1}$	63.7	39.4	19.2
Benthos V_{O_2}	$tO_2\ day^{-1}$	11.3	5.08	4.88
Respiration ratio	%	17.7	12.9	25.4
Benthos filtration rate	$m^3\ day^{-1}$	$5.78\ 10^6$	$2.67\ 10^6$	$2.82\ 10^6$
Filtration ratio	%	83.8	26.9	40
Sediment oxygen Demand	$tO_2\ day^{-1}$	0.35	1.76	2.599
DSO ratio	%	0.6	4.5	13.5

an efficient modelling of benthos dynamics will enable an accurate modelling of oxygen budget processes.

It should be interesting for modelling more efficiently the benthos contribution to the oxygen budget of a large river, to evaluate more accurately the link between the oxygen demand or the filtration rate and different environmental or biological traits (reproductive stage of invertebrates, quality of available food, etc.). Further investigations have been in process to develop and to model these aspects.

Acknowledgements

This work was initiated and financially supported by: Agence de l'eau Rhin-Meuse, Ministères de l'environnement des Land de Saar (Saarland) et Rhenanie-Palatinat (Rheinland-Pfaltz), Administration de l'Environnement du Luxembourg et de l'Union Européenne (INTERREG 2).

References

Bachmann, V., P. Usseglio-Polatera, J. C. Moreteau & P. Wagner, 1998. A new method to assess the contribution of the macrobenthic compartment to the dissolved oxygen budget of a large river. In G. Bretschko & J. Helesic (eds), Advances in River Bottom Ecology. Backhuys, Leiden: 143–153.

Berly, A., 1989. Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône. Ph.D., Univ. Lyon I, 309 pp.

Cao, Y., A. W. Bark & W. P. Williams, 1997. A comparison of clustering methods for river benthic community analysis. Hydrobiologia 347: 25–40.

Chessel, D. & P. Mercier, 1993. Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In J.D. Lebreton & B. Asselain (eds), Biométrie et environnement. Masson, Paris: 15–44.

Dolédec, S. & D. Chessel, 1987. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. I. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. Acta Oecol., Oecol. Gener. 10: 207–232.

Dolédec, S. & D. Chessel, 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species environment relationship. Freshwat. Biol. 31: 277–294.

Garnier, J., G. Billen & L. Palfner, 1995. Bilan d'oxygène et processus biologiques dans les rivières régulées Moselle et Sarre. Rapport auprès des Commissions Internationales pour la Protection de la Moselle et de la Sarre contre la pollution, 45 pp.

Jowett, I. & J. Richardson, 1990. Microhabitat preferences of benthic invertebrates in a New Zealand river and the development of in-stream models for *Deleatidium* spp. N. Z. J. Mar. Freshwat. Res. 24: 19–30.

Milner, N. J., J. Scullion, P.A. Carling & D.T. Crisp, 1981. The effects of discharge on sediment dynamics and consequent effects on invertebrates and salmonids in upland rivers. Freshwat. Biol. Assoc. Scientific Publication: 153–220.

Minshall, G. W., 1984. Aquatic insect substratum relationships. In The Ecology of Aquatic Insects. Resh, V. H. & D. M. Rosenberg (eds), Praeger, New York: 358–400.

Orloci, L., 1967. An agglomerative method for classification of plant communities. J. Ecol. 55: 193–206.

Orloci, L., 1978. Multivariate Analysis in Vegetation Research, 2nd edn. W. Junk, Boston.

Ormerod, S. J. & R.W. Edwards, 1987. The ordination and classification of macroinvertebrate assemblages in the catchment of the river Wye in relation to environmental factors. Freshwat. Biol. 17: 533–546.

Pielou, E. C., 1984. The Interpretation of Ecological Data. Wiley, New York.

Power, M. E., R. J. Stout, C. E. Cushing, P. P. Harper, F. R. Hauer, W. J. Matthews, P. B. Moyle, B. Statzner & I. R. Wais de Badgen, 1988. Biotic and abiotic controls in river and stream communities. J. N. am. Benthol. Soc. 7: 456–479.

Thioulouse, J., D. Chessel, S. Dolédec & J. M. Olivier, 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. Statistics Comput 7: 75–83.

Townsend, C. R. & A. W. Hildrew, 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. Freshwat. Biol. 31: 265–275.

2.2. Mise en évidence des relations espèces/nature du substrat

Toutes les données mésologiques et faunistiques disponibles sur l'ensemble des stations et des années prospectées dans le cadre de l'étude précitée ont été confrontées par analyse de co-inertie. L'objectif est la mise en évidence des affinités des différentes espèces pour des substrats de différentes granulométries. Cette approche permet de dégager une structure commune (les relations en terme d'association de modalités) entre tableaux faunistique et mésologique.

Un test de permutation de Monte-Carlo a permis de vérifier que les deux premiers axes factoriels de la co-structure sont significatifs (*i.e.*, non aléatoires) au risque de 5 %. Les axes factoriels 1 et 2 restituent respectivement 78,9 et 11,5 % de l'information sur la structure commune aux deux tableaux (**Figure 16a**).

D'un point de vue mésologique, l'axe F_1 oppose les relevés avec une importante fraction granulométrique fine (pôle positif) aux relevés où les blocs sont dominants (pôle négatif – **Figure 16b**). La station de Grevenmacher, très homogène et essentiellement composée de blocs, est ainsi opposée à la station de Hauconcourt, à la mosaïque plus complexe et avec une fraction fine beaucoup plus importante (**Figure 17**). Parmi les autres stations, celle de Sierck a les prélèvements les plus semblables à ceux de Grevenmacher, les deux autres stations se plaçant en situation intermédiaire entre les relevés de Sierck et ceux de Hauconcourt. L'axe F_2 permet surtout de distinguer les relevés élémentaires d'une station selon leur proportion de cailloux/galets.

D'un point de vue faunistique, la co-structure montre clairement l'association des espèces exotiques à caractère invasif avec une fraction granulométrique donnée (**Figure 16c**). Le premier axe factoriel oppose ainsi dans sa partie négative *Corophium curvispinum*, associé à une dominante de blocs, à *Unio pictorum*, des gastéropodes comme *Theodoxus fluviatilis* ou *Potamopyrgus jenkinsi*, et les deux espèces de Corbicules, à l'extrémité positive de l'axe. Ces dernières espèces sont associées à des supports présentant une fraction granulométrique meuble importante.

Une lecture détaillée du plan des classes granulométriques montre que *C. fluminea* et *C. fuminalis* n'ont pas la même répartition sur la mosaïque fluviale. Bien que ces deux espèces soient souvent rencontrées ensemble, *C. fluminea* semble associée exclusivement à des substrats fins composés majoritairement de sable (fin et grossier) et de gravier fin, alors que *C. fluminalis* est observée au sein d'échantillons montrant une granulométrie plus grossière, avec une fraction importante de graviers moyen et grossier.

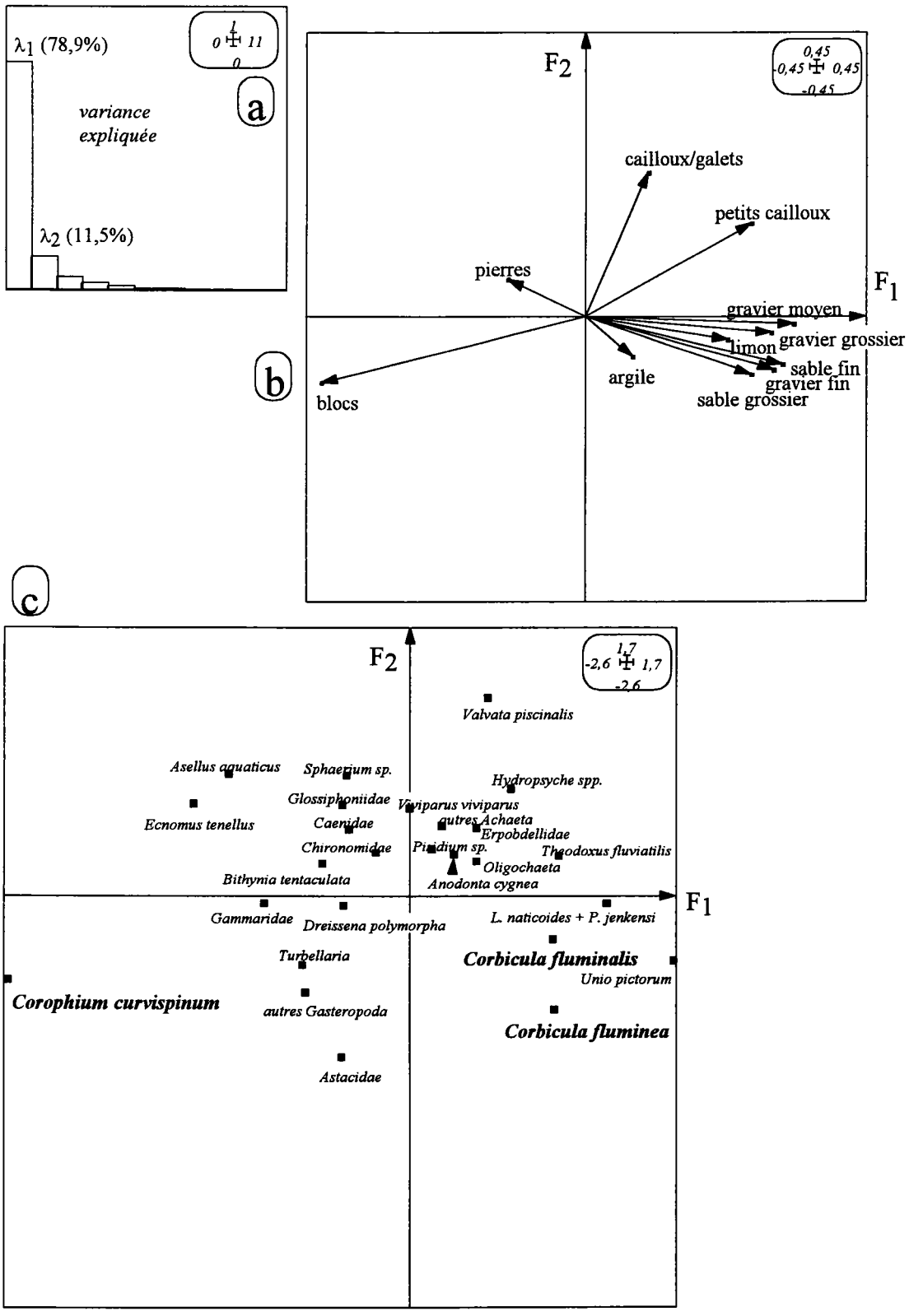


Figure 16 : Co-structure entre les données faunistiques et les données granulométriques des prélèvements réalisés sur la Moselle entre 1994 et 1996 (5 stations en triplicat), établie par analyse de co-inertie. (a) Valeurs propres, (b) Position des 11 fractions granulométriques sur le premier plan factoriel, (c) Position des taxons sur le premier plan factoriel.

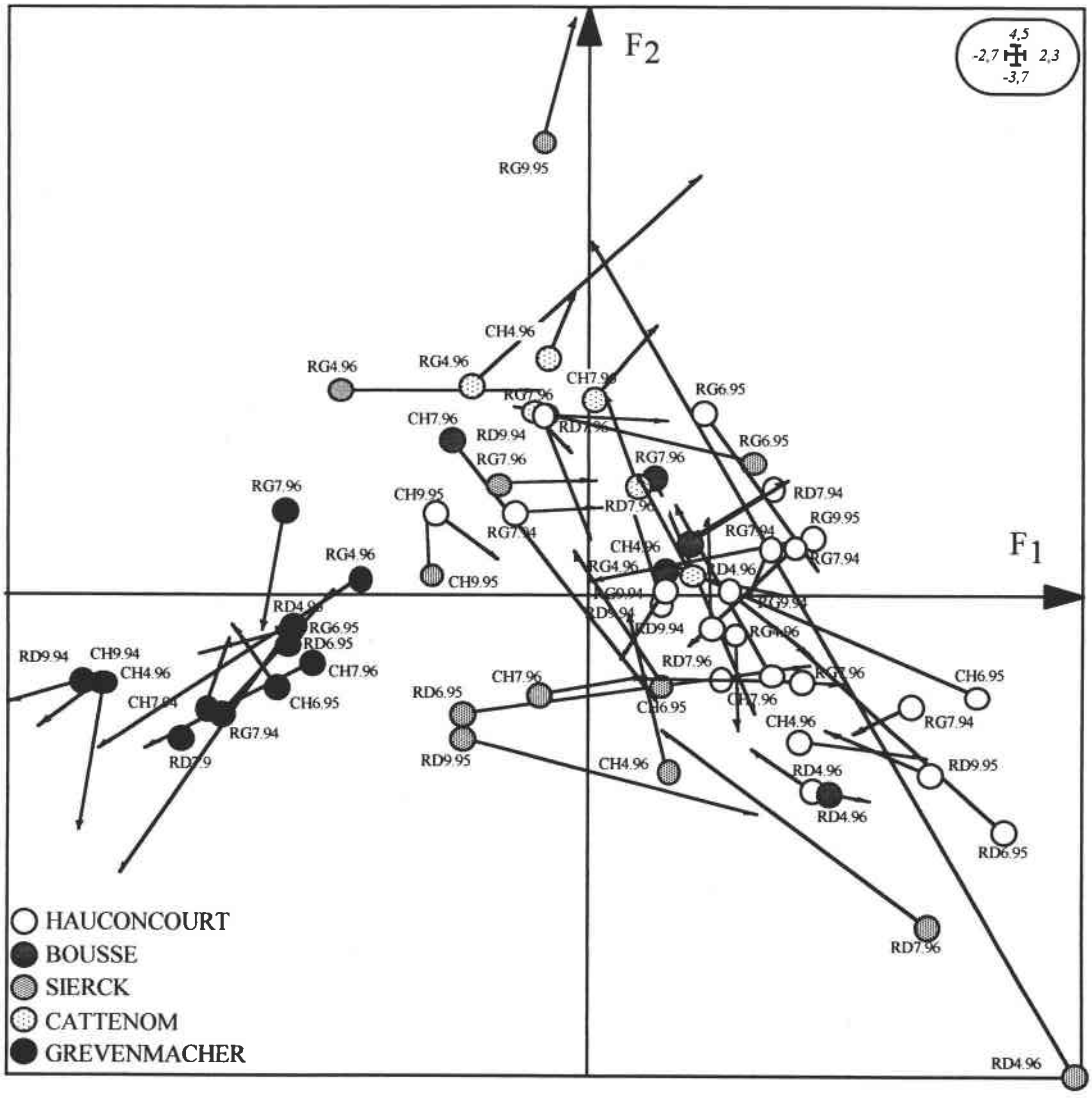


Figure 17 : Co-structure entre les données faunistiques et les données granulométriques des échantillons réalisés sur la Moselle entre 1994 et 1996 (5 stations en triplicat) établie par une analyse de co-inertie : organisation des relevés sur le premier plan factoriel, positionnés en fonction de la structure faunistique (cf. Bachmann & Usseglio-Polatera, 1999 pour la signification de la codification des points)

Ces résultats sont en accord avec les informations de la littérature qui définissent les sables fins comme preferendum de *C. fluminea* (Belanger *et al.*, 1985 ; McMahon, 1983).

En se basant sur les caractéristiques mésologiques des fonds de la rivière Neckar, Alf (1992) fait un rapprochement entre celles-ci et la présence plus ou moins abondante de *C. fluminalis*. Il observe ainsi que *C. fluminalis* occupe des substrats à dominance de sables grossiers, pauvres en matière organique.

Nos résultats montrent que *C. fluminea* **est plutôt inféodée à des substrats de fine granulométrie** alors que *C. fluminalis* **occupe des substrats à dominance de graviers moyen et grossier.**

Les préférences de *C. fluminea* pour les sédiments fins pourraient s'expliquer par le mode de nutrition particulier de cette espèce qui présente, outre la possibilité de se nourrir par filtration, la capacité de se nourrir de fins débris organiques prélevés directement dans les sédiments grâce à la présence d'une ciliature appropriée à la surface du pied qui permet l'acheminement des débris jusqu'aux branchies puis aux palpes labiaux de l'animal (Hakenkamp & Palmer, 1999 ; Way *et al.*, 1990). Aucune référence ne fait allusion à un type similaire d'alimentation chez *C. fluminalis*. Une étude histologique approfondie serait ainsi nécessaire pour statuer sur cette possibilité chez cette dernière espèce.

2.3. Evolution de la biomasse totale des taxons dominants en Moselle

A l'échelle des secteurs, nous pouvons globalement estimer l'importance relative des Bivalves sur les secteurs de la Moselle considérés (Bachmann & Usseglio-Polatera, 1999).

Sur le secteur Hauconcourt-Koenigsmacker, *Corbicula*, principalement *C. fluminalis*, et *D. polymorpha* représentent environ 80% de la biomasse totale, et ce quelque soit la saison considérée (**Tableau VII**). Si une augmentation de biomasse peut être observée entre le Printemps et l'Automne pour *D. polymorpha*, *Anodonta* et *Unio*, la biomasse de *Corbicula* diminue en Automne. Ceci tendrait donc à démontrer une diminution des effectifs du fait d'une mortalité relativement importante. Cette même remarque peut être faite sur le secteur 2.

Des études ont montré que les populations de *C. fluminea* pouvaient croître très rapidement mais qu'elles pouvaient présenter de fortes et brutales mortalités suite à la reproduction (Aldridge & Mc Mahon, 1978 ; McMahon & Williams, 1986). Des changements rapides de température ou des faibles concentrations en oxygène dissous expliquent aussi cette brusque mortalité (McMahon & Williams, 1986 ; Sickel, 1986). Ces constatations peuvent être mises en relation avec les problèmes de faibles concentrations en oxygène dissous relatées en période estivale dans la Moselle (Garnier *et al.*, 1995). Nous ne disposons d'aucune information sur la réponse de *C. fluminalis* face à de telles situations. Nous ne pouvons donc qu'émettre l'hypothèse de **l'existence d'un ou plusieurs de ces processus pouvant induire une rapide mortalité, non seulement pour *C. fluminea* mais aussi pour *C. fluminalis*.**

Tableau VII : Estimation des biomasses des taxons dominants (g Poids Sec.m^{-2}) et des biomasses relatives correspondantes (entre parenthèses) sur les trois secteurs définis en Moselle et pour trois saisons (P = printemps, E = été, A = automne). Le groupe des Oligochètes, Turbellariés et Achètes n'est pas présenté.

Secteur	Saison	*Prosobranchia*	*Corbicula*	*Dreissena*	*Anodonta*	*Unio*	*Crustacea*	*Insecta*
1	P	**1** (3%)	**13** (67%)	**3** (13%)	**0** (0%)	**2** (11%)	**0** (1%)	**0** (2%)
	E	**2** (2%)	**40** (52%)	**26** (34%)	**2** (3%)	**2** (2%)	**3** (3%)	**1** (1%)
	A	**1** (0%)	**23** (8%)	**180** (67%)	**49** (18%)	**14** (5%)	**2** (1%)	**0** (0%)
2	P	**3** (22%)	**2** (13%)	**4** (31%)	**0** (0%)	**0** (0%)	**0** (4%)	**1** (5%)
	E	**2** (5%)	**14** (27%)	**17** (34%)	**13** (25%)	**0** (0%)	**3** (5%)	**0** (1%)
	A	**1** (1%)	**8** (9%)	**75** (80%)	**6** (6%)	**0** (0%)	**2** (2%)	**0** (0%)
3	P	**1** (1%)	**0** (0%)	**50** (87%)	**0** (0%)	**0** (0%)	**6** (11%)	**0** (0%)
	E	**0** (1%)	**0** (1%)	**32** (62%)	**1** (1%)	**0** (0%)	**18** (34%)	**0** (1%)
	A	**0** (3%)	**0** (0%)	**11** (65%)	**0** (0%)	**0** (0%)	**5** (31%)	**0** (0%)

Le secteur 3 est principalement dominé par *D. polymorpha* et les Crustacés qui présentent ici les plus fortes biomasses comparativement aux autres secteurs. Il est à noter que cette biomasse est essentiellement due à la présence de *C. curvispinum* sur ce secteur alors que ce sont plutôt les Gammaridae qui sont responsables des biomasses observées sur le premier secteur.

C. curvispinum est fortement présent en été mais sa biomasse tend à diminuer en Automne. Cette évolution est conforme aux résultats de Paffen *et al.* (1994) qui observe une diminution de densité continue suite au développement massif de l'été.

Les calculs étant réalisés en tenant compte des biomasses observées à chaque saison sur la période des 3 années étudiées, la diminution de biomasse de *D. polymorpha* ne pourrait être expliquée que par une **réduction croissante de la biomasse d'année en année**.

1. DIFFERENCIATION SPECIFIQUE

1.1. Discrimination des espèces

1.1.1. Etude morphométrique : établissement des droites d'allométrie

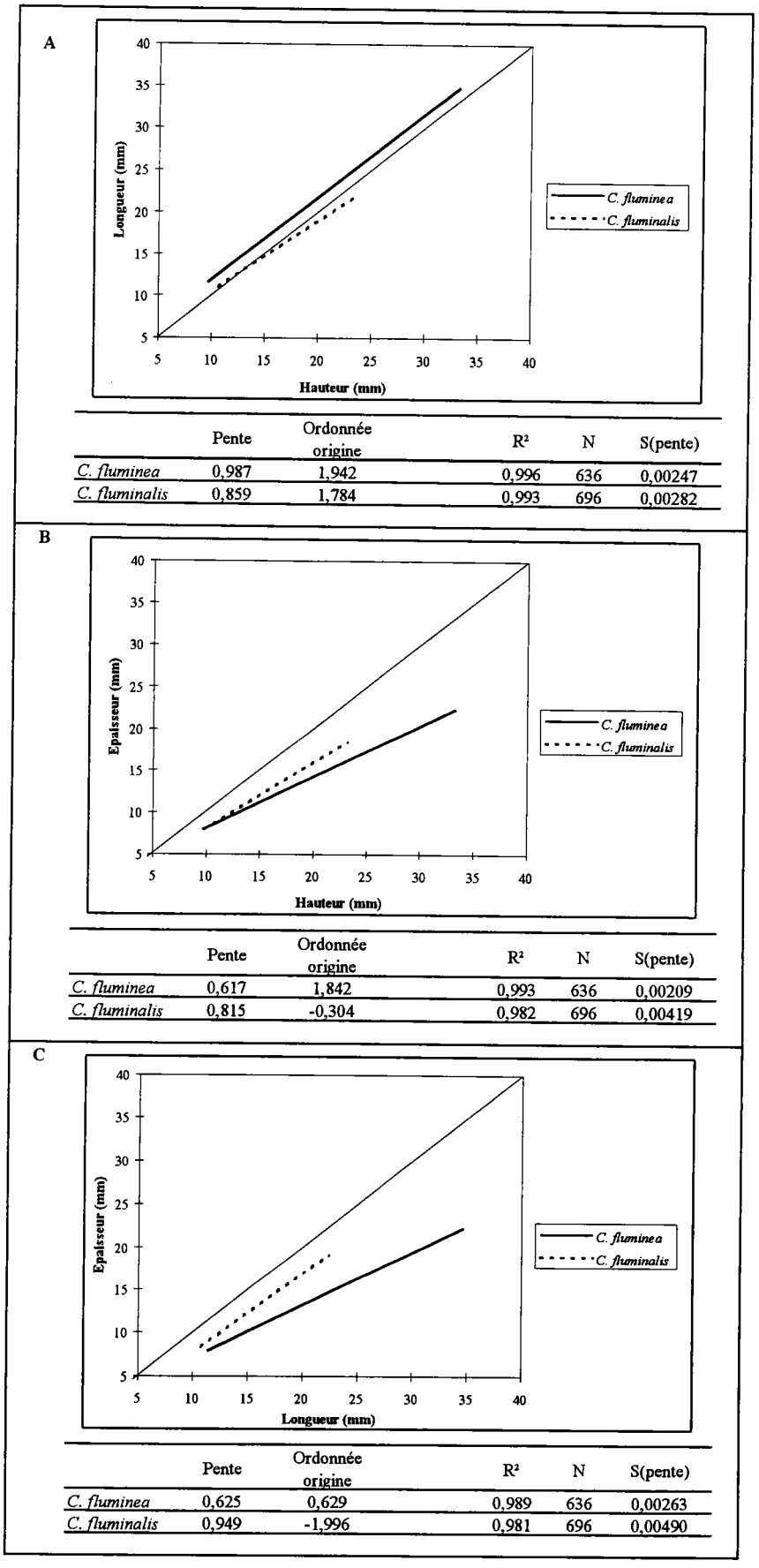
La plupart des auteurs ont tenté de séparer *C. fluminea* de *C. fluminalis* en se basant sur les striations de la coquille ou sur des rapports de dimension de coquille de manière qualitative (Alf, 1992) mais aucune étude quantitative concernant la comparaison des tailles de coquille entre les deux espèces n'est recensée. La seule prise en compte de critères qualitatifs a ainsi induit de nombreuses confusions. L'établissement de régressions entre les variables hauteur (H), longueur (E) et épaisseur (E) prises deux à deux devrait permettre de montrer (1) si l'accroissement de la coquille est identique selon les trois dimensions, et (2) si un rapport prenant en compte simplement deux dimensions peut permettre une bonne distinction entre les deux espèces.

Dans le cas où une variable x est contrôlée, l'utilisation d'une droite de régression de y en x est la seule possibilité d'étude de la forme de la relation entre les deux variables. Cependant, quand les deux variables sont aléatoires, rien ne justifie de choisir x plutôt que y comme variable explicative (Scherrer, 1984). Ainsi, dans le cas particulier de la recherche de relations entre des variables de même dimension comme H, L ou E de la coquille de *Corbicula*, l'utilisation des axes principaux réduits encore appelés droites de Tessier ou axes majeurs réduits semble préférable.

Cet axe correspond à la bissectrice des deux équations de régression pouvant être établies à partir de deux variables choisies (régression de y en x ou x en y) et présente l'avantage sur les droites de régression (1) d'être unique pour exprimer une relation biunivoque, et (2) d'avoir une pente indépendante du coefficient de corrélation.

Un test de comparaison des pentes de ces axes principaux réduits est réalisé afin de déterminer si la relation entre les variables prises deux à deux est identique pour les deux espèces. Jolicoeur (1991) émet des réserves sur ce type de comparaison. En effet, l'axe principal réduit a tendance à être déplacé vers la variable présentant les mesures les plus fortes (Jolicoeur, 1991). Ainsi cette comparaison ne peut se faire que si les grandeurs en x et en y sont comparables. Compte-tenu de nos données, nous admettons cette comparaison possible.

Les différentes relations d'allométrie H/L, H/E et L/E établies pour les deux espèces *C. fluminea* et *C. fluminalis* sont représentées sur la **Figure 18** [S(pente) est l'erreur type sur la pente].



	Pente	Ordonnée origine	R^2	N	S(pente)
C. fluminea	0,987	1,942	0,996	636	0,00247
C. fluminalis	0,859	1,784	0,993	696	0,00282

	Pente	Ordonnée origine	R^2	N	S(pente)
C. fluminea	0,617	1,842	0,993	636	0,00209
C. fluminalis	0,815	-0,304	0,982	696	0,00419

	Pente	Ordonnée origine	R^2	N	S(pente)
C. fluminea	0,625	0,629	0,989	636	0,00263
C. fluminalis	0,949	-1,996	0,981	696	0,00490

Figure 18 : Axes principaux réduits obtenus pour les différentes relations allométriques établies pour *C. fluminea* et *C. fluminalis* (A : H/L ; B : H/E ; C : L/E).

La comparaison des axes principaux à la diagonale du plan (cf. **Figure 18**) permet d'évaluer si l'espèce croît avec la même intensité selon toutes les dimensions de la coquille. C'est ici le cas pour *C. fluminea*, la droite H/L étant parallèle à la diagonale (**Figure 18A**).

Sur les **Figures 18B** et **18C**, on constate que L et H augmentent plus vite que E pour *C. fluminea* (éloignement par rapport à la diagonale). En revanche, pour *C. fluminalis*, la variation de taille serait globalement de même amplitude suivant toutes les dimensions de l'individu (**Figure 18**). Cette évolution différente de l'épaisseur de la coquille lors de la croissance chez les deux espèces induit une forme de coquille sphérique pour *C. fluminalis* et plus aplatie chez *C. fluminea*.

La forme aplatie de *C. fluminea* pourrait conférer à l'animal une meilleure capacité à l'enfouissement que *C. fluminalis*. Cette hypothèse est à mettre en relation avec les conclusions de notre étude des communautés benthiques (**chapitre I**) dans laquelle nous montrons que *C. fluminalis* ne serait pas uniquement inféodée aux sables fins.

Les résultats de la comparaison des pentes des axes principaux de chaque espèce montrent une différence significative pour toutes les relations testées (**Tableau VII**).

Tableau VII : Comparaison des axes principaux réduits de chaque espèce de *Corbicula*. H, L, E correspondent respectivement à la hauteur, la longueur et l'épaisseur de la coquille.

	Type de régression		
	H-L	H-E	L-E
***Corbicula fluminea* (N = 636)**			
b_1 (pente)	0,987	0,617	0,625
Sb_1 (erreur type sur la pente)	0,00247	0,00209	0,00263
r	0,998	0,996	0,994
R^2	0,996	0,993	0,989
***Corbicula fluminalis* (N = 696)**			
b_2 (pente)	0,859	0,815	0,949
Sb_2 (erreur type sur la pente)	0,00282	0,00419	0,00490
r	0,996	0,991	0,991
R^2	0,993	0,982	0,981
valeur du test Z sur les pentes b_1 et b_2	34,09*	-42,42*	-58,22*

* Différence significative (pour $p < 0,05$) = rejet de l'hypothèse H_0 ("les pentes des axes principaux sont égales")

Il apparaît donc que la forme de la coquille est significativement différente chez les deux espèces, et ce quelque soit le couple de dimensions considérées H, L ou E.

La différence la plus nette est obtenue pour les relations L/E. La différenciation des deux espèces pourrait ainsi être réalisée à partir de ces deux dimensions. Si cette différenciation apparaît d'autant plus fiable que l'animal est grand (divergence des droites), les individus de chaque espèce dont la longueur est proche de 8 - 10 mm (intersection des droites) ne pourraient cependant être séparés.

Il apparaît donc que la discrimination entre les deux espèces ne serait pas efficace dans toutes les classes de taille. La prise en compte de seulement deux dimensions ne suffit donc pas.

1.1.2. Analyse des données en Composantes Principales

Des mesures de hauteur (H), longueur (L) et épaisseur (E) de la coquille ont été effectuées sur des individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* répartis en 8 lots d'individus issus de différentes rivières françaises et européennes, soit 411 individus au total.

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été réalisée sur le tableau de données [3 variables H, L, E × 411 individus] et permet de visualiser la répartition des individus sur les deux premiers axes du plan $F_1 \times F_2$ (**Figure 19**).

Les poids factoriels des trois variables sur le premier axe F_1 sont largement positifs et approximativement égaux (**Tableau VIII**). Ceci indique que le premier axe reflète une mesure de la taille globale de la coquille des individus (Reyment *et al. in* Claxton *et al.*, 1998). Ainsi, cette composante explique près de 96% de la variance totale, indiquant que la majorité de la variance des données est due à la différence de taille des individus.

Les poids factoriels sur le deuxième facteur sont largement positif pour log(L), largement négatif pour log(E) et faiblement négatif pour log(L).

Tableau VIII : Poids factoriels des variables sur les deux premiers facteurs (F_1 et F_2) de l'ACP du tableau [3 variables (Hauteur, Largeur, Epaisseur de la coquille en mm après transformation logarithmique) × 411 individus de différents bassins hydrographiques]

	F_1	F_2
log(Hauteur)	0,997	-0,037
log(Longueur)	0,966	0,258
log(Epaisseur)	0,975	-0,217
% de variance totale	95,962	3,831

La différence de signe des poids factoriels indique que le deuxième axe reflète plutôt une mesure de la forme de la coquille. Ainsi, un individu avec de fortes valeurs d'épaisseur et de hauteur et une faible valeur de longueur aura un score largement négatif sur F_2 et inversement.

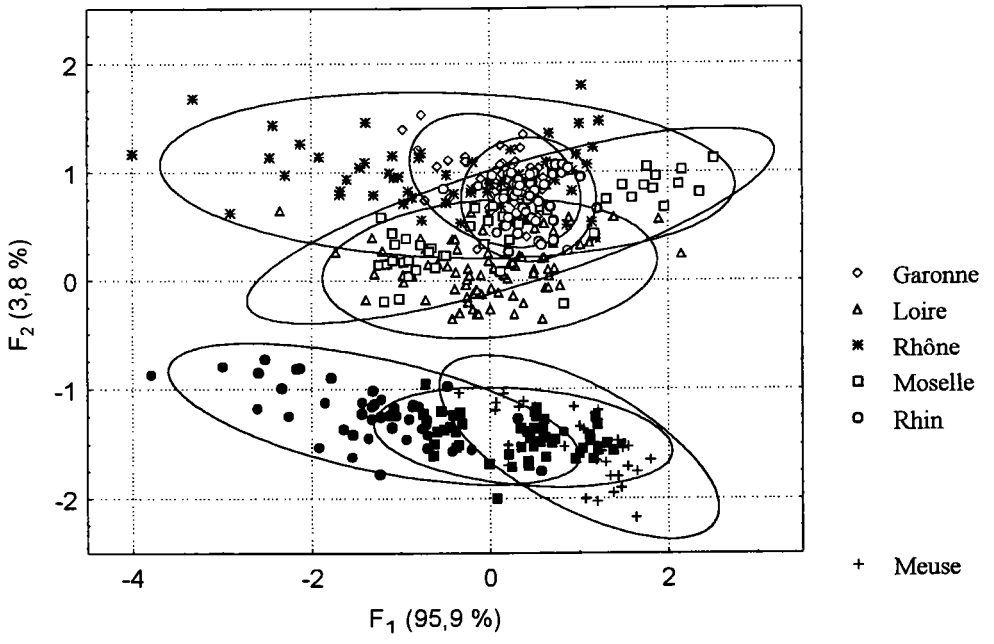


Figure 19 : Position des individus de *Corbicula* spp. sur le plan $F_1 \times F_2$ de l'ACP du tableau [3 variables (Hauteur, Largeur, Epaisseur de la coquille en mm après transformation logarithmique) × 411 individus de différents bassins hydrographiques]. La provenance des individus est indiquée par un figuré particulier (cf. texte pour les détails).

Le deuxième axe sépare deux groupes parmi tous les individus testés. La correspondance de chaque point sur le plan $F_1 \times F_2$ de l'analyse avec son origine géographique a été réalisé postérieurement à l'analyse pour plus de clarté (cf. **Figure 19**). Le premier groupe englobe la majorité des individus de chaque provenance exceptés ceux provenant de la Meuse. Le deuxième groupe comprend les individus de la Meuse, des individus du Rhin et de Moselle représentés par des figurés noircis.

Ainsi, le deuxième axe montre qu'une séparation des individus sur la forme de la coquille existe. *A posteriori*, les individus présents dans le deuxième groupe se ressemblent tous. Les individus séparés en deux groupes correspondent l'un l'autre aux deux formes de *Corbicula* que nous avons observé en Moselle, à savoir C. *fluminea* et *C. fluminalis*.

Une ellipse de confiance à 95% a été calculée *a posteriori* (Statsoft, 1995) et insérée sur le graphique (cf. **Figure 19**). Il n'existe aucun chevauchement des ellipses entre les groupes de *C. fluminalis* et *C. fluminea*, les deux groupes peuvent donc être considérés comme parfaitement distincts.

Une ACP intra-classes de taille pourrait être utilisée afin de supprimer l'effet taille qui représente ici la majeure partie de la variabilité observée et tenter de maximiser au contraire la proportion de variance expliquée sur l'axe F_2. Cependant, une analyse discriminante permet d'obtenir beaucoup plus rapidement un résultat similaire et plus efficace.

Dans le cas de deux groupes (2 lots d'individus par exemple), l'analyse discriminante peut s'appréhender comme (et elle est d'ailleurs similaire à) une régression multiple. L'analyse discriminante avec deux groupes a également été appelée Analyse discriminante linéaire de Fisher (Statsoft, 1995). Si nous codifions les deux groupes de l'analyse en leur attribuant respectivement la valeur 1 et 2, et que nous utilisons cette variable comme variable dépendante d'une régression multiple, nous obtiendrions des résultats similaires à ceux obtenus par l'Analyse Discriminante. D'une manière générale, dans le cas de deux groupes, nous ajustons une équation linéaire du type [Groupe $= a + b_1 *x_1 + b_2 *x_2 + ... + b_m *x_m$] où a est une constante et b_1 à b_m des coefficients de régression. L'interprétation des résultats d'un problème avec deux groupes est assez simple et suit fidèlement la logique de la régression multiple : les variables avec les coefficients de régression (standardisés) les plus forts sont ceux qui contribuent le plus à la prévision d'appartenance à un groupe.

A la différence de l'ACP, l'analyse discriminante impose d'émettre un avis *a priori* sur la distinction des deux groupes, ce qui correspond dans notre cas à prédire l'appartenance de chaque individu à l'une ou l'autre forme de *Corbicula* observée. Ainsi, l'analyse discriminante confirme (ou non) *a posteriori* notre *a priori*.

1.2. Recherche d'un outil objectif de détermination spécifique

1.2.1. Equation discriminante

Des prélèvements réalisés dans la Moselle ont permis de définir deux lots de 470 et 320 individus que nous identifions *a priori* comme *C. fluminalis* et *C. fluminea* compte-tenu des résultats de l'ACP.

L'analyse discriminante appliquée aux variables log(H), log(L) et log(E) donne les résultats synthétisés dans le **Tableau IX**.

La valeur du lambda de Wilks permet d'estimer la qualité de la discrimination. Cette valeur est comprise entre 0 et 1. Plus la valeur du lamda de Wilks est proche de 0, plus la discrimination est efficace.

Nous pouvons ainsi observer que **les trois variables participent toutes à la discrimination des 2 lots d'individus.**

De plus, ces résultats montrent que même si en ACP l'axe F_1 paraît le seul important (96% de variance expliquée), il est **nécessaire d'utiliser les 3 dimensions morphométriques pour discriminer correctement les 2 groupes.**

Tableau IX : Synthèse des caractéristiques statistiques de l'analyse discriminante réalisée sur les trois variables allométriques (Hauteur, Longueur, Epaisseur de la coquille en mm après transformation logarithmique) de deux groupes d'individus de *Corbicula* prélevés en Moselle et identifiés visuellement selon le type de striation de la coquille : *C. fluminalis* (N = 470) et *C. fluminea* (N = 320) (lambda de Wilks : 0,106 ; $F_{estimé(3,786)} = 2200,2$; $p < 10^{-3}$)

Variable du modèle	lambda de Wilks	F d'exclusion (1, 786)	Niveau p
log(Hauteur)	0,113	48,87	$< 10^{-3}$
log(Longueur)	0,350	1800,41	$< 10^{-3}$
log(Epaisseur)	0,185	583,48	$< 10^{-3}$

L'analyse discriminante fournie des fonctions de classification pour chaque lot considéré. Ces fonctions discriminent les deux lots d'individus autour d'une valeur arbitraire qui peut être considérée comme une variable qualitative (**Tableau X**), variable que nous dénommerons SP.

Tableau X : Synthèse des valeurs des fonctions de classification résultant de l'analyse discriminante réalisée sur la variable qualitative "espèce considérée" (SP) à partir des variables quantitatives (mesures allométriques de la coquille de 470 *C. fluminalis* et 320 *C. fluminea* prélevées en Moselle).

Individus considérés	log(Hauteur)	log(Longueur)	log(Epaisseur)	Constante
C. fluminalis	-427,3	1333,3	-726	-138,5
C. fluminea	-569,2	1826,3	-1020,5	-250,2

Il est donc possible à partir de ces équations de calculer une fonction de classification globale pour le genre *Corbicula*. Cette fonction est obtenue par soustraction de la première fonction à la deuxième. La fonction globale obtenue discrimine alors les individus autour de la valeur 0 (si SP < 0 : *C. fluminea* ; si SP > 0 : *C. fluminalis* ; avec H, L et E de la coquille en mm).

L'équation ainsi obtenue est la suivante :

SP = 141,9.log(Hauteur) – 493.log(Longueur) + 294,5.log(Epaisseur) + 111,6

1.2.2. Validation de l'efficacité de l'équation discriminante

L'efficacité de l'équation discriminante proposée pour séparer *C. fluminalis* de *C. fluminea* à partir des trois dimensions de la coquille a été testée sur 10 lots d'individus de *Corbicula* de provenance géographique différente (**Figure 20**).

Nous obtenons ainsi une efficacité de 100% pour les 501 individus testés.

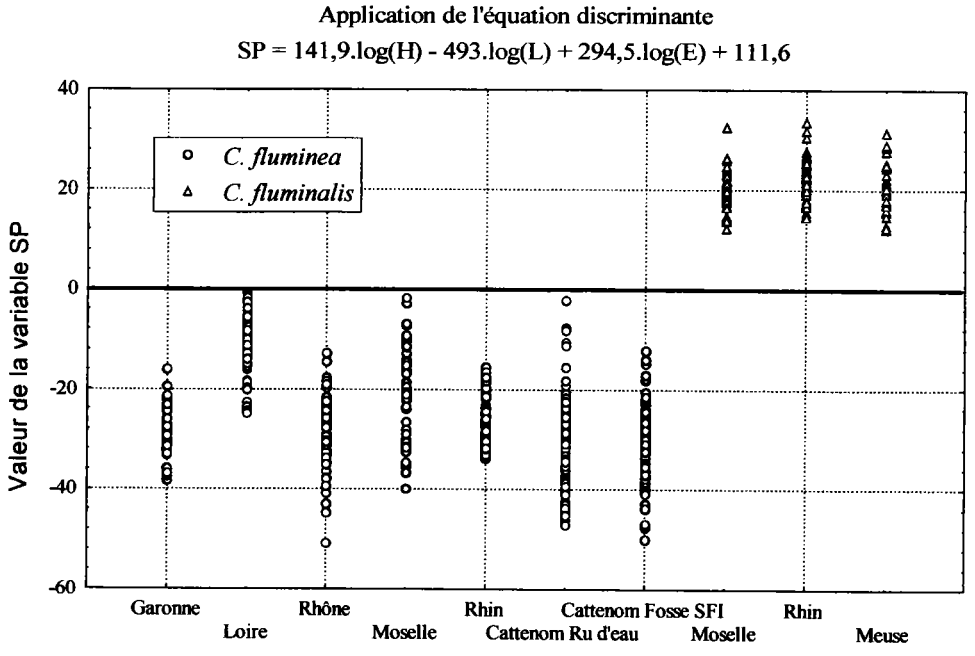


Figure 20 : Validation de l'efficacité de l'équation discriminante (SP) appliquée à des groupes d'individus de *Corbicula* de différents bassins hydrographiques.

Les valeurs résultant de la variable SP apparaissent plus dispersées pour les populations de *C. fluminea* que les populations de *C. fluminalis* (**Figure 20**). Il paraît donc intéressant de vérifier si une différence intra-spécifique peut être mise en évidence pour les populations de *C. fluminea*.

1.2.3. Analyse discriminante sur plusieurs groupes

L'analyse est réalisée uniquement sur les individus de *C. fluminea* de diverses origines, soit 7 lots différents. Le critère informatif défini *a priori* est donc ici l'origine géographique est non plus l'espèce.

Comme précédemment (paragraphe 1.2.2.), les caractéristiques de l'analyse montrent que les trois variables participent à la discrimination des lots d'individus (**Tableau XI**). Cependant il est à noter que la valeur du lambda de Wilks est ici environ deux fois plus élevée que précédemment (0,223 contre 0,106).

Tableau XI : Synthèse des caractéristiques statistiques de l'analyse discriminante réalisée sur les trois variables allométriques (Hauteur, Longueur, Epaisseur de la coquille en mm après transformation logarithmique) de sept groupes d'individus de *Corbicula fluminea* de différents bassins hydrographiques (ou localités pour les individus de Cattenom) (N = 376 individus au total) (lambda de Wilks : 0,223 ; $F_{estimé(18, 1038)} = 40,32$; $p < 10^{-3}$).

Variable du modèle	lambda de Wilks	F d'exclusion (6, 367)	Niveau p
log(Hauteur)	0,318	25,91	$< 10^{-3}$
log(Longueur)	0,714	134,34	$< 10^{-3}$
log(Epaisseur)	0,265	11,51	$< 10^{-3}$

La représentation graphique des scores des individus sur les deux premières racines de l'analyse discriminante ne montre à l'évidence aucune séparation entre les groupes (**Figure 21**).

Le tracé *a posteriori* des ellipses de confiance à 95% estimées séparément pour chaque lot d'individus de provenance différente **ne permet pas de conclure à une discrimination efficace des *C. fluminea* sur la base des trois grandeurs allométriques de la coquille.**

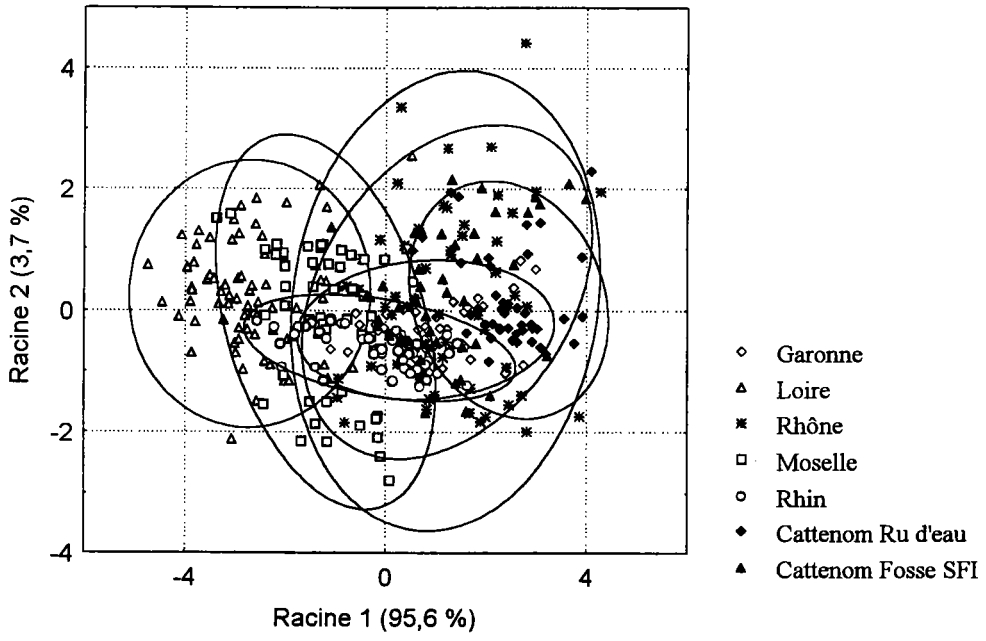


Figure 21 : Position des individus de *Corbicula fluminea* provenant de différents bassins hydrographiques (ou localités : ru d'eau et fosse de filtre rotatif SFI du système de prise d'eau brute du CNPE de Cattenom) sur les deux premières racines de l'analyse discriminante. Les points sont entourés par une ellipse de confiance à 95% estimée séparément pour chaque lot d'individus de provenance différente.

1.3. Analyse génétique de différentes populations de *Corbicula* et hypothèses sur les voies de colonisation dans divers systèmes fluviaux

Les résultats de nos analyses morphométriques des coquilles des individus de *Corbicula* issus de différentes populations nous ont conduit à les séparer en deux espèces distinctes *C. fluminalis* et *C. fluminea*. La seule prise en compte des résultats de ces analyses ne permet cependant pas de justifier l'utilisation du terme "espèce" employé. Des analyses génétiques basées sur la caractérisation d'une séquence du gène mitochondrial COI et de 20 systèmes enzymatiques d'individus de *Corbicula* de différentes populations de la Moselle (France) et du Rhin (Pays-Bas) **démontrent l'existence de deux espèces distinctes *C. fluminalis* et *C. fluminea* dans les deux cours d'eau**. Cependant, les résultats des analyses des séquences du gène mitochondrial COI des différentes populations de *C. fluminea* du Rhin, de la Moselle, de la Loire, de la Garonne et du Rhône montrent que la population du Rhône est différenciée des autres. Cette différenciation n'a pas été mise en évidence par notre étude des variables morphométriques.

Pour chaque espèce considérée séparément, l'absence de différence génétique significative, entre les individus des différentes populations européennes de *C. fluminea* (excepté pour la population du Rhône) et de *C. fluminalis* permet de supposer que ces espèces ont été introduites récemment dans les systèmes fluviaux européens étudiés vraisemblablement à partir du continent américain comme l'a suggéré Kinzelbach (1991). Il faut cependant rappeler que nous émettons une réserve sur l'espèce appelée *C. fluminalis* par cet auteur (cf. paragraphe 2.1. de notre analyse bibliographique). Nous avançons l'hypothèse qu'il pourrait s'agir dans ce cas de *Corbicula* sp. présente aux Etats-Unis et dont le statut taxonomique n'est toujours pas connu à l'heure actuelle.

Les hypothèses avancées permettant d'expliquer la singularité génétique de la population du Rhône seraient (1) qu'elle correspondrait à une population plus anciennement établie comparativement aux différentes populations de *C. fluminea* étudiées, ou (2) que la population du Rhône aurait une origine eurasienne, des individus ayant pu être amenés dans le fleuve grâce au trafic maritime via la Méditerranée.

➡ **Renard E., Bachmann V., Cariou M.L. & Moreteau J.C.. Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) suggest the presence of three taxa in French rivers. Mol. Ecol. (sous presse).**

Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidea) suggest the presence of three taxa in French rivers.

Renard E. ✳, Bachmann V. ✣, Cariou M.L. ✳, Moreteau J.C ✣.

Equal contributions of the two first authors

✳ UPR 9034 - Populations, Génétique et Evolution, CNRS, batiment 13, avenue de la terrasse, 91198 Gif sur Yvette cedex - France

✣ UPRES - Ecotoxicité, Biodiversité et Santé Environnementale, Démoécologie, UFR Sciences Fondamentales et Appliquées, Université de Metz, Campus Bridoux, Avenue du Général Delestraint, 57070 Metz - France

key words: asiatic clam, morphometry, mitochondrial DNA, isozymes, cryptic species, invasive species

Running title: Differentiation of asiatic clams in Europe

corresponding author:

Jean-Claude Moreteau

UPRES - Ecotoxicité, Biodiversité et Santé Environnementale, Démoécologie. UFR Sciences Fondamentales et Appliquées, Université de Metz, Campus Bridoux. Avenue du Général Delestraint 57070 Metz - France

Tel: +33 (0)3 87 37 84 02; e-mail: moreteau@sciences.univ-metz.fr

Abstract

Asiatic Clams are common in brackish and fresh water in Asia. They were introduced into North America in 1924 and have now spread throughout the continent. They were reported in Europe much more recently, during the last two decades, but the number of species here is uncertain. Populations of *Corbicula* from France and the Netherlands were analysed morphologically and genetically to quantify the degree of species and/or population differentiation. The morphological and genetic data, based on allozymes and mitochondrial sequences, were in full agreement. They indicate that there are two distinct species, identified as *C. fluminalis* and *C. fluminea*, in the two countries. Analyses of the mitochondrial COI gene revealed an unexpectedly divergent population of *Corbicula* in the Rhône. All these individuals were morphologically identified as *C. fluminea*, but had a COI sequence different from the two previous species. This population may therefore be a more ancient population, or a distinct species introduced *via* a different colonization route.

Introduction

The introduction of foreign species can cause major ecological problems. The new species may become invasive, and many have proved to be detrimental to the native faunas and become a great economic problem. It is therefore necessary to understand the ecological, biogeographical and evolutionary relationships of such species. Aquatic species can be efficiently dispersed by humans either voluntarily (for food or by aquariophyllists) or involuntarily by mean of ballast waters (Carlton & Geller 1993). The invasion of rivers and estuaries by foreign molluscs such as *Dreissena*, *Corbicula* and *Melanoïdes* is also clearly linked to human activity (Mouthon 1981; Britton & Morton 1982; Bij de Vaate & Greijdanus-Klaas 1990; Bij de Vaate 1991; Haesloop 1992; Dermott & Munawar 1993; Cataldo & Botovskoy 1999; Samadi *et al* 1998).

The present study focuses on clams of the genus *Corbicula* which are considered to be native to Asia (McMahon 1983). Several species have been identified from their morphology but there have been few genetic studies and their phylogenetic relationships are unknown. *C. fluminalis* (described by Müller in 1774) extended to Europe during the Pleistocene but disappeared from this area until the 1980's. The species was recently introduced and is now present in several western European countries (France, the Netherlands, Germany) (Alf 1992; Bachmann & Usseglio-Polatera 1999). *C. fluminea* Müller is another Asiatic species that was recently introduced into Europe (Bij de Vaate & Greijdanus-Klaas 1990; Bij de Vaate 1991). It differs from *C. fluminalis* in its shell characteristics (Morton 1982), environmental preferences and physiology (McMahon 1983). However, Haesloop (1992) stated that additional criteria are needed to identify individuals and to overcome taxonomic inconsistencies. The literature refers to other species : *C. fluviatilis* Müller (1774), *C. manilensis* Philippi (1841), *C. consolida* Caillaud (1823), *C. leana* Prime 1864 (Adamkewicz *et al.* 1997; Komaru *et al.*1998), *C. japonica* Prime (Baba *et al.* 1999), *C. sandai* (Mouthon 1981). Some of these taxa are probably invalid and may be morphotypes of *C. fluminea* or *C. fluminalis* (Britton & Morton 1986; Morton 1987; Kinzelbach 1991). There is a growing interest in *Corbicula* in Europe because of their rapid spread since 1980 and their high density populations. Typical densities range from a few individuals to 160 individuals.m^{-2} (Haesloop 1992), but under particularly favourable conditions there may be more than 10,000 individuals.m^{-2} (Britton & Morton 1982 ; Cataldo & Boltovskoy, 1999). They cause damage to industrial and nuclear cooling plants, where they find better living conditions (McMahon 1983), and they probably compete with native species.

The development of diagnostic genetic markers allowing rapid discrimination of species is a first step in tracking the invasion history of European *Corbicula* species. To clarify the systematics of this genus, morphology, on which systematics usually relies, was contrasted to allozymes and COI gene sequencing for several populations. The goals were to know i) how many species do occur in France, ii) are they sympatric or not, and iii) are they differentiated ?

Materials and methods

Field sampling

Samples of *Corbicula* were collected randomly from six rivers in France and the Netherlands (Table 1). Two forms of *Corbicula* were visually identified by their shell characteristics (Britton & Morton 1986; Morton 1987; Bij de Vaate & Greijdanus-Klaas 1990; Haesloop 1992): *Corbicula fluminalis* (thick-shelled and with closely spaced ridges) and *Corbicula fluminea* (thin-shelled with fewer ridges). The two forms were collected sympatrically in the Moselle (Argancy, France) and the Rhine (Dordrecht, The Netherlands). Only one form was collected in the other rivers: *C. fluminalis* in Meuse (km 252, The Netherlands); and *C. fluminea* in Garonne (Golfech), Loire (Nantes) and Rhône (Jonage) rivers. The animals were collected by wading or dug out with a shovel and cleaned using a sieve box with 1-mm mesh. All the individuals collected were placed immediately on ice for transportation.

Table 1. Origin and sample sizes of the putative *Corbicula fluminea* and *C. fluminalis* populations studied. * The two forms were collected sympatrically at Argancy (Moselle) and Dordrecht (Rhine).

		Number of individuals studied			
	origin	Morphometry	Allozymes	COI sequencing	Genbank Access n°
C. fluminalis	Moselle (France)	50	25*	3	AF269098
	Rhine (the Netherlands)	45	20*	8	AF269097
	Meuse (the Netherlands)	30	-	6	AF269096
C. fluminea	Moselle (France)	49	17*	9	AF269090
	Rhine (the Netherlands)	52	20*	5	AF269091
	Garonne (France)	50	-	6	AF269092
	Loire (France)	77	-	5	AF269093
					AF269094
	Rhône (France)	58	-	5	AF269095

Morphological analyses

Three morphometric variables were measured: shell length (SL), the greatest anteroposterior dimension; shell height (SH), the maximal dorsoventral dimension of the shell taken at the umbo and shell width (SW), the maximal width of the articulated paired valves (Britton & Morton 1982). Measurements were made with digital calipers (ABSOLUTE Digimatic Caliper/Mitutoyo (UK) Ltd - accuracy of 1/50–mm). Discriminant analyses were carried out using the Log-transformed table of morphometric variables (SL, SH, SW) and conducted on groups defined *a priori* both by the form type and the geographical origin. All calculations were done, and graphics prepared using STATISTICA software (Statsoft 1995).

We first analysed the shell morphology of the putative *C. fluminea* and *C. fluminalis* of different populations (number and origin of individuals in table 1). Within-species variability was also analysed from populations of *C. fluminea*. In the two cases, scores from root 1 were plotted against those from root 2, each point was identified distinctly depending on the type and the geographical origin of the corresponding individual. The mean scores of the three roots were calculated for each *Corbicula* population. The ellipse option in STATISTICA was used to estimate 95% confidence ellipses for the principal root scores of each population in order to visualize the overlap of population morphological characteristics. A cluster analysis (Ward's method based on Euclidean distances, 1963) of the mean scores was used to obtain a joining tree of the various populations.

Enzyme electrophoresis

Populations of the two putative species from the Moselle and the Rhine as well as five individuals from the Rhône were tested for allozymes (table 1). Homogeneized samples of fresh or frozen individuals were electrophoresed (Cariou *et al.* 1988). Twenty enzyme systems were analysed, no activity was detected for *α-Gpdh* and 28 loci were scored :*Gdh, G-6-pdh, Idh, Acph, 6-Pgd, Hk-1, Hk-2, Ca-1, Ca-2, Ca-3, Est-1, Est-2, Est-3, Estp-1, Estp-2, Estp-3, Sdh, Sod-1, sod-2, Lap, Got-1, Got-2, Mdh , Xdh, Pgi, Pgm, Me* and *Fum.*

DNA sequencing and analysis

DNA was extracted from the adductor muscles of individual specimens (fresh, frozen or preserved in absolute alcohol), using a protocol adapted from Jobes *et al.* (1995). PCR were run using the primers LCOI490 and HCO2198 (Folmer *et al.*,1994), that gave a 710bp fragment of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene (COI). The PCR products were purified with the QIAquick PCR purification kit (Qiagen) and directly sequenced with each of the same primers on an automated device (ABI 373-A, Applied Biosystems). Sequences were visualized and manually aligned using SEQAPP software (Gilbert 1992). Comparisons were based on a reliable 562bp fragment in frame.

Trees were constructed using PAUP 3.1.1 (minimal tree of heuristic search with unweighted

characters) (Swofford 1993), CLUSTALW1.7 (using Kimura-2-parameter distance) (Thomson *et al.* 1994) and PUZZLE 4.0.1 (Quartet puzzling with Tamura and Nei's model of evolution and other parameters automatically estimated from the dataset) (Strimmer 1999) software packages for parsimony, neighbor-joining and maximum-likelihood construction methods. Bootstrap values were obtained from 1000 replicates. Published sequences for other molluscs (Baldwin *et al.* 1996) were used as an outgroup. Representative sequences are available on Genbank database (accession numbers in table 1).

Results

Morphometric characters

The discriminant analysis gave some optimal combinations of the variables (SL, SH and SW) for the eight populations of *Corbicula* and the first function (root 1) provided the best overall discrimination between groups (Wilks' lambda: 0.031; approximate $F(21,1152)=128.17$; $p<10^{3}$). The pooled within-groups correlations of variables with the respective discriminant (canonical) functions might be considered as the factor loadings of the respective variables on the discriminant functions (Statsoft 1995). The first canonical root (root 1) was positively correlated with SL, and negatively correlated with SW and to a lesser extent with SH. The unequal signs of the correlation values of the three variables with root 1 indicate that it is a measure of shell shape. The first discriminant function extracted 94.9% of the variance associated with shell shape. In contrast, the three variables (SL, SH and SW) were nearly equally positively correlated with the second canonical root (root 2), indicating that the second discriminant function is a measure of the overall size of the shell. The discriminant functions are orthogonal (Statsoft 1995), thus, the measures of shell shape (root1) are independent of shell size (on root 2). The second discriminant function therefore defined the within-group variation in shell size and allowed this effect to be neglected in the first discriminant function. This means that the first function is powerful tool to distinguish *C. fluminea* from *C. fluminalis,* whatever the size of individuals. There was no overlap of 95% confidence ellipses of the two forms whatever their geographical origin. For example, a *Corbicula* with a high SL value but with small values of SW and SH would have a high score on root 1, and hence could be assigned to *C. fluminea* (Fig. 1).

This result was supported by a variance analysis of the pooled scores of each form plotted on root1. There was a highly significant difference (ANOVA, $F(1,409)= 2149.83$; $p<10^{-3}$). The cluster analysis also confirmed the clear distinction between *C. fluminea* and *C. fluminalis* (Fig. 3; linkage distance=25.34). It also accurately extended previous morphological reports that the shell length/shell width ratio was generally larger for *C. fluminea* than for *C. fluminalis* (Alf 1992; Britton & Morton 1986).

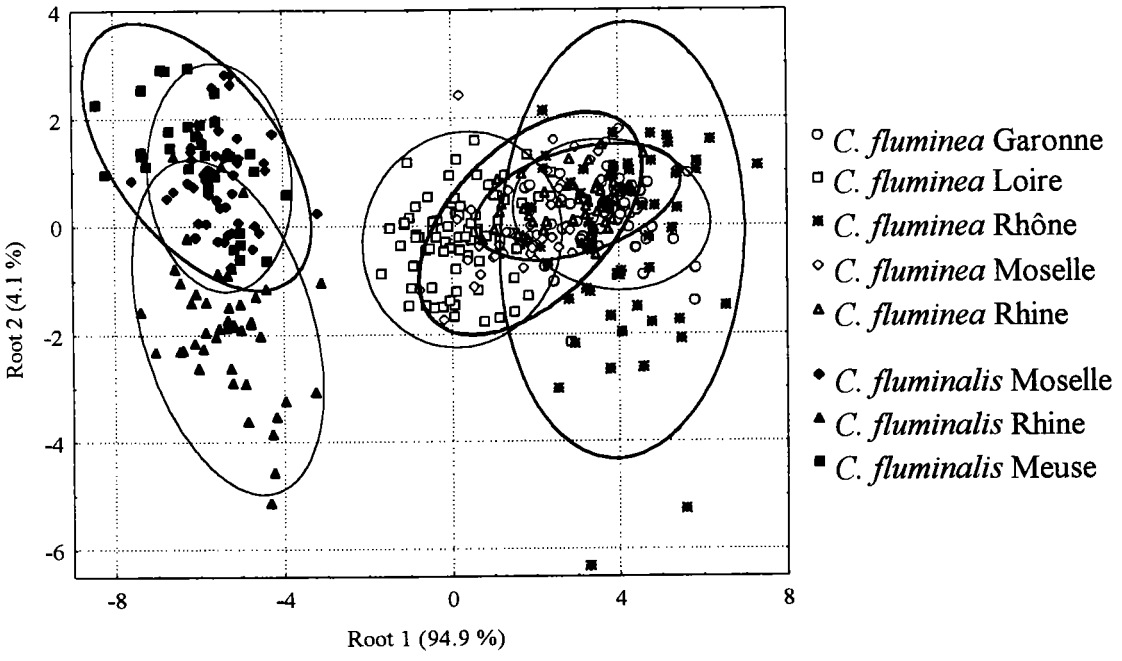


Fig. 1. Relationship between scores on Root1 and Root 2 for the discriminant analysis for shell measurements of European *Corbicula*. Ellipses encompass 95% confidence limits for each population.

The scores of *C. fluminalis* populations on root 1 were less widely scattered than those of *C. fluminea* populations suggesting that *C. fluminea* is more variable in shape than *C. fluminalis*. In spite of this greater variability of *C. fluminea*, a similar discriminant analysis revealed no significant differences in shell shape among populations. This morphometric study confirmed the separation of *Corbicula* into two distinct groups based on the shell ridges or on shell shape.

Enzyme polymorphism

Samples of the two morphotypes from Moselle and Rhine, where they are sympatric, were screened for the 20 enzyme activities. Sixteen of the 28 loci were similarly monomorphic in the two forms, and twelve loci were variable (43%) over all populations. A maximum of three alleles were detected (*Xdh* locus). Five loci appeared to be diagnostic (Table 2) and distinguish *C. fluminalis* from *C. fluminea*. The absence of any individual with a hybrid pattern provided strong evidence that there is no genetic exchange between the two sympatric forms. The few individuals available from the Rhône population of *C. fluminea* revealed distinct alleles at several loci indicating significant genetic differentiation (Table 2). The proportions of polymorphic loci (P=7-14%) and heterozygosity (H=0.02-0.06) in each putative species, were very low.

Table 2. Allele frequencies at variable enzyme loci of Moselle (France) and Rhine (Netherlands) populations of *C. fluminea* and *C. fluminalis*. Alleles at each locus are identified by their relative mobility, the value 100 being attributed arbitrarily to the more common allele of *C. fluminalis*. *indicates the diagnostic loci between the two putative species. For the 5 individuals analysed from the *C. fluminea* Rhône population, only alleles detected (+) or absent (-) are indicated.

locus	alleles	*C. fluminalis*		*C. fluminea*		
		Moselle	Rhin	Moselle	Rhin	Rhône
Hk-2 *	98	0	0	1	1	+
	100	1	1	0	0	-
*Ca-1**	96	0	0	1	1	-
	98	0	0	0	0	+
	100	1	1	0	0	-
Ca-3	96	0	0	0	0	+
	100	1	.600	0	0	-
	102	0	.400	1	1	-
Est-1	97	0	0	.429		-
	100	1	1	.571		+
Est-2 *	94	0	0	0	0	+
	97	0	0	.143		-
	98	0	0	.857		-
	100	1	1	0		-
Est-3 *	100	1	1	0	0	-
	101	0	0	1	1	+
Estp-3 *	100	1	1	0	0	
	102	0	0	1	1	
Sod-2	100	.950	.600		1	
	102	.050	.400		0	
Me	100	.725	.750	1	.825	
	102	.275	.250	0	.175	
Pgi	100	1	.850		.600	+
	103	0	.150		.400	-
Xdh	99	.063	0	0		-
	100	.906	1	1		+
	101	.031	0	0		-
6-Pgd	100	1		1		-
	107	0		0		+

Comparisons of COI sequences

The mitochondrial sequences of the gene COI were highly conserved and the 562 nucleotides sequenced for the European *Corbicula* were easily aligned to the sequence from the American *C. fluminea* (Baldwin *et al* 1996). Sequences comparisons revealed 22 variable sites most of which were transitions (20-21 against 1-2 transversions) distributed throughout the entire region sequenced (Table 3). Five haplotypes were resolved differing by one point mutation (0.2% divergence) to 16 (2.8% divergence). Haplotypes V and I-II-III, corresponded respectively to the two putative species *Corbicula fluminalis* and *C. fluminea* (Table 3). These two major haplotype groups had fixed differences, and 14 diagnostic substitutions distinguished *C. fluminea* from *C. fluminalis*. The Kimura 2-parameters distance between them was low (d=0.025).

Table 3. Variable sites in partial CO1 sequences of *Corbicula* from each location. *C. fluminea* from USA (Baldwin 1996) was used for comparison. Positions were numbered according to *Drosophila yakuba* CO1 gene (Clary & Wolstenholme 1985). Of the 48 sequences analyzed, five haplotypes were resolved (identified by roman numbers into brackets).

variable sequence positions	1 5 7 4	1 6 0 9	1 6 2 5	1 6 6 9	1 6 7 8	1 6 9 0	1 7 5 6	1 8 0 4	1 8 1 3	1 8 3 3	1 8 6 4	1 9 1 2	1 9 6 6	1 9 9 0	1 9 9 3	1 9 9 9	2 0 0 5	2 0 7 1	2 0 7 4	2 0 8 0	2 0 9 5	2 1 0 3
C.fluminea Moselle (I)	G	T	C	T	G	A	G	G	A	C	C	C	C	A	T	A	C	A	A	G	A	A
C.fluminea Rhin (I)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
C.fluminea Garonne (I)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
C.fluminea Loire (I)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
C.fluminea Loire (II)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C
C.fluminea USA (III)	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
C.fluminea Rhône (IV)	A	C	T	.	A	G	A	A	G	.	T	T	.	G	G	G	T	G	.	.	G	.
C.fluminalis Meuse (V)	A	C	.	.	.	G	.	.	G	T	T	T	T	.	A	G	.	G	G	A	G	.
C.fluminalis Rhin (V)	A	C	.	.	.	G	.	.	G	T	T	T	T	.	A	G	.	G	G	A	G	.
C.fluminalis Moselle (V)	A	C	.	.	.	G	.	.	G	T	T	T	T	.	A	G	.	G	G	A	G	.

There were very few or no variations within each species. All the *C. fluminalis* individuals from the three locations had the same COI sequence. In contrast, the *Corbicula* population from the Rhône, morphologically identified as *C. fluminea,* harboured very different sequences (haplotype IV) from the other populations (Table 3). These individuals had diagnostic nucleotide sites that distinguished them from all the other populations of both *C. fluminalis* (11 substitutions) and *C. fluminea (*16-17 substitutions) of which seven are unique. The population from the Rhône was nearly as differentiated from *C. fluminea* (d=0.029) as it was from *C. fluminalis* (d=0.020).

RFLP analysis showed that pairs of specimens of *C. fluminea, C. fluminalis* and the population from the Rhône could be distinguished by simple digestion of PCR products with a one-site restriction enzyme. *Sac* I was used to discriminate between the three haplotype groups, providing a 710bp-fragment for the Rhône population, and two fragments of different lengths for each of the two putative species, *C. fluminalis* (100bp/600bp fragments) and *C. fluminea* (200bp/500 bp fragments). Such tests are suitable for the rapid identification of *Corbicula* on both adults and larvae and are useful tools for control biology as suggested by Olson *et al.* 1991; Baldwin *et al.*1996 and Stiepen *et al.* 1999.

Phylogenetic trees constructed with three distinct methods gave very similar topologies. The neighbor-joining tree (Fig. 2) demonstrated relationships among outgroup taxa similar to those based on COI (Baldwin *et al.* 1996) and 16S rDNA sequences (Stepien *et al.* 1999). The *Corbicula* lineage was clearly differentiated from all the other taxa and three lineages supported by maximum bootstrap values were evidenced within the *Corbicula* genus (Fig. 3). However, the relative position of the

three *Corbicula* taxa is less supported (bootstrap value 61%), indicating that their relationships remain uncertain.

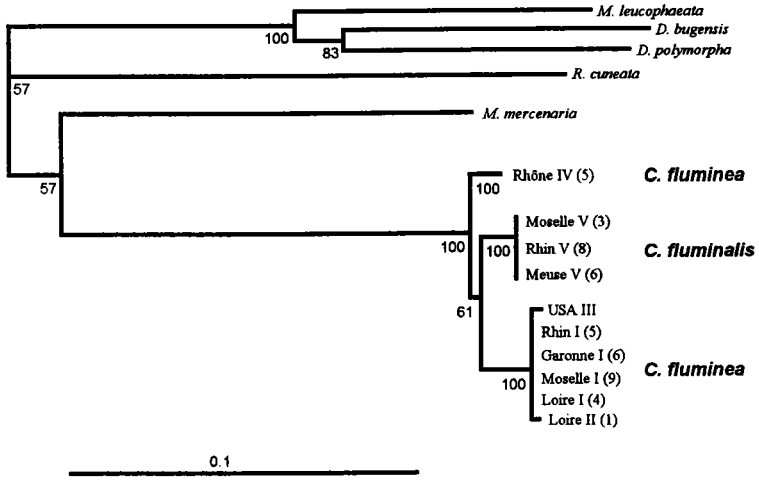


Fig. 2. Neighbour-joining tree based on a 562bp fragment of the mitochondrial gene CO1 from populations of *Corbicula* from France and the Netherlands. One sequence of *C. fluminea* from USA (Baldwin *et al.* 1996) was included (Haplotype III) and sequences of *Mytilopsis leucophaeata*, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, *Rangia cuneata* and *Mercenaria mercenaria* (Baldwin *et al.* 1996) were used as outgroups. Numbers at the nodes indicate the confidence level of each node estimated by 1000 bootstrap replicates. Roman numbers close to river names refer to the different haplotypes (see Table 3). Numbers in brackets indicate the number of individuals having the corresponding haplotype in each location.

Discussion

Two genetically different species of Corbicula in French rivers

Shell characteristics are generally used to separate species of molluscs, but such features may be inconclusive for closely related species: individuals of the same species can have very different shells because of high plasticity (Mitton 1977; Morton 1987) and sensitivity to the environment (Belanger 1991; Stites *et al.*1995). On the other hand, morphologically similar types may belong to different species. The high degree of shell polymorphism of the genus *Corbicula* greatly contributed to the description of many *Corbicula* species. This number was later reduced to two main species: *C. fluminalis* and *C. fluminea* (Britton & Morton 1986; Morton 1987). The eight *Corbicula* populations used in this study are unambiguously separated into two main morphological groups corresponding to *C. fluminalis* and *C. fluminea* on the basis of the three morphometric dimensions of the shell, whatever their geographic origin. The enzyme data indicate significant genetic differences between *Corbicula fluminalis* and *C. fluminea* by the occurrence of alternative fixed alleles, which are diagnostic, at several loci. In addition, the COI sequences indicate two distinct

haplotypes, haplotype I corresponding to *C. fluminea* (population from the Rhône excepted) and haplotype V to *C. fluminalis*. The two taxa have differentiated gene pools, even in sympatry. There is no absolute measure of the genetic differences that separate species, however, the good agreement between the three assays used indicates that *Corbicula fluminalis* and *C. fluminea* are distinct species with clearly different features (Fig. 3). Both are present in France and the Netherlands.

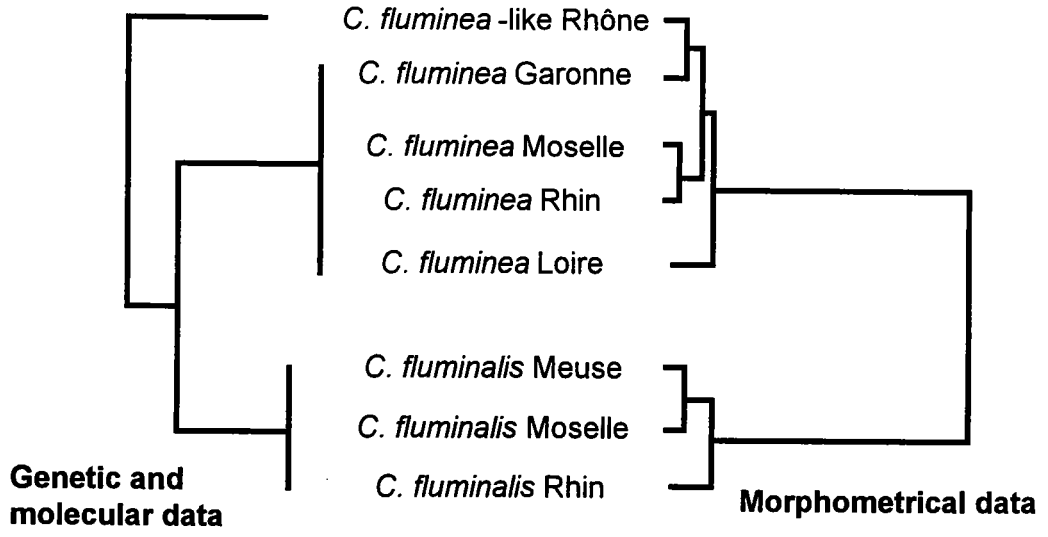


Fig. 3. Diagram illustrating the relationships among *Corbicula* species. Both topologies indicate significant differentiation for morphometry, nuclear and mitochondrial genomes of *C. fluminea* and *C. fluminalis*. The *C. fluminea-like* population from the Rhône is as much genetically differentiated as the two other species, but morphologically, it falls in the range of variation of *C. fluminea*.

The small differences in their mitochondrial DNA suggest that the two *Corbicula* species diverged recently. The rate of mitochondrial evolution varies considerably among molluscs (Hoeh *et al.* 1996) and between mitochondrial genes, COI evolving more slowly than does the whole mtDNA (Pesole *et al.* 1999). Using the rate of 0.6% per Myrs estimated for COI sequence by Baldwin *et al.* (1996), *C. fluminalis* and *C. fluminea* would have split about 4 - 5 Myrs ago, that is around the Plio-Pleistocene.

Variation and differentiation of Corbicula populations in Europe

There is little variation between populations of a given species. Allozyme polymorphism is low in both species. Although a reduction of variability is found in many invading species due to founder effect, the similar low degrees of genetic variation reported for *C. fluminea* populations from Hong-Kong (Morton 1987) suggest that this might be a species characteristic. This may be attributed to either inbreeding or self fertilization of hermaphrodites (Hillis & Patton 1982; Morton 1987; Tsoi *et al.* 1991). These figures contrast with those given for other bivalves as *Mytilidae* (Koehn *et al.* 1976 ; Mc Donald & Koehn 1991) and *Ostreidae* (Buroker *et al.* 1979, Saavedra *et al.* 1993) which are all higher (P=18.2 to 100%, H=0.067 to 0.64).

There is no variation in mitochondrial DNA in *C. fluminalis* and it is very limited in *C. fluminea* (population from the Rhône excluded): only two rare additional haplotypes derived directly from the predominant haplotype I *via* two mutation sites: haplotype II from Nantes (France) and haplotype III from the Delaware River in New Jersey (USA) (M. B. Black, pers. comm.) are observed. The small differences in shell shape and size among populations of each species are better explained by the effect of environmental factors and shell plasticity, as in *C. fluminea* populations from the USA (Morton 1987) and Hong-Kong (Tsoi *et al.* 1991) and in other bivalves like Dreissenids (Pathy & Mackie 1993; Rosenberg & Ludyanskiy, 1994). The lack of significant between-population genetic differences among the western European drainages is consistent with a recent introduction of *Corbicula fluminalis* and *C. fluminea.* The great similarity between *C. fluminea* COI sequences from Europe and USA (only one substitution) does not contradict the generally accepted view of their introduction from the south of North America *via* maritime traffic, as suggested by Kinzelbach (1991), but it does not bring strong support to it neither. More variable molecular markers would be needed to trace such a short time scale colonisation.

A third cryptic species ?

The lack of significant variation among populations of both *Corbicula fluminalis* and *C. fluminea* makes the existence of the molecularly divergent *C. fluminea*-like individuals from the Rhône most surprising. This population is morphometrically indistinguishable from all the other populations of *C. fluminea*, although it is slightly more variable. It is as much differentiated from *C. fluminalis* and *C. fluminea* as these two species are from each other, in terms of COI sequences and allozymes (Fig. 3). This unexpected result has led us to consider alternative hypotheses. These individuals are unlikely to be hybrids because (i) there is no published evidence, and we have found none, of hybridization between the two species, even in sympatry as at Argancy (France) and Dordrecht (The Netherlands). (ii) As far as we know, only one type of *Corbicula* is found in the Rhône, recognized as *C. fluminea* (Khalanski 1997). The 58 individuals of our sample were all unambiguously assigned to *C. fluminea* on the basis of their morphometry. No individual with an intermediate shape, as might be expected if there were hybridization, was detected. (iii) they have seven unique nucleotide sites distinguishing them from the other species. (iiii) they have differentiated gene pool compared with the other species, unique alleles are present at four diagnostic enzyme loci.

The striking differentiation of the *C. fluminea-like* form from the Rhône in terms of their COI sequences and allozymes suggests either that it might be derived from a geographically differentiated population or, more likely, that the Rhône *C. fluminea*-like animals belong to a third distinct species. Several cases of cryptic species have been documented. Bastrop *et al.* recently reported three cryptic species of Polychaete introduced from the USA to Europe (1998). Cryptic species of rockfish (Rocha-Olivares *et al* 1999) and *Carcinus* (Geller *et al* 1997) have also been detected. The differentiation of its gene pool suggests that the Rhône *C. fluminea*-like population is a distinct taxa that might have been introduced recently or just expanding from a "hidden" population. It would thus be a new case of cryptic invasion similar to that reported for *Carcinus* (Geller *et al.* 1997).

Whatever the status of this *C. fluminea*-like group, the main difference from the two other species is that the Rhône is directly connected to the Mediterranean sea, these *Corbicula* might have been introduced directly from Asia and/or Central Europe *via* a new colonization route. Future studies of

populations and species around the Mediterranean sea and from Ponto-Caspian and East Asia regions are needed to fully understand the phylogeography of *Corbicula* species.

Acknowledgement

We thank Ph. Dru, N. Flurh, F. Chartois, M. Sezonlin, P. Jaco, S. Didier and V. Archaimbault for their help during this work. Samples from the Garonne, Loire, Rhône, Rhine and Meuse rivers were generously provided by M. Khalanski (EDF,Chatou, France), J.C. and C. Amiard (CNRS, Nantes, France), J. Dessaix (ARALEBPP, Lyon I, France) and A. Bij de Vaate (RIZA, Rijkswaterstaat, Netherlands). This research was supported by Electricité de France, Département Etudes et Recherches (Chatou, France). The English text was edited by Owen Parkes. We would also like to thank the referees for their suggestions that improved the paper.

References

Adamkewicz S, Harasewych MG, Blake J, Saudek D, Bult CJ (1997) A molecular phylogeny of the bivalve molluscs. *Molecular Biology and Evolution*, **14**, 619-629.

Alf A (1992) Ein bemerkenswerter Fundort von *Corbicula fluminalis* Müller, 1774 im Rhein – mit Anmenrkungen zur Ökologie und zu weiteren Vorkommen der Art in Baden-Württemberg. *Lauterbornia*, **9**, 65-72.

Baba K, Toda M, Kamajiri T, Kuwahara Y (1999) Effects of temperature and salinity on spawning of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in lake Abashiri, Hokkaïdo, Japan. *Marine Ecology Progress series: halstenbek*, **180**, 213-221.

Bachmann V, Usseglio-Polatera P (1999) Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel. *Hydrobiologia*, **410**: 39-46.

Baldwin BS, Black M, Sanjur O, Gustafson R, Lutz RA, Vrijenhoek RC (1996) A diagnostic molecular marker for zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and potentially co-occuring bivalves : mitochondrial COI. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **5**, 9-14.

Bastrop R, Jürss K, Sturmbauer C (1998) Cryptic species in a marine Polychaete and their independent introduction from North America to Europe. *Molecular Biology and Evolution*, **15**, 97-103.

Belanger SE (1991) The effect of dissolved oxygen, sediment and sewage treatment plant discharges upon growth, survival and density of Asiatic clams. *Hydrobiologia*, **208**, 113-126.

Bij de Vaate A & Greijdanus-Klaas M (1990) The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller,1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands. *Bulletin of Zoology Museum of Amsterdam*, **12**, 173-178.

Bij de Vaate A (1991), Colonization of the german parts of the River Rhine by the Asiatic clam *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Pelecypoda, Corbiculidae). *Bulletin of Zoology Museum of Amsterdam*, 13, 13-16.

Britton JC, Morton BS (1982) A dissection guide, field and laboratory manual for the introduced bivalve *Corbicula fluminea*. *Malacological review*, **Suppl. 3**, 1-82.

Britton JC, Morton BS (1986) Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidae) from North America. *Malacological review*, **19**, 1-43.

Buroker NE, Hershberger WK, Chew KK (1979) Population genetics of the family Ostreidae. I. Intraspecific studies of *Crassostrea gigas* and *Saccostrea commercialis*. *Marine Biology*, **54**, 157-169.

Cariou ML, Lachaise D, Tsacas L, Sourdis J, Krimbas C, Ashburner M (1988) New african species in the *Drosophila obscura* species group: genetic variation, differentiation and evolution. *Heredity*, **61**, 73-84.

Carlton JT, Geller JB (1993) Ecological roulette : the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, **261**, 78-82.

Cataldo D, Borovskoy D (1999) Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Parana riverdelta (Argentina). *Hydrobiologia*, **380**, 153-163.

Clary DO, Wolstenholme DR (1985) The mitochondrial DNA molecular of *Drosophila yakuba*: nucleotide sequence, gene organization, and genetic code. *Journal of Molecular Evolution*, **22**, 252-71.

Dermott R, Munawar M (1993) Invasion of lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**, 2298-2304.

Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz R, Vrijenhoek R (1994) DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3**, 294-299.

Geller JB, Walton ED, Grosholz ED, Ruiz GM (1997) Cryptic invasions of the crab *Carcinus* detected by molecular phylogeography. *Molecular Ecology*, **6**, 901-906.

Gilbert DG (1992) Seq. App: A biosequence editor and analysis application. Apple computer, Inc.

Haesloop U (1992) Establishment of the asiatic clam *Corbicula cf. fluminalis* in the tidal Weser river (N. Germany). *Archiv für Hydrobiologie*, **126**, 175-180.

Hillis DM & Patton JC (1982) Morphological electrophoretic evidence for two species of *Corbicula* (*Bivalvia : Corbiculidae*) in North America. *The American Midland Naturalist*, **108**, 74-80

Hoeh WR, Stewart DT, Sutherland BW, Zouros E (1996) Cytochrome c oxidase sequence comparisons suggest an unusually hight rate of mitochondrial DNA evolution in *Mytilus*. *Molecular Biology and Evolution*, **13**, 418-421.

Jobes DV, Hurley DL, Thien LB (1995) Plant DNA isolation: a method to efficiently remove polyphenolics, polysaccharides and RNA. *Taxon*, **44**, 379-386.

Khalanski M (1997) Conséquences industrielles et écologiques de l'introduction de nouvelles espèces dans les hydrosystèmes continentaux: la moule zébrée et autres espèces invasives. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **344/345**, 385-404.

Kinzelbach R (1991) Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae). *Mainzer Naturwissenschaftliches*

archiv, **29**, 215-228.

Koehn RK, Milkman R, Mitton JB (1976) Population genetics of marine pelecypods. IV. Selection, migration and genetic differentiation in the blue mussel *Mytilus edulis*. *Evolution*, **30**, 1-31.

Komaru A, Kavagishi T, Konishi K (1998) Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the fresh water clam *Corbicula leana* Prime. *Development genes and Evolution*, **208**, 46-50.

Mc Donald JH, Koehn RK (1991) The mussels *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossulus* on the Pacific coast of North America. *Marine Biology*, **99**, 111-118.

McMahon AF (1983) Ecology of the invasive pest bivalve *Corbicula*. In: (ed. Russel-Hunter WD) *The Mollusca: Ecology*, pp.505-561, vol.6. Academic Press, New York.

Mitton JB (1977) Shell colour and pattern variation in *Mytilus edulis* and its adaptative significance. *Chesapeake Science*, **18**, 387-390.

Morton B (1982) Some aspects of the population structure and sexual strategy of *Corbicula cf. fluminalis* (Bivalvia: Corbiculacae) from the Pearl River, Peoples Republic of China. *Journal of Molluscan studies*, **48**, 1-23.

Morton BS (1987) Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidae) from Hong-Kong. *Malacological review*, **20**, 105-127.

Mouthon J (1981) Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire d'Asie. *Basteria*, **45**, 109-116.

Olson RR, Runstadler JA, Kocker TD (1991) Whose larvae? *Nature*, **351**, 357-358.

Pathy DA, Mackie GL (1993) Comparative shell morphology of *Dreissena polymorpha*, *Mytilopsis leucophaeta* and the "quagga" mussel (Bivalvia: Dreissenidae) in North –America. *Canadian Journal of Zoology*, **71**, 1012-1023.

Pesole G, Gissi C, De Chirico A, Saccone C (1999) Nucleotide substitution rate of Mammalian mitochondrial genomes. *Journal of Molecular Evolution*, **48**, 427-434.

Rocha-Olivares A, Rosenblatt RH, Vetter RD (1999) Cryptic species of rockfishes (Sebastes: Scorpaenidae) in the southern hemisphere inferred from mitochondrial lineages. *Journal of Heredity*, **90**, 404-411.

Rosenberg G, Ludyanskiy ML (1994) A nomenclatural revue of *Dreissena* (Bivalvia: Dreissenidae), with identification of the quagga mussel as *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of fisheries and aquatic sciences*, **51**, 1474-1484.

Saavedra C, Zapata C, Guerra A, Alvarez G (1993) Allozyme variation in European populations of the oyster *Ostrea edulis*. *Marine Biology*, **115**, 85-95.

Samadi S, Artiguebieille E, Estoup A, Pointier JP, Silvain JF, Heller J, Cariou ML, Jarne P (1998) Density and variability of dinucleotid microsatellites in the parthenogenetic polyploid snail *Melanoides tuberculata*. *Molecular Ecology*, 7, 1233-1236.

Statsoft, Inc. (1995) STATISTICA for Windows, release 5.0 (Computer program/manual). Statsoft Inc, 2300 East 14th street, Tulsa, OK, USA.

Stepien CA, Hubers AN, Skidmore JL (1999) Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive Dreissenoid and Corbiculoid bivalves in North America:

Phylogenetics signal for mitochondrial 16S rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **13**, 31-49

Stites DL, Benke AC, Gillespie DM (1995) Population dynamics, growth and production of the asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in a blakwater river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 425-437.

Strimmer K, Von Haeseler A (1999) PUZZLE: Maximum likelihood analysis for nucleotide, amino acid and two-state data. Version 4.0.1. Zoologisches Institut Univesrsitaet Muenchen, Germany.

Swofford DL (1993). PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony. Version 3.1.1 Smithsonian Institution, Washington DC.

Thomson JD, Higgins DG, Gibson TJ (1994) Clustal W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, **22**, 4673-4680.

Tsoi SCM, Lee SC, Wu WL, Morton BS (1991) Genetic variation in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidae) from Hong-Kong. *Malacological review*, **24**, 25-34.

Ward JH (1963) Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical association*, **58**, 236.

Authors information box

E. Renard and M.L. Cariou are interested in speciation, phylogeography and molecular evolution of invertebrates, from *Drosophila* species to molluscs. V. Bachmann and J.C. Moreteau's research focuses on Ecology and populations dynamics of freshwater species. This study is part of a project the objectives of which is to understand the dynamics of freshwater invasive species.

2. CARACTERISATION DES PRINCIPAUX TRAITS BIOLOGIQUES DE *CORBICULA*

2.1. Etude de la reproduction dans la Moselle

2.1.1. Caractérisation du cycle larvaire chez les deux espèces

Comme nous l'avons déjà exposé dans notre synthèse bibliographique, *C. fluminalis* est supposée posséder un stade larvaire planctonique.

Les résultats de nos observations du contenu des hémibranchies internes des deux espèces tout au long de l'année nous a permis de mettre en évidence la **présence de larves coquillées incubées dans les hémibranchies** non seulement de ***C. fluminea*** mais aussi de ***C fluminalis***.

Des coupes histologiques transversales des individus ont été réalisées et montrent, outre la présence de larves dans les hémibranchies de *C. fluminea* (**Figure 22**) et *C. fluminalis* (**Figure 23**) :

(1) que des gamètes mâles et femelles sont présents en même temps dans les spermiductes et les oviductes de *C. fluminalis*,

(2) que des ovocytes pourraient être présents dans la lumière de la partie distale des spermiductes.

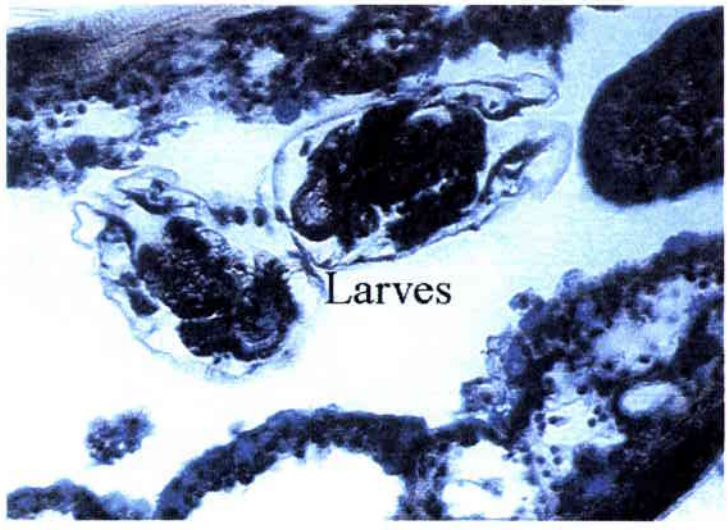


Figure 22 : Illustration d'une coupe histologique réalisée sur un individu de *Corbicula fluminea* (×160) montrant la présence de larves dans les hémibranchies.

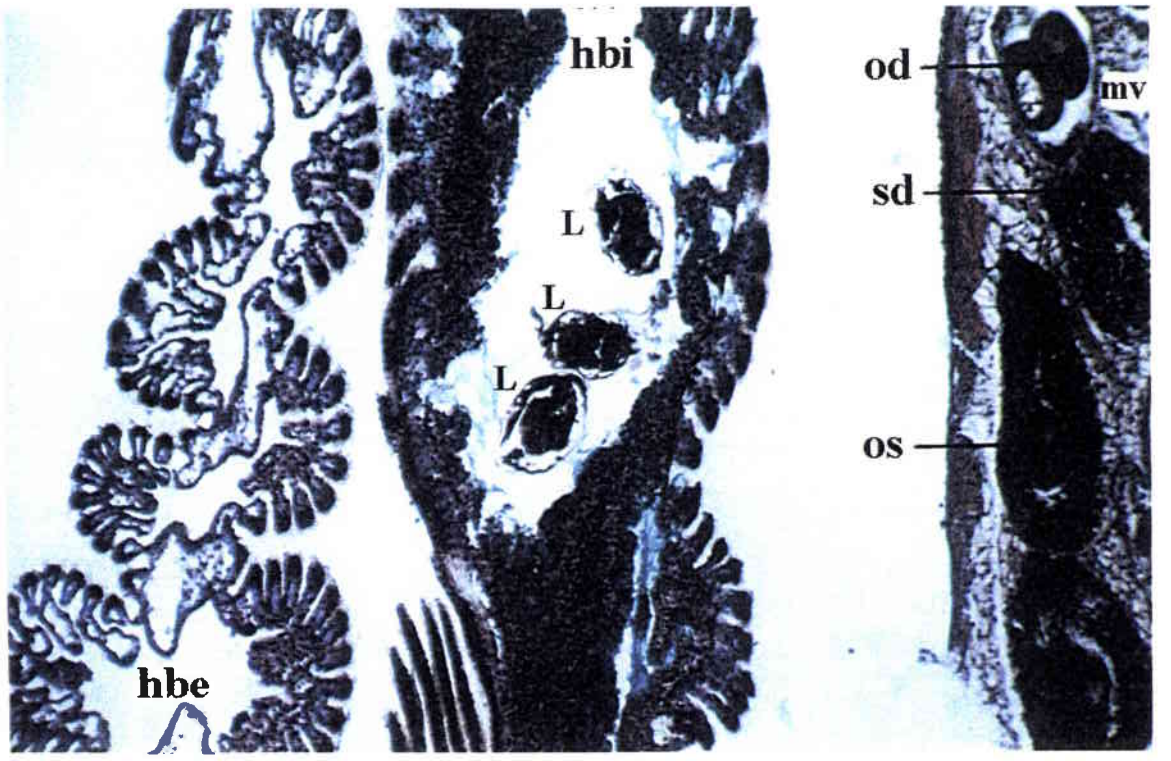


Figure 23 : Illustration d'une coupe histologique réalisée sur un individu de *Corbicula fluminalis* (×63) montrant la présence de larves (L) dans les hémibranchies internes (hbi). hbe: hémibranchie externe, od : oviducte, sd : spermiducte, os : ovocyte dans la lumière d'un spermiducte, mv : masse viscérale.

S'il est connu que *Corbicula*, *C. fluminea* notamment, est caractérisée par un fort pourcentage d'hermaphrodisme (Komaru *et al.*, 1997, 1998 ; Konishi *et al.*, 1998 ; Kraemer, 1978), la présence d'ovocytes en contact avec des spermatozoïdes du même individu semblerait confirmer la possibilité d'autofécondation déjà avancée par Kraemer (1986) et Tsoi *et al.* (1991) chez ces animaux. Notre observation histologique n'étant que ponctuelle, de futures investigations sur ce problème sont souhaitables.

2.1.2. Estimation de la taille de maturité chez les deux espèces

Le suivi du nombre de larves incubées par individu chez *C. fluminea* (252 individus disséqués) et *C. fluminalis* (290 individus disséqués) a été réalisé en Moselle au cours des années 1997 et 1998.

2.1.2.1. *C. fluminea*

La moyenne de la hauteur de la coquille (H) des plus petits individus gravides observés est **H = 14,35 ± 0,21 mm**.

La hauteur du plus petit individu gravide observé est de 14,10 mm. Cette taille de maturité

semble élevée si on se réfère à Morton (1977) ou Aldridge & McMahon (1978) qui donnent respectivement des tailles de maturités de 7 et 10 mm, ces mesures correspondant vraisemblablement à la longueur de coquille. Selon nos résultats (cf. chapitre I paragraphe 1.1.1.), ces chiffres correspondraient à des hauteurs de coquille d'environ 5,5 à 8,5 mm. Le maximum cité est de 14 mm de longueur (Marsh, 1985) soit environ 12 mm de hauteur.

Il semble exister, au moins pour les individus dont la taille H est inférieure à 20 mm, une relation linéaire entre le nombre maximum de larves incubées (N) et la hauteur de la coquille (H en mm) (**Figure 24**). Le nombre maximum de larves incubées correspond ici à la capacité maximale d'incubation observée.

Cette régression est de la forme :

$$\mathbf{N = -5893 + 497.H \quad (n = 6 ; R^2 = 0,981 ; p < 0,01)}$$

En fonction de la régression établie, la taille théorique de maturité serait alors de 11,86 mm.

Afin de confirmer ces résultats, les individus dans lesquels seuls des ovocytes ont été observés sont aussi représentés sur la **Figure 24**. Dans ce cas, **la taille de maturité observée est alors de 11,53 mm**.

Le maximum de larves observé dans les hémibranchies internes d'un individus est de 16 925. Le nombre maximum moyen est de 15 795 ± 987 pour des individus mesurant 21,61 ± 0,29 mm. Toutes ces observations ont été faites à la date du 17/09/98, ce qui laisserait supposer que **les individus n'incubent pas au maximum de leur capacité au cours du printemps et de l'été** ou que ces individus n'ont pas été récoltés.

Une relation linéaire entre le nombre de larves incubées et la taille des individus a été établie pour les individus de *C. fluminea* de la Garonne (Dubois, 1995). Cette relation semble être vérifiée quelle que soit la taille des individus considérés et la saison. Une telle relation ne peut être mise en évidence pour les *C. fluminea* récoltées en Moselle. Selon l'équation proposée par Dubois (1995), le nombre maximal théorique de larves incubées par un individus de 21,6 mm de hauteur (soit environ 23 mm de longueur) est de 14 700. Ce chiffre est en accord avec les observations citées précédemment.

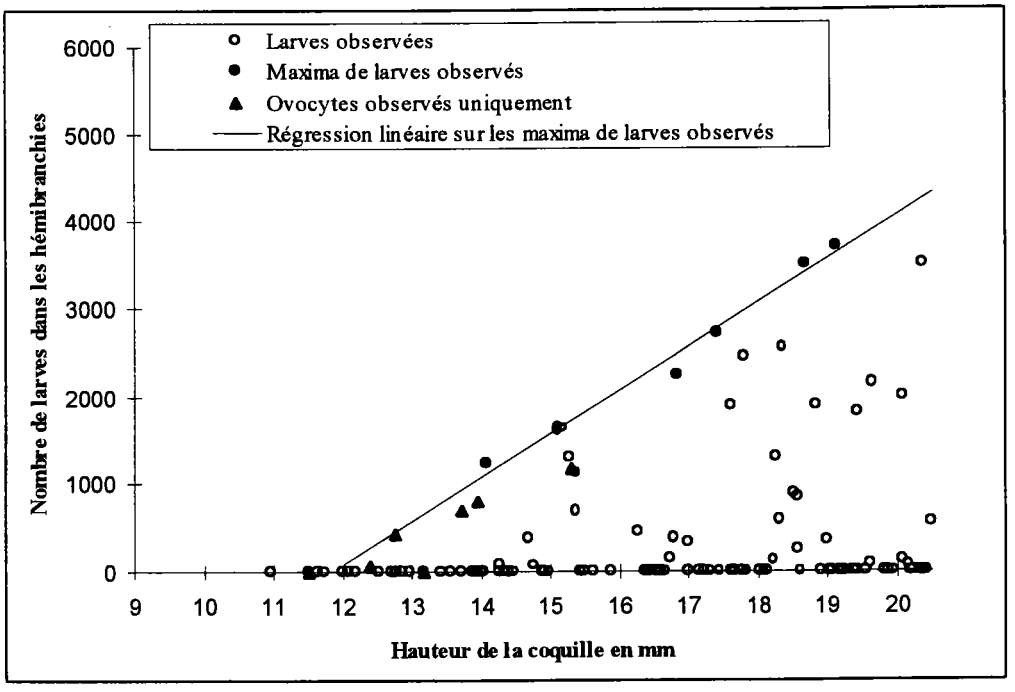


Figure 24 : Nombre de larves incubées en fonction de la taille des individus de *C. fluminea*. La régression permettant l'estimation de la taille théorique de maturité est établie sur les maxima de larves observés des individus de taille inférieure à 20 mm. Cette estimation est validée par la présence d'ovocytes dans des individus de taille inférieure à 14 mm.

2.1.2.2. *C. fluminalis*

La moyenne de la hauteur de la coquille des plus petits individus gravides observés durant toute la période d'étude est **H = 11,08 ± 0,21 mm**.

La hauteur du plus petit individu gravide observé est de 10,86 mm. (nombre de larves incubées = 88). Cette donnée de taille de maturité pour *C. fluminalis* ne peut être confrontée à d'autres dans la mesure où la littérature est muette sur ce point.

Le maximum de larves incubées observé est de 16 771 pour un individus de 17,35 mm de hauteur de coquille. Ce résultat a été observé le 17/09/98.

Aucune relation significative entre le nombre de larves incubées et la taille des individus n'a pu être établie, ceci étant imputable à la grande disparité des données.

2.1.3. Identification des périodes de reproduction

A partir des résultats du suivi du nombre de larves incubées chez *C. fluminea* et *C. fluminalis* exposés précédemment, des taux d'incubation ont été calculés pour chaque date de prélèvement.

Le taux d'incubation (TI) est défini comme le rapport du nombre d'individus gravides sur le nombre d'individus matures à une date donnée. L'identification des individus matures a été réalisée en prenant en compte les résultats de l'estimation de la taille de maturité déterminée précédemment pour chaque espèce : *C. fluminalis* = 10,86 mm ; *C. fluminea* = 11,53 mm.

Globalement sur les deux années, et quelque soit l'espèce considérée, plusieurs périodes de reproduction peuvent être observées (**Figure 25**).

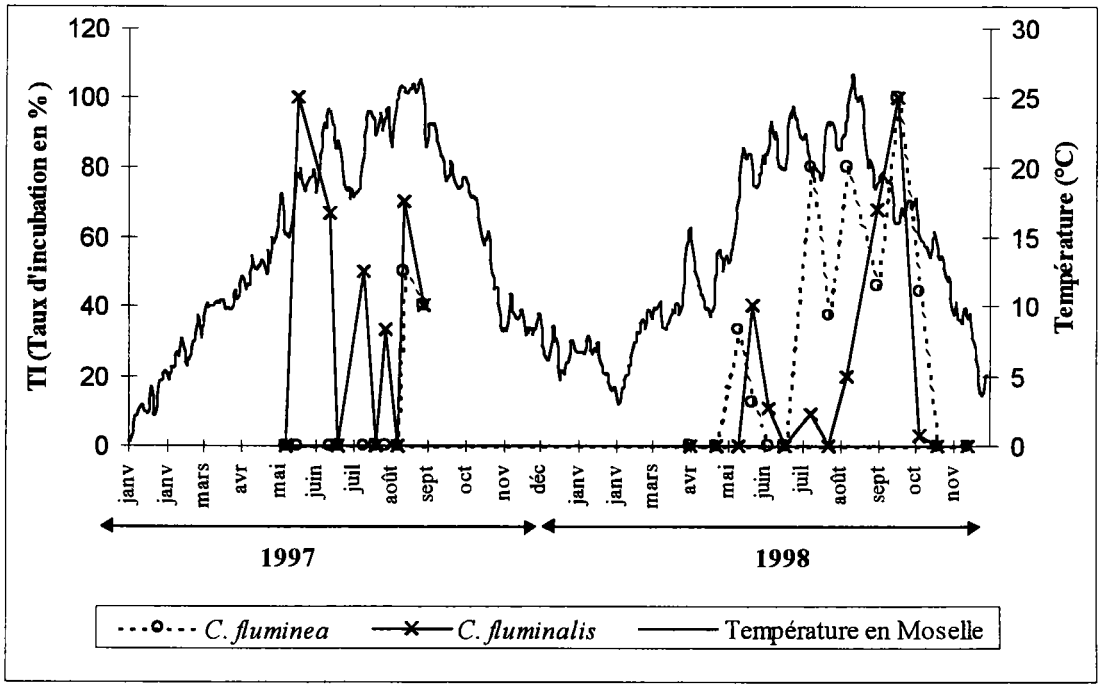


Figure 25 : Evolution des taux d'incubation (TI) de *Corbicula* prélevées en Moselle de mai 1997 à octobre 1998. La température correspond à la température moyenne journalière.

Le pic de 100% observé en mai 1997 semble élevé et peut s'expliquer par la collecte d'un petit nombre d'individus (1) suite à un hiver rigoureux en 1996/1997 (cf. température **Figure 25**) provoquant une importante mortalité sur le site d'Argancy et (2) des conditions hydrauliques limitant fortement l'accès au site de prélèvement dans la rivière. Nous exploiterons donc préférentiellement les résultats de 1998.

L'incubation des larves chez *C. fluminalis* est amorcée en mai, mois au cours duquel un pic est observé. La principale période de reproduction de *C. fluminalis* apparaît se situer en août et peut se prolonger jusque mi-septembre. **Le taux d'incubation le plus fort est observé mi-septembre et correspond à la période où le maximum de larves incubées a été trouvé.**

La reproduction de *C. fluminea* débute en avril avec un nombre d'individus gravides représentant environ 30 à 40% des individus matures. La deuxième période de reproduction observée en 1998 est largement étalée de juin à début octobre. **Le taux d'incubation le plus fort**

est observé mi-septembre et correspond, comme pour *C. fluminalis*, à la période où le maximum de larves incubées a été trouvé.

Aucune différence significative entre la taille des larves incubées de *C. fluminea* et *C. fluminalis* n'a été relevée (ANOVA $F_{(1, 66)} = 1,70$). La taille des larves est ainsi égale à 237 ± 20 µm.

Si on considère les observations de 1998, il semble qu'une relation entre le nombre de larves incubées et la température puisse être dégagée. Ainsi, que se soit pour *C. fluminalis* ou *C. fluminea*, il semble qu'il faille attendre de dépasser les 10°C avant que la reproduction ne soit initiée. Doherty *et al.* (1987) admettent 3 périodes d'incubation pour *C. fluminea* (printemps, été, automne). Il paraît difficile de séparer avec certitude la période de reproduction de *C. fluminea* initiée en Juin et se poursuivant jusqu'en Octobre. Cependant, cet étalement de la période de reproduction estivale-automnale est signe d'un asynchronisme certain dans la phase d'émission des gamètes (Kraemer & Galloway, 1986). Cette caractéristique ne semble pas (ou moins) exister chez *C. fluminalis*.

Il est intéressant de noter que **les plus forts taux d'incubation et les plus fortes concentrations de larves sont observés en automne**, et ce **pour les deux espèces**. La température de l'eau est alors de 17-18°C. Les juvéniles provenant de cette période sont alors rapidement confrontés à de faibles températures, la croissance étant alors fortement ralentie et les risques de mortalité importants. Il n'y a donc que peu de chance que ces jeunes puissent participer aux premières reproductions de l'année suivante. Cependant, ils auront toute la saison chaude pour croître et pourront alors participer à la reproduction de l'automne suivant. Ce phénomène pourrait expliquer que nous n'ayons pas trouvé d'individus gravides de moins de 14 mm lors de nos différents prélèvements.

2.1.4. Relations globales taille-poids

2.1.4.1. Relations hauteur-poids

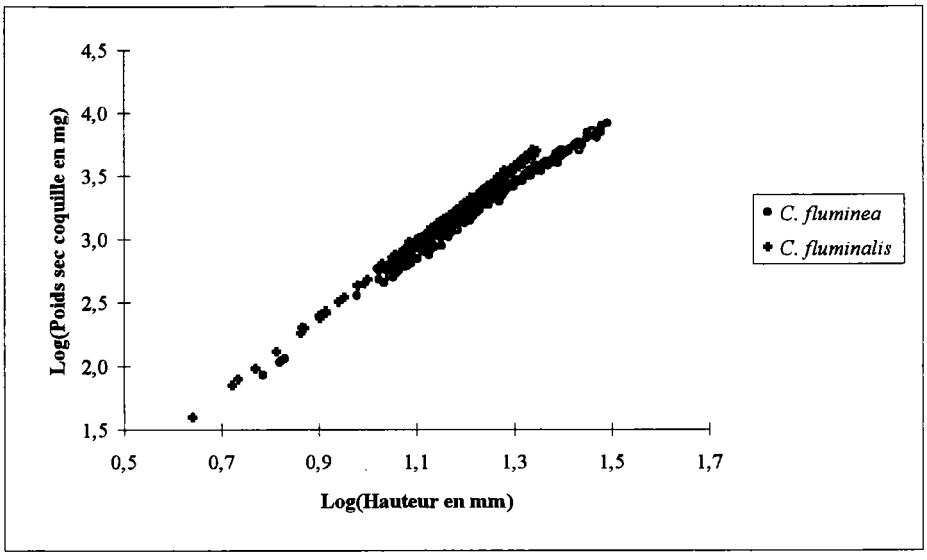
La Moselle constitue un nouvel environnement pour *C. fluminea* et *C. fluminalis*. Ces espèces sont donc soumises à des conditions environnementales particulières. Etant eurythermes, la température peut ainsi avoir une influence sur le métabolisme des individus (McMahon, 1983). Les dépenses énergétiques pourraient ainsi être différemment distribuées en fonction des contraintes de l'environnement suivant les espèces considérées (effort de reproduction, croissance, nutrition...).

Des relations globales permettant d'estimer le poids sec de coquille (PSc en mg) et le poids sec des parties molles (PSm en mg) en fonction de la hauteur de la coquille (H en mm) ont été établies et comparées pour *C. fluminea* et *C. fluminalis*. Respectivement 238 et 269 individus, prélevés à Argancy sur l'espace d'une année entière, ont été utilisés. Les régressions linéaires ont été établies après transformation logarithmique des variables étudiées.

Des analyses de covariance (au risque $\alpha = 5\%$) ont été utilisées afin de mettre en évidence les

différences entre les relations linéaires calculées ci-après pour chacune des espèces.

L'analyse de la comparaison des relations H/PSc (**Figure 26**) permet de mettre en évidence que pour une même hauteur de coquille, *C. fluminalis* présente un poids de coquille significativement plus important que *C. fluminea* ($F_{(1,503)}$=138,8). Il en est de même pour les relations H/PSm entre les deux espèces ($F_{(1,503)}$=44,35) (**Figure 27**).

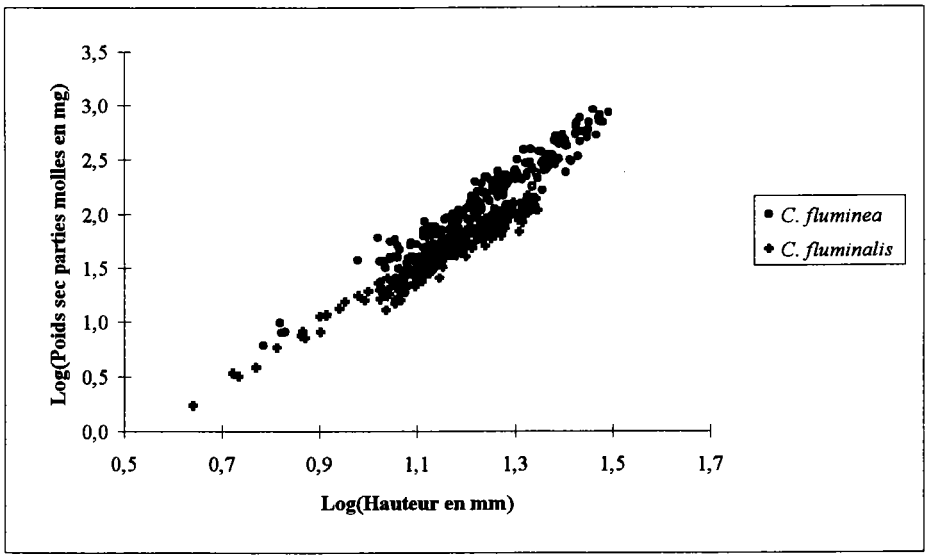


	Pente	Ordonnée origine	R^2	N
C. fluminea	2,666	-0,041	0,987	238
C. fluminalis	2,956	-0,283	0,998	269

Figure 26 : Caractéristiques des relations hauteur/poids sec de coquille pour *C. fluminea* et *C. fluminalis*.

Nous avons montré dans le paragraphe (1.1.1. Etude morphométrique) une différence inter-spécifique dans les rapports des différentes dimensions de la coquille. Pour une même hauteur de coquille, le volume total de l'individu est différent. Il n'est donc pas étonnant de trouver des différences significatives entre les rapports H/PSc et H/PSm établis ici pour les deux espèces. Ces relations en elles même n'offrent donc que peut d'intérêt.

L'observation visuelle de la **Figure 27** permet de remarquer que les nuages de points, chaque espèce prise séparément, semblent être constitués de différentes séries de relations linéaires entre la taille et le poids. Ceci semble particulièrement vrai pour le nuage de point H/PSm de *C. fluminalis* (cf. **Figure 27**).



	Pente	Ordonnée origine	R^2	N
C. fluminea	3,133	-1,781	0,911	238
C. fluminalis	2,624	-1,397	0,949	269

Figure 27 : Caractéristiques des relations hauteur/poids sec des parties molles pour *C. fluminea* et *C. fluminalis*.

Les données brutes ayant été acquises à des dates différentes, nous pouvons donc émettre l'hypothèse que la relation liant le poids de matière molle à la hauteur serait soumise à un effet saisonnier. La caractérisation de cet effet a été recherché.

2.1.4.2. Relations longueur - poids

Des relations entre la longueur (L en mm) et PSm ainsi que L et PSq ont été établies à des fins de comparaisons entre les individus de *C. fluminea* présents dans la Moselle et la Garonne (Dubois, 1995). L'analyse des résultats obtenus nous conduit à constater que le poids de matière molle (**Tableau XII**) ainsi que le poids de la coquille (**Figure 28**) des individus de la Garonne, pour une taille donnée, sont inférieurs à ceux des individus de la Moselle, et ce quelque soit l'espèce considérée.

Les individus présents dans la Moselle investiraient ainsi plus d'énergie dans le développement somatique que les individus de la Garonne. Cet investissement pourrait s'expliquer par les différences climatiques entre les deux régions, conditions climatiques beaucoup plus stressantes pour les individus de la Moselle soumis à des hivers froids avec des températures de l'eau nettement inférieures à celles de la Garonne.

La comparaison des paramètres des régressions L/PSm (cf. **Tableau XII**) établies à partir de nos données et de celles de la littérature indique qu'un effet saisonnier est possible (sinon probable) comme nous pouvons le constater dans la rivière Chowan (USA) (Lauritsen & Mozley, 1983,1984

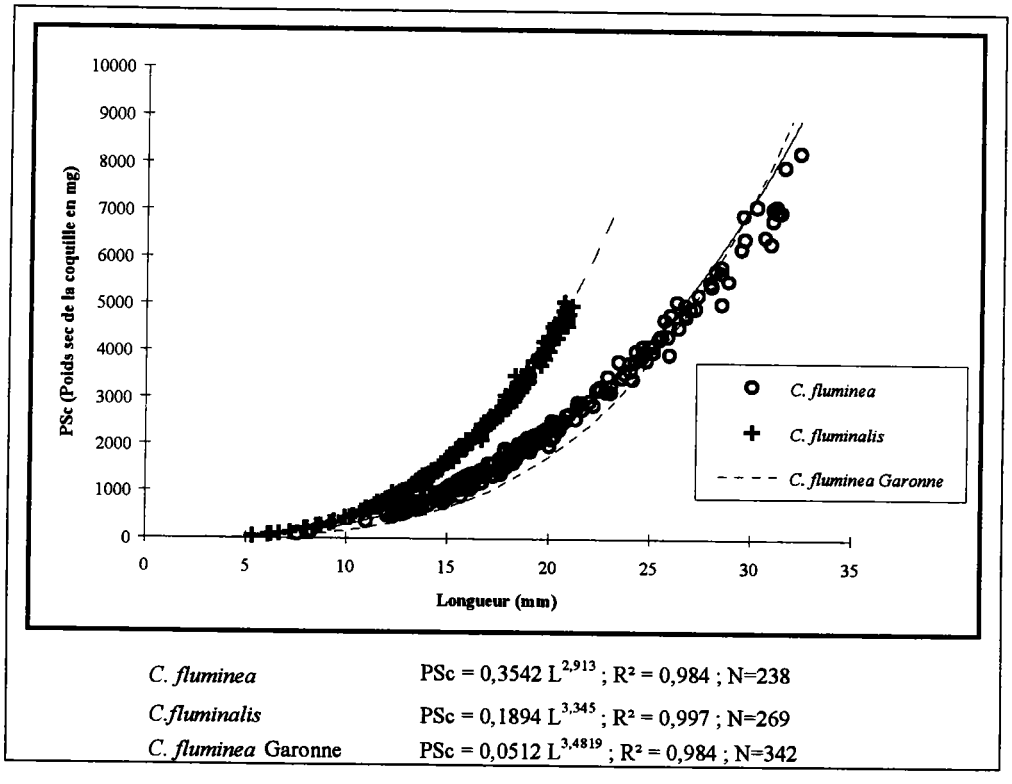
in Stites *et al.*, 1995). Il est cependant à noter le faible nombre de données pour l'établissement des relations.

Tableau XII : Comparaison des régressions globales Longueur/Poids sec des parties molles à partir des données bibliographiques. La longueur est exprimée en mm et le Poids sec des parties molles en mg. Le logarithme utilisé est de base 10. Les équations pour *C. fluminea* sont du type log(Longueur) = a + b.log(Masse).

Localisation de la rivière	Pente	Ordonnée origine	R^2	N	Source
Ogeechee (Georgia, USA)	2,45	-1,69	0,91	185	Stites *et al.*, 1995
Altamaha (Georgia, USA)	3,18	-2,26	0,99	66	[1]Sickel, 1976
Lac Arlington (Texas, USA)	3,12	-2,11	0,99	20	[1]Aldridge & McMahon, 1978
Chowan (Virginia, USA)					
Printemps	3,01	-1,85	0,97	21	[1]Lauritsen & Mozley, 1983
Eté	2,77	-1,68	0,87	35	[1]Lauritsen & Mozley, 1984
*Garonne (France)	3,28	-2,31	0,99	342	Dubois, 1995
Moselle (France)					
C. fluminea	3,43	-2,27	0,91	238	cette étude
C. fluminalis	2,97	-1,79	0,95	269	cette étude

* Paramètres de l'équation recalculés d'après l'équation de Dubois (1995) : $PSm = 4,895.10^{-3} . L^{3,2776}$ (R^2=0,987 ; N=342) avec PSm (Poids sec des parties molles en mg) et L (Longueur de la coquille en mm).

[1] d'après Stites *et al.*, 1995



C. fluminea PSc = 0,3542 $L^{2,913}$; R^2 = 0,984 ; N=238

C.fluminalis PSc = 0,1894 $L^{3,345}$; R^2 = 0,997 ; N=269

C. fluminea Garonne PSc = 0,0512 $L^{3,4819}$; R^2 = 0,984 ; N=342

Figure 28 : Comparaison spécifique des relations longueur/poids sec de coquille entre les deux espèces de *Corbicula* de la Moselle et *C. fluminea* de la Garonne.

2.1.5. Evolution saisonnière de la biomasse individuelle

Les régressions entre le poids sec des matières molles (PSm en mg) en fonction de la Hauteur de la coquille (H en mm), après transformation logarithmique, ont été établies pour les 9 dates de suivi en 1997 (**Figure 29**). Une analyse de covariance permet de montrer qu'aucune différence de pente significative n'est trouvée entre les régressions établies pour les différentes dates, que ce soit pour *C. fluminea* ($F_{(8,68)}$ = 0,32) ou *C. fluminalis* ($F_{(8,62)}$ = 1,02). En revanche, une différence significative de position des droites est montrée pour *C. fluminea* ($F_{(8,76)}$ = 14,6), et pour *C. fluminalis* ($F_{(8,70)}$ = 13,61).

La pente commune aux précédentes régressions a été calculée est nous pouvons ainsi suivre l'évolution des valeurs des ordonnées à l'origine au cours du temps.

Une approche identique a été adoptée pour les prélèvements réalisés en 1998 (**Figure 30**)

Recalcul de l'ordonnée à l'origine de chaque droite de régression en fonction de la pente commune

C. fluminea : Pente commune = 3,343 — *C. fluminalis* : Pente commune = 2,624

mois	17/04/97	24/04/97	10/06/97	20/06/97	11/07/97	21/07/97	28/07/97	07/08/97	28/08/97
ordonnée à l'origine *C. fluminea*	-2,126	-1,996	-1,905	-1,937	-2,045	-2,032	-2,090	-2,139	-2,177
ordonnée à l'origine *C. fluminalis*	-1,369	-1,371	-1,344	-1,355	-1,452	-1,402	-1,419	-1,422	-1,517

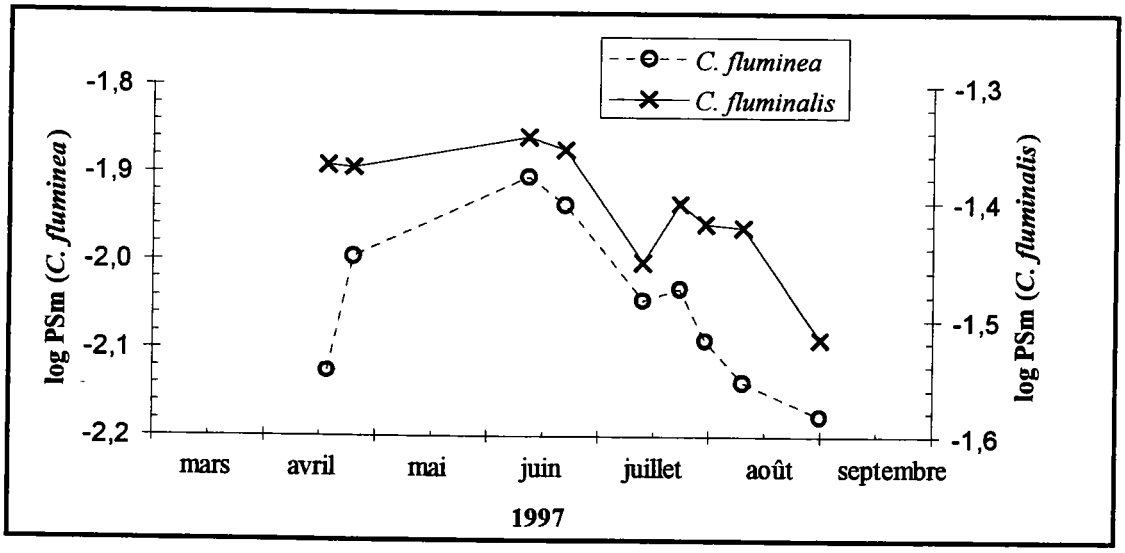


Figure 29 : Caractéristiques numériques des régressions linéaires Poids sec des parties molles en mg (log PSm) en fonction de la hauteur de la coquille en mm (log H) et évolution temporelle de la valeur de l'ordonnée à l'origine des régressions linéaires pour les deux espèces de *Corbicula* en 1997.

C. fluminea : Pente commune = 3,318				*C. fluminalis* : Pente commune = 2,935				
mois	02/04/98	23/04/98	12/05/98	05/06/98	18/06/98	09/07/98	24/07/98	07/08/98
ordonnée à l'origine *C. fluminea*	-2,196	*nd	-2,194	-2,040	-2,068	-2,059	-2,050	-2,169
ordonnée à l'origine *C. fluminalis*	-1,888	-1,877	-2,067	-1,855	-1,833	-1,856	-1,792	-1,923

*nd : non déterminé

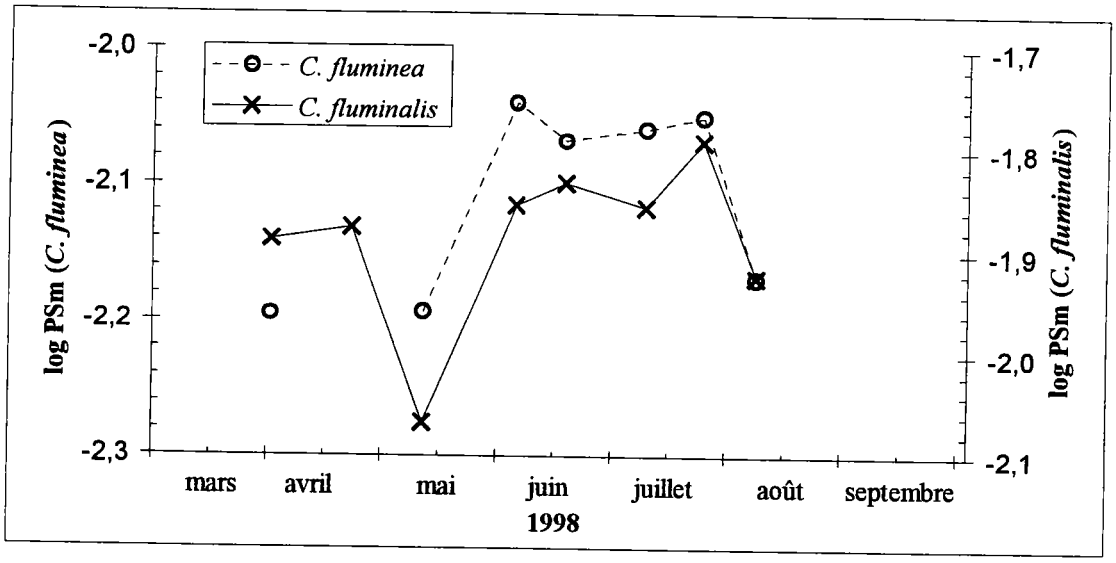


Figure 30 : Caractéristiques numériques des régressions linéaires Poids sec des parties molles en mg (log PSm) en fonction de la hauteur de la coquille en mm (log H) et évolution temporelle de la valeur de l'ordonnée à l'origine des régressions linéaires pour les deux espèces de *Corbicula* en 1998.

Globalement, une augmentation de poids sec des individus des 2 espèces est observée du début du printemps jusqu'aux alentours de Juillet. Une baisse de poids est ensuite observée et peut être mise en relation avec la période principale de reproduction en août/septembre pour les deux espèces.

La chute du poids sec observée en mai 1998 pour *C. fluminalis* peut être mise en relation avec le premier pic de taux d'incubation (cf. paragraphe 2.1.3. **Figure 25**).

Cette variation de poids semble être liée à la reproduction. Le poids sec tend à augmenter lors de la gamétogenèse puis diminue lors de la période d'incubation. Ces résultats confirment donc les observations similaires déjà réalisées chez *C. fluminea* (Dubois, 1995 ; Joy, 1985 ; Williams & McMahon, 1989).

2.2. Etude de la croissance[1]

Compte-tenu du nombre d'individus dont nous avons suivi la croissance au cours du temps, il n'est pas possible de décrire mathématiquement la croissance propre de tous les individus pris séparément (**Figure 31**). Une approche générale du problème est ainsi nécessaire, le nombre de facteurs, biologiques ou non, susceptibles d'influer sur la croissance de l'individu pouvant être considérable suivant les organismes étudiés ou encore l'environnement dans lequel ces organismes sont étudiés. Nous rappelons ici que nous suivrons toujours la croissance des individus de *Corbicula* à partir de la hauteur de la coquille.

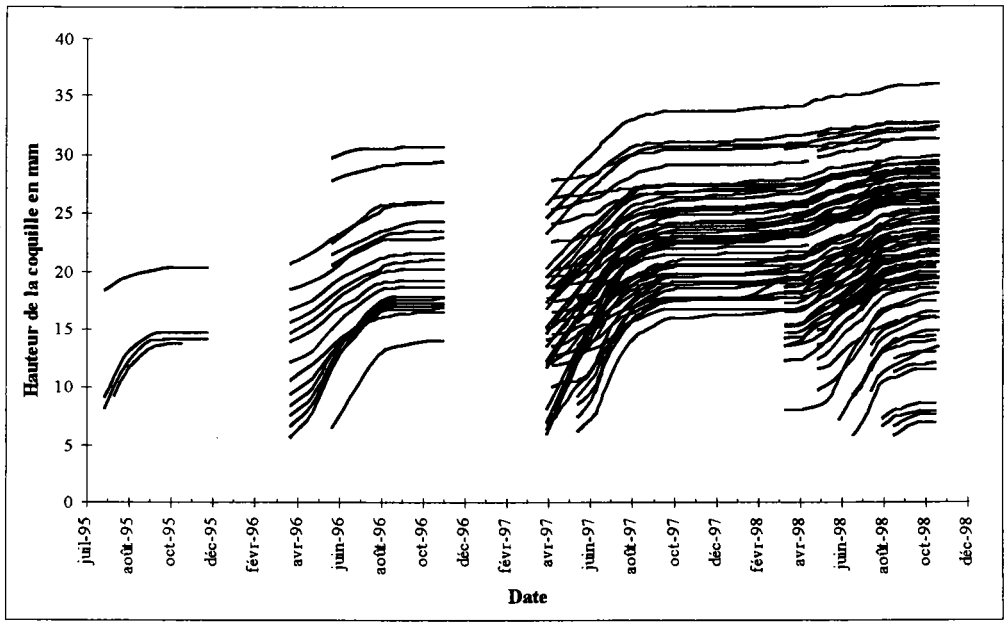


Figure 31 : Suivi de la croissance en hauteur (mm) de la coquille d'individus de *Corbicula fluminea* tous sites confondus. Chaque série correspond à la hauteur moyenne des individus appartenant à une même classe millimétrique au début du suivi.

Il a déjà été largement fait état de l'utilisation presque systématique du modèle attribué à Von Bertalanffy (1938), utilisé directement ou indirectement, pour décrire la croissance de poissons mais aussi de Gastéropodes ou de Bivalves (Cataldo & Boltovskoy, 1999 ; Eng, 1979 ; Ituarte, 1985 ; Lévêque, 1971 ; Mattice & Wright, 1986 ; Moreteau, 1987 ; Morton, 1969 ; Ostrovsky *et al.*, 1993).

[1] Pour plus de clarté, nous avons regroupé autant que possible toutes les informations numériques et graphiques concernant un modèle sur une seule et même figure.

Le modèle de base (von Bertalanffy, 1938) peut s'écrire sous la forme :

$$\mathbf{H_t = H_\infty.(1 - e^{-k(t-t_0)})}$$

où : H_t : taille au temps t en mm

H_∞ : taille asymptotique (taille maximum théorique)

k : facteur de croissance (constant)

t_0 : calage tel que pour l_0 : $t-t_0 = 0$

Le calcul des différents paramètres du modèle n'est pas aisé à pratiquer. En effet, tous les modèles de croissance sont établis pour prédire une taille en fonction d'un âge absolu, or pour les établir on ne dispose pas, ou très rarement, de l'âge réel des animaux. Tout au plus dispose-t-on d'une série de mesures faites à des intervalles de temps connus. Les méthodes de calcul utilisent donc des mesures. Deux méthodes d'estimation des paramètres sont couramment utilisées chez les Bivalves. La première est basée sur l'analyse de la régression linéaire liant la taille à un temps t_{+1} et la taille au temps t, régression établie à partir de couples de mesures faites avec un intervalle de temps constant (Walford, 1946). La seconde, basée sur la vitesse de croissance (la dérivée du modèle) en fonction de la taille (Gulland & Holt, 1959), présente l'avantage sur la méthode citée précédemment de ne pas nécessiter des intervalles de temps égaux entre les mesures. Le modèle de base (avec H : la taille et t : le temps) est alors le suivant :

$$\mathbf{\Delta H / \Delta t = b_0 + b_1.H}$$

où : $\Delta H = H_2 - H_1$ et $\Delta t = t_2 - t_1$ avec $H = (H_2 + H_1)/2$

Les valeurs de pente (b_1) et d'ordonnée à l'origine (b_0) permettent l'estimation de la taille asymptotique H_∞ et du facteur de croissance k :

$$k = - b_1$$

$$H_\infty = -b_0 / b_1 \text{ (b_1 étant toujours négatif)}$$

Si la méthode de Gulland & Holt (1959) permet de s'affranchir du problème que peut, dans la pratique, engendrer la nécessité d'un temps constant entre les mesures, il faut toutefois noter que la précision des mesures de taille, intervenant par trois fois dans le modèle, doit être beaucoup plus importante que dans la méthode de Ford-Walford dans laquelle la taille n'intervient que deux fois (Moreteau, 1985).

La difficulté principale dans la démarche de modélisation de la croissance d'un individu ou groupe d'individus est d'identifier le maximum de facteurs pouvant expliquer une croissance particulière des individus. Ainsi, de nombreux auteurs ayant constaté que la croissance pouvait être variable selon les périodes de l'année, ils se sont intéressés à cette variabilité et ont proposé des

modifications pour mieux adapter le modèle de croissance classique à deux facteurs (taux de croissance et taille asymptotique) de type Bertalanffy à la réalité des faits.

Toutes les méthodes ont donc pour but de modifier la vitesse de croissance en fonction du temps, soit en modifiant la vitesse de croissance elle-même, soit en modulant l'unité de temps. Ainsi, Ursin (1963) propose d'utiliser non le temps lui-même mais le degré-jour. Buestel & Laurec (1975) substituent au temps réel le temps interne (= temps physiologique) proposé par Ricker (1958). Le rapport entre la variation du temps interne et la variation du temps relatif est une fonction sinusoïdale dépendant du temps réel et du temps d'arrêt de croissance. Cloern & Nichols (1978) proposent de moduler le paramètre de croissance k constant par un facteur variant saisonnièrement. La détermination de la variation saisonnière se faisant de manière expérimentale nécessite donc des suivis sur la croissance tout au long de l'année. Pauly & Gaschutz (1979) modulent aussi le paramètre de croissance à l'aide d'une fonction sinusoïdale du temps. Menesguen *et al.* (1984), chez la Palourde, reprennent cette idée mais utilisent directement la différence algébrique entre le maximum et le minimum que peut prendre k. Cette variation de k est incluse dans le modèle par l'intermédiaire d'une fonction sinusoïdale du temps.

Compte tenu du pas de temps variable entre les mesures de taille d'individus effectuées pour chaque espèce sur les différents sites, toutes nos démarches de calcul concernant la modélisation de la croissance individuelle de *C. fluminea* et *C. fluminalis* seront basées sur la vitesse de croissance en hauteur (H en mm) de la coquille. Les modèles de croissance proposés sont des modèles généraux. Leur efficacité sera donc ensuite testée sur les individus des différents sites étudiés.

2.2.1. Recherche des relations décrivant au mieux la croissance de *C. fluminea*

Le premier facteur à prendre en compte est le facteur taille. En effet, il est primordial de connaître le type d'évolution de la taille que pourra présenter un organisme lors de son vieillissement. Si l'on considère qu'aucun facteur biologique ou environnemental n'influe sur la croissance d'un organisme, une relation simple liant sa vitesse de croissance (VC) et sa taille à une date donnée peut toujours en règle générale être avancée (relation linéaire, exponentielle,...).

Notre démarche d'étude de la croissance est donc la suivante : après avoir trouvé une relation simple entre VC et un facteur particulier, nous cherchons dans tous les cas à connaître quelle est la relation liant VC et un autre facteur différent. Si une corrélation entre VC et ce nouveau facteur est trouvée, il est alors possible de décrire la fonction mathématique, simple (linéaire) ou non linéaire si tant est qu'elle ne soit pas trop complexe, qui permettra de faire varier les prédictions de VC du premier modèle de base établi, et ce de façon à mieux décrire la VC observée.

Les VC d'individus placés dans les mêmes conditions environnementales peuvent être très variables. Cette variabilité inter-individuelle peut s'avérer très gênante dans le cas où l'on veut mettre en évidence l'influence d'un nouveau facteur. Ce problème peut être résolu en travaillant sur les VC moyennes. Cependant, cette démarche implique que le modèle ne pourra jamais prédire la croissance des individus se développant le plus vite. Ceci implique qu'il faudrait appliquer suivant les cas une fonction qui soit freinerait, soit accélérerait la VC prédite par le modèle de base. S'il est relativement simple d'établir séparément pour chaque phénomène une fonction mathématique traduisant un

ralentissement ou une accélération de la VC prédite, comme par exemple en multipliant le modèle de base par une fonction variant de 0 à 1 pour freiner la VC prédite, la prise en compte des deux phénomènes dans une seule et même fonction s'avère difficile voir impossible. Les fonctions de freinage sont alors celles généralement utilisées afin de prédire toutes les VC allant d'une VC nulle à une VC maximale.

Dans ces conditions, le modèle de VC le plus efficace et le plus simple à faire varier sera celui qui sera établi à partir de données observées de VC maximales.

Si, comme nous l'avons déjà signalé précédemment, de nombreux auteurs ont employé des relations linéaires (et leurs dérivées) en fonction de la taille initiale pour décrire l'accroissement chez les bivalves, des relations exponentielles ont aussi été appliquées (Britton *et al.*, 1979 ; Moreteau & Khalanski, 1994). Le modèle de Gompertz (1825) décrit une courbe sigmoïde où la croissance des premiers stades est d'abord faible puis augmente progressivement. Ce modèle a notamment été utilisé pour décrire la croissance de *Mytilus edulis* (Theisen, 1973).

Nous testerons donc dans chaque cas ces trois modèles (les formules sont présentées sur la **Figure 32**) afin de sélectionner celui qui décrit le mieux la croissance observée des individus testés. Les estimations non linéaires des paramètres sont réalisées sur Statistica 5.0 (Statsoft, 1995)

2.2.1.1. Détermination du facteur taille

La VC (exprimée en $mm.sem^{-1}$) est calculée pour chaque individu à chaque date de mesure. L'intervalle de temps utilisé pour le calcul des VC est toujours quinze jours sauf en période hivernale où cet intervalle est d'un mois. Les individus sont alors considérés comme des points de mesure indépendants les uns des autres et un classement de ces individus en classes millimétriques est réalisé.

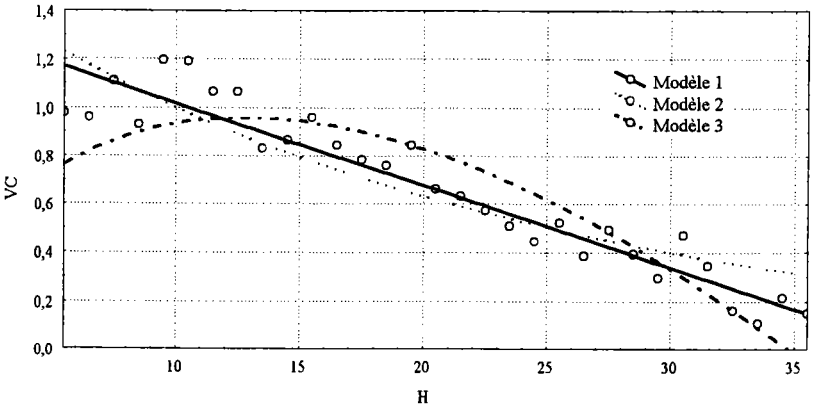
Compte tenu du nombre de données incluses dans la base de départ, il est possible de trouver tout un ensemble de VC allant de la valeur zéro (arrêt de croissance hivernale par exemple) à une valeur x (VC maximale observée pour une taille d'individu donnée) dans toutes les classes de taille recensées. La base de donnée de départ comprend 5 149 données de VC obtenues sur la période d'étude 1997-1998. Les valeurs des différents paramètres physico-chimiques mesurés sont disponibles pour chaque donnée de VC de façon à rechercher une influence éventuelle de ceux-ci sur la VC.

Les VC maximales observées pour chaque classe de taille sont utilisées pour établir la relation la plus adéquate permettant de définir la relation entre la VC et la hauteur H de la coquille de *C. fluminea* (**Figure 32**).

(1) Modèle linéaire type Bertalanffy : $VC = b_0 + (b_1 * H)$

(2) Modèle exponentiel négatif : $VC = b_0 * e^{(b_1 * H)}$

(3) Modèle type Gompertz : $VC = b_0 * H * \ln(b_1/H)$



Corbicula fluminea

Tableau de synthèse des 3 modèles testés. N = 31

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(29)	niveau p
Bertalanffy	0,895	b_0 =	1,355	0,048	28,347	0,000
		b_1 =	-0,034	0,002	-15,732	0,000
Exponentiel	0,823	b_0 =	1,585	0,109	14,493	0,000
		b_1 =	-0,046	0,004	-10,716	0,000
Gompertz	0,793	b_0 =	0,075	0,004	19,823	0,000
		b_1 =	34,716	0,755	45,987	0,000

Figure 32 : Synthèse des résultats montrant la relation entre la vitesse de croissance maximale (VC en $mm.sem^{-1}$) et la hauteur de la coquille de *C. fluminea* (H en mm)

Un test sur les coefficients de corrélation des deux premiers modèles testés ne montre pas de différence significative (test Z = 1,05). Nous choisirons le modèle linéaire car c'est celui qui est le plus couramment utilisé. Il permettra ainsi une comparaison beaucoup plus aisée entre nos résultats et les données de la littérature.

La régression linéaire obtenue correspond à la VC maximale moyenne de l'espèce hors de l'influence de quelque facteur que se soit (Figure **14**).

Nous décrivons donc la VC de *C. fluminea* par la relation :

$$VC = b_0 + b_1.Hi$$

Avec **Hi** la taille au temps i, $\mathbf{b_0}$ une constante propre à l'espèce, $\mathbf{b_1}$ qui peut être assimilée au facteur spécifique de croissance aussi noté k à savoir $\mathbf{b_1 = -k}$.

Ainsi, on obtient pour *C. fluminea* H_∞ = 39,8 mm et k = 0,034 sem^{-1}.

2.2.1.2. Détermination du facteur de variation saisonnière

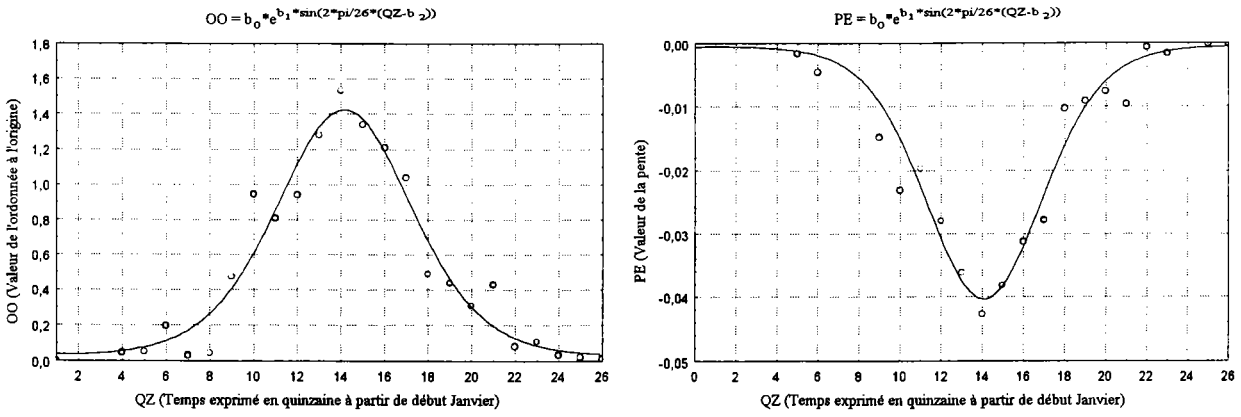
Des relations linéaires entre la VC et la taille peuvent être établies pour chaque date de mesure, ce qui revient à montrer l'existence d'une indépendance entre la taille et la variation saisonnière. Si la VC évolue en fonction de la date, cela veut donc dire que se sont les paramètres $\mathbf{b_0}$ et $\mathbf{b_1}$ qui sont modulés en fonction du temps.

Nous avons donc cherché à savoir comment évoluaient b_0 et b_1 au cours de l'année.

Pour ce faire, toutes les régressions linéaires de type $VC = b_0 + b_1.H$ ont été calculées, et ce pour chaque quinzaine de la période d'étude. Nous avons choisi d'exprimer le temps en quinzaine de façon à établir les régressions $VC = f(H)$ sur le plus grand nombre de données possible, ceci de façon à augmenter la significativité des régressions linéaires obtenues. VC est alors exprimée en $mm.quinzaine^{-1}$. En pratique, le temps est exprimé en quinzaine standardisée QZ (n° de semaine rapporté à 52). Cette démarche correspond en fait à donner une importance particulière aux valeurs de temps utilisées pour décrire la croissance (semaine, quinzaine, mois...). Les données de VC sont récupérées pour chaque classe de taille et à chaque date définie. Les régressions établies tiennent compte d'une pondération des VC récupérées en fonction du nombre d'observations contenues dans chaque classe de taille. Ceci revient en fait à donner un poids dans les régressions aux VC pour lesquelles beaucoup de données avaient été observées.

L'évolution des valeurs des ordonnées à l'origine (OO), ainsi que des pentes (PE), des différentes régressions linéaires en fonction du temps exprimé en quinzaine montre une forme en cloche, indiquant que les vitesses de croissances maximales observées sont rencontrées en juin (**Figure 33**). L'évolution cyclique observée sur les graphiques présentés peut être traduite par l'utilisation et l'application de l'équation de type sinusoïdal (**Figure 33**) proposée par Cloern & Nichols (1978).

Les valeurs estimées des constantes b_1 et b_2 pour chaque type de régression, pente/QZ et ordonnée à l'origine/QZ, sont très peu différentes l'une de l'autre dans les deux cas (**Figure 33**). Cette faible différence indique donc que les paramètres b_0 et b_1 de notre modèle $VC = b_0 + b_1.H$ subissent pour une même importance l'influence du facteur saisonnier et que la modélisation de l'évolution de b_0 et b_1 en fonction du temps est possible ($R^2 > 0,93$ pour les deux modèles) et démontrée.



Corbicula fluminea

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 25

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(22)	niveau p
OO vs (QZ)	0,942	b_0 =	0,2265	0,034	6,602	0,000
		b_1 =	1,8368	0,173	10,644	0,000
		b_2 =	7,6575	0,177	43,232	0,000
PE vs (QZ)	0,932	b_0 =	-0,0044	0,001	-4,559	0,000
		b_1 =	2,2113	0,245	9,035	0,000
		b_2 =	7,5829	0,183	41,342	0,000

Figure 33 : Synthèse des résultats permettant la mise en évidence de la variation saisonnière des paramètres Pente (PE) et Ordonnée à l'origine (OO) des différentes régressions du type ($VC = b_0 + b_1.H$) établies pour chaque quinzaine (QZ) chez *C. fluminea*. b_0, b_1 et b_2 sont des constantes.

2.2.1.3. Détermination du facteur température

L'analyse précédente revient en fait à modéliser l'évolution de la vitesse de croissance en fonction d'un équivalent température/semaine. Ceci peut être montré par l'estimation de l'évolution de la température en fonction du temps exprimé en semaine (**Figure 34**). Dans ce cas, b_0, b_1 et b_2 correspondent respectivement à la température moyenne annuelle, l'amplitude thermique (par rapport à la température moyenne annuelle) et à un paramètre de calage du modèle tel que la fonction s'annule lorsque (Température observée = Température moyenne).

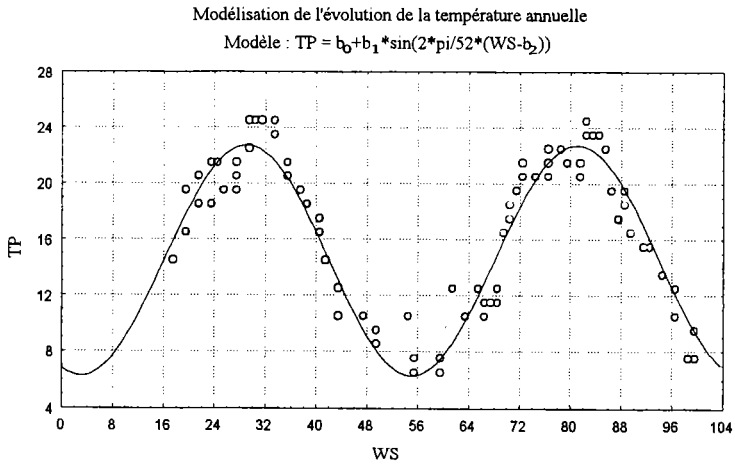


Tableau de synthèse du modèle testé. N = 90

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(87)	niveau p
Sinusoïdal	0,901	b_0 =	14,474	0,204	71,057	0,000
		b_1 =	8,227	0,292	28,159	0,000
		b_2 =	16,064	0,248	64,745	0,000

Figure 34 : Exemple de la modélisation de l'évolution de la température (TP en °C) observée en Moselle en 1997 et 1998 en fonction du temps exprimé en semaine (WS)

Cette évolution en fonction du temps sera donc régulière sur deux ou plusieurs années différentes et ne pourra donc refléter des événements particuliers tels que des températures basses pendant un grand laps de temps en plein été par exemple.

Aussi, l'idée de faire intervenir dans le modèle VC = f(H) l'influence des variations de température observée a t il été proposé (Moreteau & Khalanski, 1994). La fonction utilisée est caractérisée par des valeurs particulières de température qui correspondent à l'existence d'une valeur de température optimale T_{opt} au dessus et en deçà de laquelle la croissance diminue, et de température maximale T_{max} à partir de laquelle la croissance est nulle.

La fonction thermique G(T) peut s'écrire :

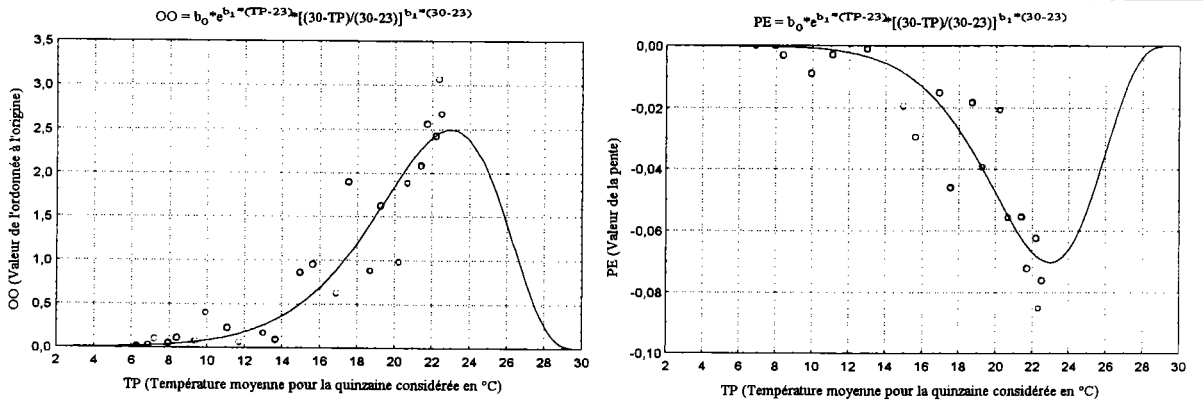
$$G(T) = e^{(b_0.(T-Topt))}.((T_{max}-T)/(T_{max}-T_{opt}))^{b_0(T_{max}-T_{opt})}$$

avec : $G(T_{opt}) = 1$ $G(T_{max}) = 0$ T_{opt} et T_{max} en °C b_0 une constante

Suivant la même démarche que précédemment (paragraphe 2.2.1.2.), nous avons recherché s'il existait une évolution des paramètres b_0 et b_1 en fonction de la température et, si oui, pouvait-elle être décrite par ce modèle ?

Les constantes T_{opt} et T_{max} n'ont pas été fixées lors des estimations de la valeur des paramètres. Les résultats obtenus donnaient des valeurs de T_{opt} et T_{max} quasiment égales. Cette égalité est due

selon toute vraisemblance à l'absence de valeurs observées de pente et d'ordonnée à l'origine pour des températures supérieures à 23°C. En effet, il apparaît ici que l'optimum de température de croissance de *C. fluminea* soit, sinon égale, supérieure à 23°C, la température maximale n'étant de fait jamais atteinte non plus (**Figure 16**).



Corbicula fluminea

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 25

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(23)	niveau p
OO vs (TP)	0,883	b_0 =	2,4959	0,160	15,626	0,000
		b_1 =	0,6023	0,111	5,411	0,000
PE vs (TP)	0,860	b_0 =	-0,0703	0,005	-13,119	0,000
		b_1 =	0,7767	0,178	4,345	0,000

Figure 35 : Synthèse des résultats permettant la mise en évidence de la variation saisonnière des paramètres Pente (PE) et Ordonnée à l'origine (OO) des différentes régressions du type ($VC = b_0 + b_1.H$) établies pour chaque quinzaine (QZ) chez *C. fluminea*. b_0, et b_1 sont des constantes.

A partir de ces résultats et des informations tirées de la littérature, nous avons fixé T_{opt} à 23°C et T_{max} à 30°C (McMahon, 1983 ; Morton, 1987). Comme dans le paragraphe précédent, l'évolution saisonnière des valeurs de pente et ordonnée à l'origine des différentes régressions VC = f(H) est encore ici bien décrite par le modèle (R^2= 0,88 et R^2 = 0,86).

Selon nos résultats, nous pouvons donc confirmer que **l'optimum de température pour la croissance de *C. fluminea* est très certainement voisine de 23°C.** Joy (1985) et Mattice & Wright (1986) estiment cette température optimum respectivement aux environs de 24°C et 25°C. Les températures d'eau atteintes en période estivale dans la Moselle (cf. **Tableau V**), ne pourraient donc pas être un facteur limitant au développement de l'espèce dans cet écosystème.

2.2.2. Modèles de combinaison des deux facteurs

Nous avons donc montré pour *C. fluminea* :

- qu'une relation linéaire simple décrivait correctement l'évolution de la VC maximale en fonction de la taille,
- qu'une variation saisonnière de la VC existait et qu'elle pouvait être modélisée en fonction du temps ou de l'évolution de la température,
- que cette variation saisonnière s'applique aussi bien à b_0 que b_1 pour $VC = b_0 + b_1.H$.

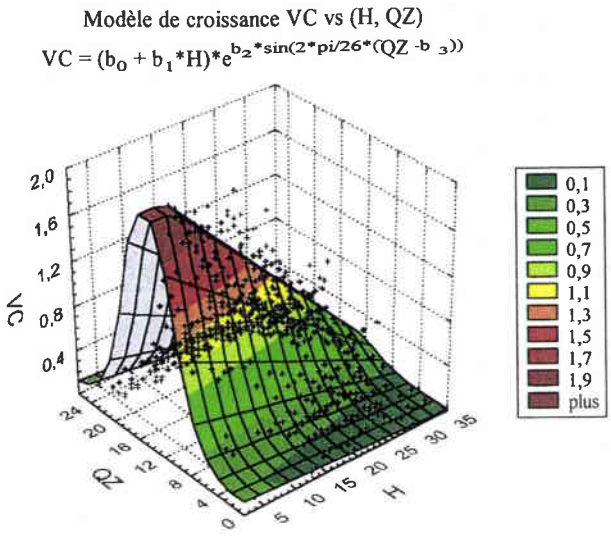
2.2.2.1. Vérification de la modulation des paramètres des régressions établies par quinzaine

Dans le cas de l'établissement des modèles combinant à la fois deux facteurs, l'estimation des constantes du modèle est réalisée au cours d'une seule et même analyse, les constantes n'étant pas indépendantes les unes des autres. Il est donc nécessaire de vérifier si la prise en compte simultanée des facteurs taille et variation saisonnière (fonction du temps = modèle VC vs (H, QZ) que nous appellerons modèle quinzaine, fonction de la température = modèle VC vs (H, TP) que nous appellerons modèle température) permet l'estimation des différentes constantes d'un modèle global de VC à partir des données observées de VC (exprimées en $mm.quinzaine^{-1}$). La modélisation de la VC est alors réalisée ici sur 559 données de VC observées.

La synthèse des résultats est présentée sur la **Figure 36** pour le modèle quinzaine et sur la **Figure 37** pour le modèle température. Dans les deux cas, l'observation des résidus permet de juger satisfaisante la relation établie. Les relations $VC_{théoriques}$ vs $VC_{observées}$ montrent une bonne variance expliquée (respectivement $R^2 = 0,82$ et 0,77). Un test t montre que la pente de chacune des deux droites n'est significativement pas différente de 1 au seuil de signification $\alpha_{0,05}$ (respectivement $p(t) = 0,87$ et 0,28).

Que ce soit pour le modèle quinzaine ou le modèle température, nous obtenons des valeurs de constantes des fonctions de variation saisonnière du même ordre de grandeur que celles obtenues respectivement sur les **Figures 33** et **35**.

Nous considérerons donc dorénavant que l'estimation des constantes de modèles généraux d'évolution de la vitesse de croissance en fonction des deux facteurs considérés simultanément est réalisable directement à partir des vitesses de croissance maximales observées à différents temps ou pour différentes températures.



Corbicula fluminea

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 559

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(555)	niveau p
VC vs (H, QZ)	0,819	b_0 =	0,5387	0,027	20,020	0,000
		b_1 =	-0,0140	0,000	-17,528	0,000
		b_2 =	1,5427	0,056	26,980	0,000
		b_3 =	7,5346	0,075	101,083	0,000

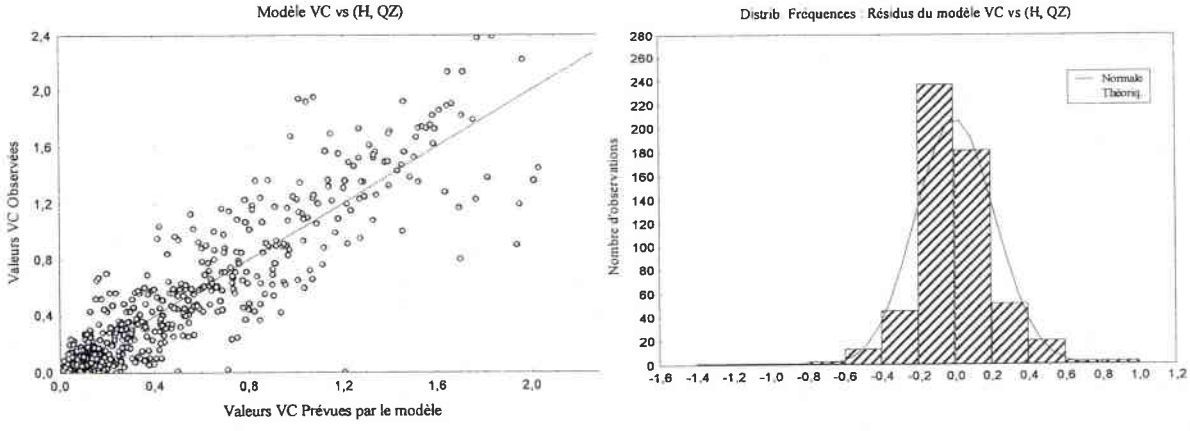
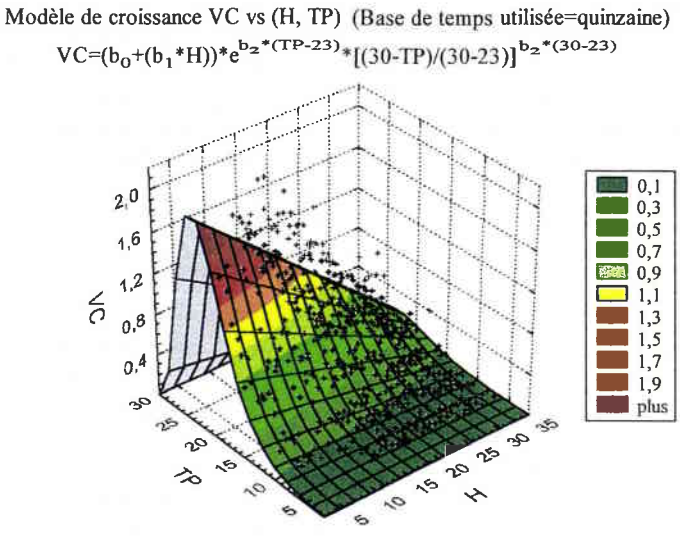


Figure 36 : Synthèse des résultats de la modélisation de la vitesse de croissance (VC en mm.quinzaine^{-1}) de *C. fluminea* en fonction de la hauteur de la coquille (H en mm) et du temps exprimé en quinzaine (QZ).



Corbicula fluminea

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 559

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(556)	niveau p
VC vs (H, TP)	0,768	b_0 =	2,1649	0,054	39,881	0,000
		b_1 =	-0,0560	0,002	-24,136	0,000
		b_2 =	0,4975	0,027	18,018	0,000

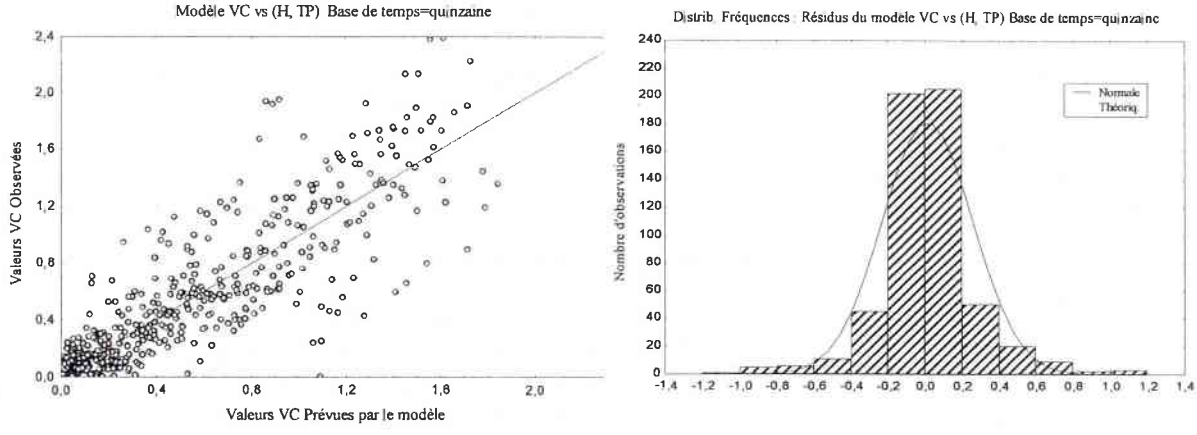


Figure 37 : Synthèse des résultats de la modélisation de la vitesse de croissance (VC en mm.quinzaine^{-1}) de *C. fluminea* en fonction de la hauteur de la coquille (H en mm) et de la température moyenne (TP en °C) pour la quinzaine considérée.

2.2.2.2. Modèles généraux de croissance de *C. fluminea*

Suite aux différentes vérifications précédentes effectuées sur les facteurs à prendre en compte (et la façon de les prendre en compte), nous pouvons établir des modèles généraux de croissance pour *C. fluminea*. Nous proposons donc deux modèles différents.

Le premier est établi sur les VC exprimées en $mm.sem^{-1}$ en fonction de la taille et du temps exprimé en semaine (= modèle semaine) (**Figure 38**). Comme nous l'avons dit précédemment, son défaut principal est de considérer l'influence saisonnière comme continue et de même niveau d'année en année. **Le modèle semaine s'écrit :**

$$VC = (b_0 + b_1 \,.\, H) \,.\, e^{b_2 \,.\, \sin(2\pi/52 \,.\, (WS - b_3))}$$

avec : VC : la vitesse de croissance en $mm.sem^{-1}$
H : la hauteur de la coquille en mm
WS : le temps exprimé en semaine
b_0, b_1, b_2 et b_3 des paramètres du modèle.

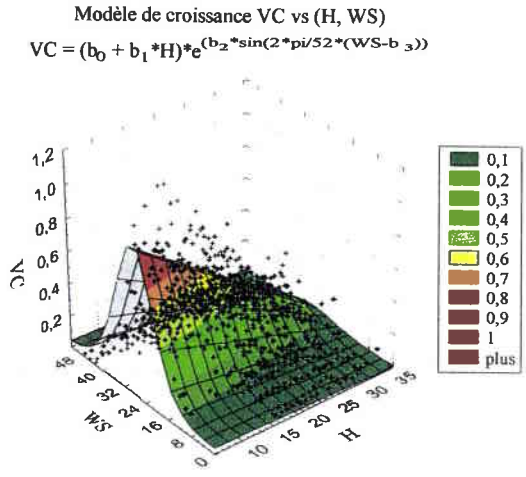
Le modèle établi en fonction de la température (**Figure 39**) permet quant à lui cette prise en compte qui se reflète immédiatement sur la VC prédite. Malgré tout, il faut noter que si cette prise en compte est immédiate, cela implique que l'information du niveau de la température soit connue. Ce modèle n'est donc utilisable que dans le cas où l'on dispose d'un suivi de température et de mesures d'individus à un instant t du passé. **Le modèle température s'écrit :**

$$VC = (b_0 + b_1 \,.\, H) \,.\, e^{b_2(TP - 23)} .[(30 - TP)/(30 - 23)]^{b_2(30 - 23))}$$

avec : VC : la vitesse de croissance en $mm.sem^{-1}$
H : la hauteur de la coquille en mm
TP : la température exprimée en °C
b_0, b_1 et b_2 des paramètres du modèle.

Le modèle température permet d'estimer la croissance d'individus dans le temps à partir de relevés quotidiens de température. Ce modèle constitue ainsi un **outil principalement analytique.** Il peut cependant aussi s'avérer prédictif dans le cas où l'on dispose d'un modèle de prévision de la température.

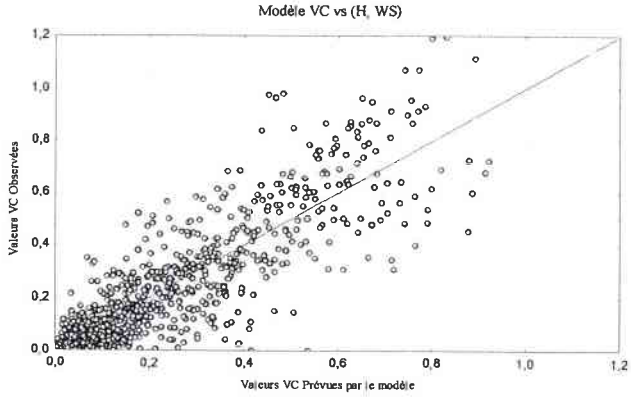
Le modèle semaine est basé sur une évolution sinusoïdale de l'importance du temps sur la vitesse de croissance. Nous avons montré que globalement la température de l'eau suivait ce type d'évolution. Dans le cas où aucun incident particulier pouvant perturber cette évolution n'intervienne, le modèle peut alors être considéré comme suffisamment efficace non seulement pour prédire la croissance des individus, mais aussi pour calculer la taille des individus en remontant dans le passé. **Le modèle semaine s'avère alors être un outil prédictif global**.



Corbicula fluminea

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 855

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(796)	niveau p
VC vs (H, WS)	0,752	b_0 =	0,2395	0,012	19,900	0,000
		b_1 =	-0,0065	0,000	-17,676	0,000
		b_2 =	1,5407	0,057	27,006	0,000
		b_3 =	14,6105	0,138	105,768	0,000



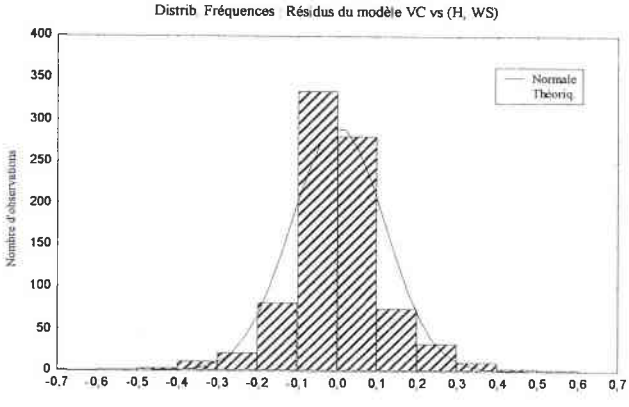
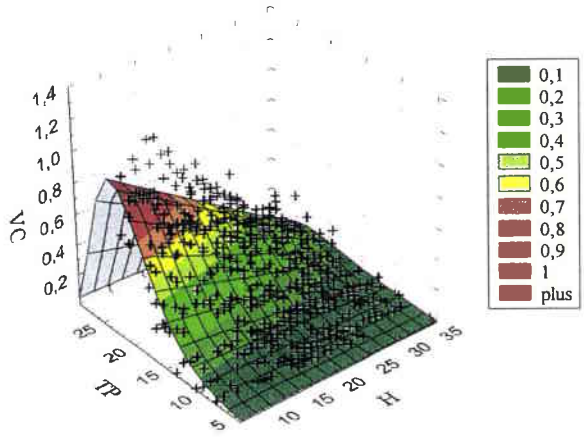


Figure 38 : Synthèse des résultats de la modélisation de la vitesse de croissance (VC en mm.semaine^{-1}) de *C. fluminea* en fonction de la hauteur de la coquille (H en mm) et du temps (WS en semaine).

Modèle de croissance VC vs (H, TP)

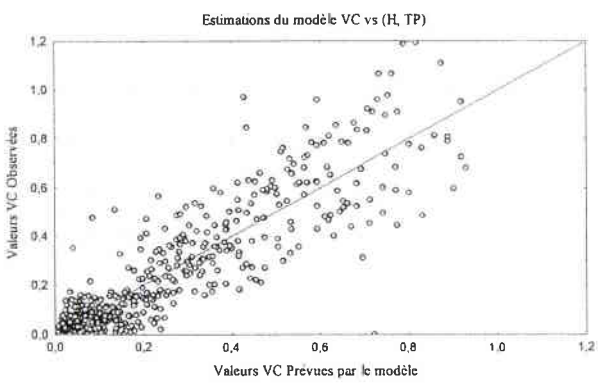
$VC=(b_0+(b_1*H))*e^{b_2*(TP-23)}*[(30-TP)/(30-23)]^{b_2*(30-23)}$



Corbicula fluminea

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 455

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(452)	niveau p
VC vs (H, TP)	0,776	b_0 =	1,1479	0,030	38,681	0,000
		b_1 =	-0,0298	0,001	-23,725	0,000
		b_2 =	0,4068	0,020	20,803	0,000



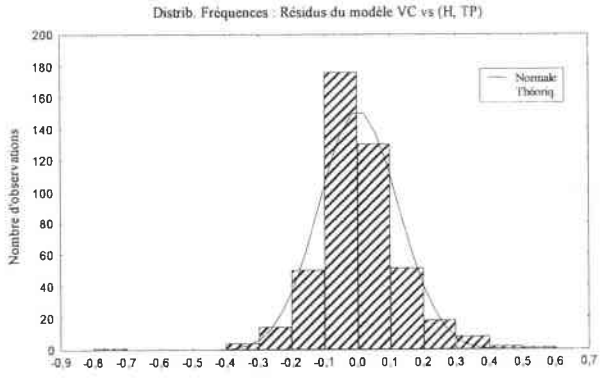


Figure 39 : Synthèse des résultats de la modélisation de la vitesse de croissance (VC en mm.semaine^{-1}) de *C. fluminea* en fonction de la hauteur de la coquille (H en mm) et de la température (TP en °C).

L'observation des résidus (**Figure 38 et 39**) témoigne de la qualité des relations établies dans les deux cas, ainsi que les régressions $VC_{théoriques}$ *vs* $VC_{observées}$ (respectivement R^2 = 0,75 et 0,78). Un test t montre que les pentes des droites ne sont significativement pas différentes de 1 au seuil de significativité $\alpha_{0,05}$ (respectivement p(t) = 0,88 et 0,75).

Il est possible à partir des deux modèles présentés d'estimer les valeurs de H_∞ et de k. Il est nécessaire pour cela de considérer la valeur de la fonction de variation saisonnière à son maximum. On obtient ainsi pour le modèle semaine H_∞ = 36,85 mm et k = 0,030 sem^{-1}, et pour le modèle

température H_∞ = 38,51 mm et k = 0,030 sem^{-1}. Le plus grand individu mesuré *in situ* mesurait 37,53 mm, taille supérieure à l'estimation de H_∞ estimée par le modèle semaine.

2.2.3. Modélisation de la croissance de *C. fluminalis*

L'établissement de la base de donnée permettant de caractériser la croissance de *C. fluminalis* est identique à celui de *C. fluminea* (cf. Paragraphe 2.2.1.1.). Cette base de données comprend ainsi 6 204 données de VC individuelle obtenues sur la période d'étude 1995-1998.

La même démarche d'analyse que celle décrite pour *C. fluminea* a été entreprise pour modéliser la croissance individuelle de *C. fluminalis*. La recherche de la meilleure relation permettant de relier la VC maximale au facteur taille nous amène à considérer une relation linéaire comme pour *C. fluminea* puisque c'est celle présentant la plus forte variance expliquée (R^2 = 0,871) (**Tableau XIII**). A partir de ces résultats, on obtiendrait pour *C. fluminalis* H_∞ = 31,1 mm et k = 0,027 sem^{-1}.

Tableau XIII : Synthèse des valeurs des différentes constantes estimées des trois modèles testés (voir texte) en vue d'établir la meilleure relation VC = f(H) pour *C. fluminalis* (N = 22). VC : vitesse de croissance maximale en $mm.sem^{-1}$; H : hauteur de la coquille en mm.

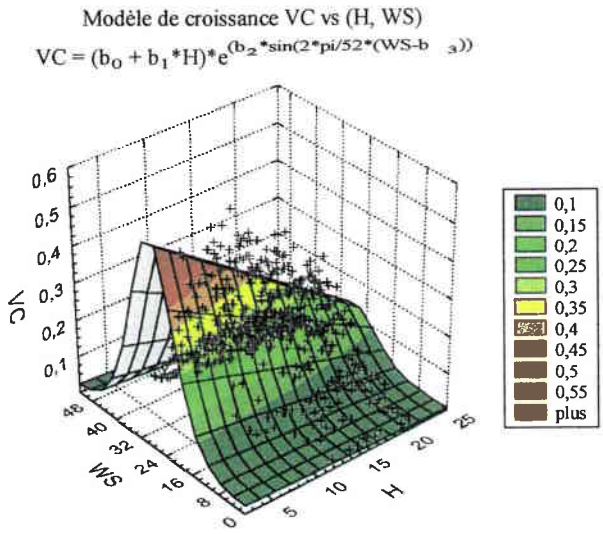
Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(20)	niveau p
Bertalanffy	0,871	b_0 =	0,841	0,035	23,784	0,000
		b_1 =	-0,027	0,002	-11,622	0,000
Exponentiel	0,828	b_0 =	0,945	0,064	14,719	0,000
		b_1 =	-0,054	0,006	-9,225	0,000
Gompertz	0,652	b_0 =	0,068	0,005	14,032	0,000
		b_1 =	25,224	0,839	30,039	0,000

Après avoir vérifié l'existence d'une variation saisonnière (résultats non présentés) influant sur les paramètres b_0 et b_1 du facteur taille que ce soit en fonction du temps (exprimé en semaine) ou de la température, nous avons établi, comme pour *C. fluminea*, deux modèles de vitesse de croissance combinant les facteurs taille et variation saisonnière.

Ne disposant d'aucune information sur la température optimale de *C. fluminalis* ni sur la température maximale à partir de laquelle la croissance est stoppée, nous avons recherché en fonction de nos données quelles pouvaient être les valeurs de ces constantes. Nous avons donc testé la fonction thermique (cf. paragraphe 2.2.1.3.) en établissant la relation VC_{max} = f(TP) en fixant la constante T_{max} à 30°C comme pour *C. fluminea*. Nous obtenons ainsi une valeur de T_{opt} estimée à 22,6°C (N = 19 ; R^2 = 0,917 ; $p < 10^{-3}$). Ces valeurs de T_{max} et T_{opt} ont ainsi été fixées lors de l'estimation des constantes du modèle de croissance prenant en compte une variation saisonnière fonction de la température.

Les caractéristiques des modèles semaine et température pour *C. fluminalis* sont présentées respectivement sur les **Figures 40** et **41**.

Comme précédemment dans le cas de *C. fluminea*, les régressions $VC_{théoriques}$ *vs* $VC_{observées}$ établies ici pour le modèle semaine et température (respectivement $R^2 = 0,77$ et 0,85) ont une pente significativement non différente de 1 au seuil de signification $\alpha_{0,05}$ (respectivement p(t) = 0,28 et 0,77). Nous noterons cependant que le modèle température semble mieux décrire l'évolution de la VC ($R^2 = 0,854$) que le modèle semaine ($R^2 = 0,767$).



Corbicula fluminalis

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 469

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(465)	niveau p
VC vs (H, WS)	0,767	b_0 =	0,1168	0,008	14,374	0,000
		b_1 =	-0,0036	0,000	-11,295	0,000
		b_2 =	1,6264	0,072	22,432	0,000
		b_3 =	14,7057	0,163	90,103	0,000

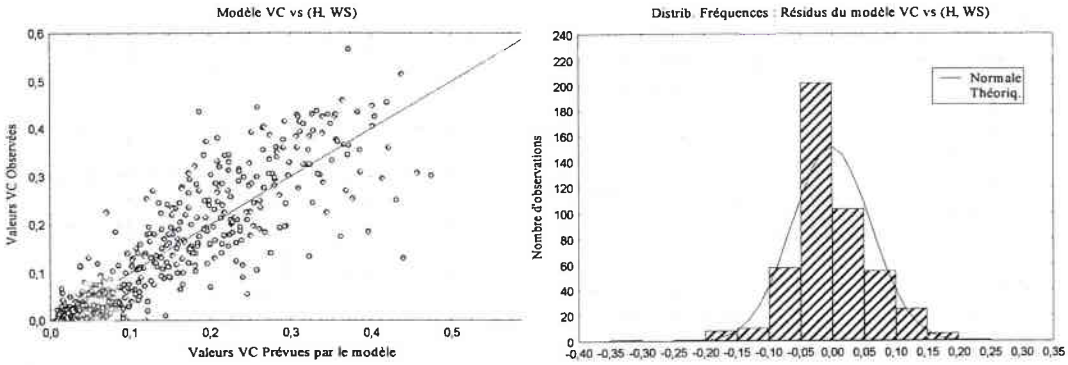
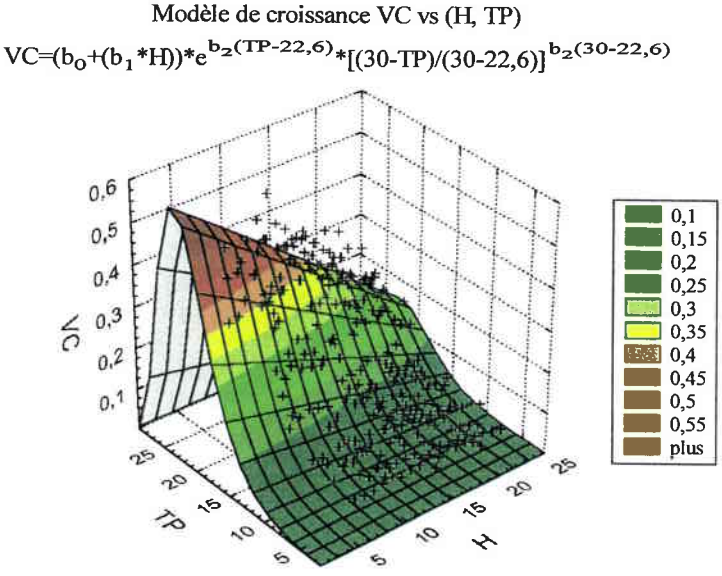


Figure 40 : Synthèse des résultats de la modélisation de la vitesse de croissance (VC en mm.semaine^{-1}) de *C. fluminalis* en fonction de la hauteur de la coquille (H en mm) et du temps (WS en semaine).



Corbicula fluminalis

Tableau de synthèse du modèle testé. N = 278

Type modèle	R^2	Estimation des constantes		Erreur Type	t(275)	niveau p
VC vs (H, TP)	0,854	b_0 =	0,6250	0,019	32,094	0,000
		b_1 =	-0,0188	0,001	-16,464	0,000
		b_2 =	0,5816	0,031	18,844	0,000

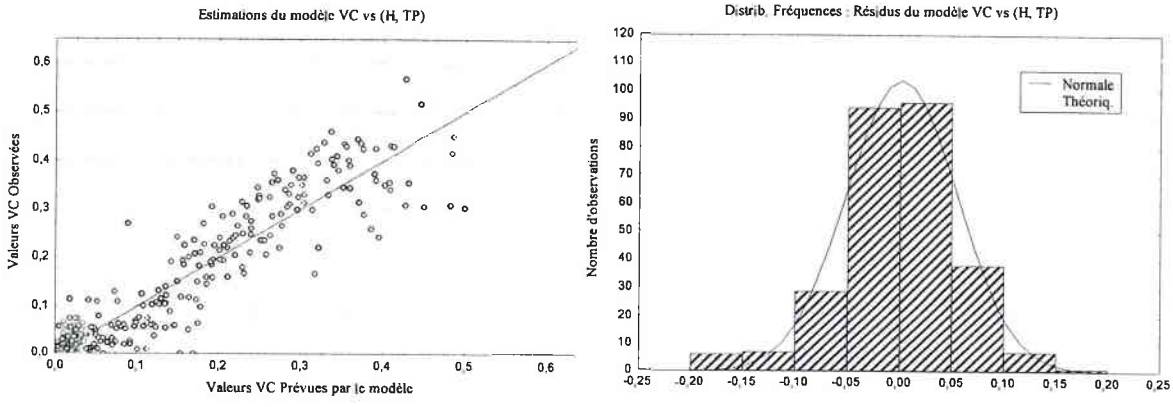


Figure 41 : Synthèse des résultats de la modélisation de la vitesse de croissance (VC en mm.semaine^{-1}) de *C. fluminalis* en fonction de la hauteur de la coquille (H en mm) et de la température (TP en °C).

Suivant la même procédure que pour *C. fluminea* (cf. paragraphe 2.2.2.2.) nous pouvons estimer les valeurs de H_∞ et de k. Nous obtenons ainsi pour le modèle semaine H_∞ = 32,44 mm et

$k = 0{,}018$ sem^{-1}, et pour le modèle température $H_\infty = 33{,}24$ mm et $k = 0{,}018$ sem^{-1}. Le plus grand individu observé *in situ* mesurait 26 mm, taille se situant bien en deçà de valeurs estimées de H_∞.

2.2.4. Validité des modèles généraux proposés pour *C. fluminea* et *C. fluminalis*

Nous disposons maintenant de deux types de modèles permettant de décrire la VC d'individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* en fonction (1) de la taille et (2) du temps considéré dans l'année (exprimé en semaine) ou de la température de l'eau.

Ces modèles ont été établis, pour chaque espèce, à partir de données de VC maximale observée sur l'ensemble des périodes de suivi tout site confondu. Nous devons donc à présent vérifier dans quelle mesure les prédictions de croissance calculées au moyen des deux modèles sont conformes aux données mesurées.

2.2.4.1. Validité des prédictions sur une courte période

La croissance de certains individus pouvant être soumise à l'influence de facteurs que nous n'avons pas pris en compte dans nos modèles, nous avons sélectionné, pour chaque site, l'ensemble des individus dans toutes les classes de taille présentant une croissance maximale, que ce soit pour une date ou une température donnée.

Pour chaque couple de données à un temps t sur un intervalle de temps (i) extrait de la base de départ (H_t, H_{t+i} mesurées à t et t_{+i} ou pour des températures observées TP_t et TP_i), la VC théorique et la hauteur théorique au temps i ($H_{théo}$) ont été calculées en fonction des paramètres des différents modèles établis. Il est alors possible, pour chaque site et chaque modèle utilisé, de réaliser une régression du type $H_{théo} = f(H_{obs})$ avec H_{obs} la hauteur correspondant à H_{t+i}. La différence de temps prise en compte entre deux mesures varie de 15 jours à 1 mois.

Pour chaque modèle appliqué à chaque site, un test sur la pente de la droite de régression $H_{théo} = f(H_{obs})$ est alors réalisé et permet de vérifier si celle-ci est non différente de 1 au seuil de signification α choisi. Dans le cas où la pente n'est pas significativement différente de 1, le modèle sera considéré comme décrivant correctement la croissance des individus de *C. fluminea* (**Tableau : XIV**).

Les individus dont la croissance a été suivie sur le site du Saulcy étant différents en 1995/1996 et 1997/1998, ceux-ci ont été séparés en deux groupes et traités séparément (cf. **Tableau XIV**).

Tableau XIV : Synthèse des résultats des régressions linéaires Hauteurs théoriques = f(Hauteurs observées) établies pour *C. fluminea* pour les trois sites d'études après application des deux modèles de croissance définis (voir texte). ns : non différent, * différent, au seuil de signification α 0,05 ; ** différent au risque α 0,01.

Modèle en fonction du temps en semaine	Pente	Ordonnée origine	Ecart sur pente	Ecart sur Ord. origine	r	ddl	N	Test t sur la pente	p(t)	
Moselle	1,001	0,010	0,002	0,011	0,999	437	439	0,31	0,75	ns
Cattenom	1,010	-0,349	0,004	0,026	0,997	355	357	2,24	0,03	*
Saulcy 95/96	1,009	0,117	0,007	0,036	0,997	136	138	1,32	0,19	ns
Saulcy 97/98	0,986	0,478	0,002	0,010	0,999	506	508	9,02	0,00	**
Modèle en fonction de la température										
Moselle	1,005	0,036	0,003	0,013	0,999	437	439	1,75	0,08	ns
Cattenom	0,993	0,282	0,004	0,022	0,998	355	357	1,93	0,05	ns
Saulcy 95/96	1,018	0,085	0,009	0,047	0,995	136	138	1,99	0,05	ns
Saulcy 97/98	0,982	0,704	0,002	0,011	0,999	506	508	9,95	0,00	**

Le même type de régression linéaire et d'analyse a été réalisée sur les données concernant *C. fluminalis*. La synthèse des différentes régressions en fonction des résultats obtenus par les différents modèles pour les différents lots d'individus est présentée dans le **Tableau XV**.

Tableau XV : Synthèse des résultats des régressions linéaires Hauteurs théoriques = f(Hauteurs observées) établies pour *C. fluminalis* pour les trois sites d'études après application des deux modèles de croissance définis (voir texte). ns : non différent, * différent, au seuil de signification α 0,05 ; ** différent au risque α 0,01.

Modèle en fonction du temps en semaine	Pente	Ordonnée origine	Ecart sur pente	Ecart sur Ord. origine	r	ddl	N	Test t sur la pente	p(t)	
Moselle	0,998	0,099	0,002	0,008	0,999	358	360	1,07	0,28	ns
Cattenom	1,010	-0,143	0,003	0,012	0,999	276	278	3,24	0,00	*
Saulcy 95/96	1,023	-0,406	0,003	0,015	0,999	250	252	7,16	0,00	**
Saulcy 97/98	0,998	0,094	0,002	0,007	0,999	284	286	1,15	0,25	ns
Modèle en fonction de la température										
Moselle	0,997	0,179	0,002	0,009	0,999	358	360	1,42	0,15	ns
Cattenom	1,003	0,101	0,003	0,011	0,999	276	278	0,86	0,39	ns
Saulcy 95/96	1,025	-0,393	0,004	0,018	0,998	250	252	6,32	0,00	**
Saulcy 97/98	0,997	0,174	0,002	0,009	0,999	284	286	1,43	0,15	ns

Compte tenu du nombre élevé de mesures prises en compte dans les différentes régressions et les valeurs élevées des coefficients de corrélation, nous pouvons globalement conclure que les

modèles établis permettent de prédire correctement la croissance des individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* pour les sites de la Moselle et Cattenom. Il semble néanmoins que la VC est sensiblement mieux prédite à Cattenom par le modèle température que le modèle semaine. Ceci pourrait être mis en relation avec les conditions environnementales particulièrement changeantes en fonction de l'utilisation des circuits (cf. paragraphe 5.2. de la caractérisation physico-chimique des sites) et de la qualité d'eau injectée au niveau du site d'étude (eaux de Moselle ou eaux échauffées provenant de la retenue du Mirgenbach).

Des différences très nettes sont en revanche observables pour les régressions établies à partir des individus de *C. fluminea* et de *C. fluminalis* du Saulcy.

Si les modèles semaine et température semblent bien prédire la croissance des individus de *C. fluminea* suivis en 1995/1996, la prédiction n'est pas satisfaisante pour les individus suivis en 1997/1998 (cf. **Tableau XIV**). En revanche, on peut observer le phénomène inverse concernant les individus de *C. fluminalis* (cf. **Tableau XV**). Le site du Saulcy semblerait donc s'individualiser par rapport aux sites de la Moselle et Cattenom, les faits observés pouvant être le résultat d'une variation inter-populationnelle importante mais aussi d'une variation inter-annuelle de certains facteurs environnementaux non identifiés.

2.2.4.2. Validité des prédictions sur plusieurs années

Nous avons montré dans le paragraphe précédent que la croissance des individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* pouvait être prédite sur une courte période de temps avec une bonne efficacité.

Afin de vérifier l'efficacité des modèles de croissance maximale basés sur les seuls effets taille et variation saisonnière, nous avons continué le suivi de la croissance des individus sur les sites de la Moselle et Cattenom en 1999. Une évaluation de la croissance de chaque individu sur une période d'au plus trois ans a été réalisée en initialisant les modèles à partir de la première mesure de taille obtenue *in situ* à une date précise au début du suivi. Les données de températures *in situ* mesurées à chaque date ont été utilisées pour le calcul des vitesses de croissance successives de chaque individu. A une date t+i, la vitesse de croissance théorique est calculée en fonction de la taille $H_{théo}$ calculée au temps t. Au terme de la simulation, nous étudions l'évolution des moyennes des rapports $H_{théo}/H_{obs}$ de chaque individu suivi et la moyenne des rapports $H_{théo}/H_{obs}$ de tous les individus à chaque date prise en compte.

Sur la totalité de la période de suivi, les deux modèles surestiment la taille des individus, que ce soit pour *C. fluminalis* ou *C. fluminea*. Cette surestimation était prévisible car toute notre démarche de modélisation est basée sur l'estimation de la VC maximale moyenne des deux espèces et que différents facteurs, non pris en compte, sont susceptibles d'intervenir tels que la densité, la qualité trophique, la reproduction, etc....

Nous avons cependant vérifié :

(1) que cette surestimation moyenne de la taille est indépendante de la taille initiale,

(2) que l'importance de cette surestimation moyenne est proportionnelle à la durée d'application du modèle.

En première approche, nous donnons donc à titre indicatif les pourcentages moyens de surestimations de la taille des individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* par an évalués à partir de toutes les données de taille observées et calculées à partir de l'application des modèles de croissance (**Tableau XVI**).

Tableau XVI : Synthèse des surestimations moyennes de la taille en fonction de l'application des deux modèles de croissance définis pour *C. fluminea* et *C. fluminalis*.

	C. fluminea		*C. fluminalis*	
	Modèle semaine	Modèle température	Modèle semaine	Modèle température
1ère année	0,8 à 4,4 %.an^{-1}	3,4 à 8,3%.an^{-1}	1,5 à 4,6%.an^{-1}	5,2 à 6,3%.an^{-1}
2ème année	0,8 à 6,6 %.an^{-1}	9,4 à 9,8%.an^{-1}	5,8 à 9,4%.an^{-1}	7,3 à 9,8%.an^{-1}
3ème année	6,6 à 7,4 %.an^{-1}	9,4 à 9,8%.an^{-1}	5,8 à 9,4%.an^{-1}	7,3 à 9,8%.an^{-1}

Globalement, on peut vérifier que le modèle semaine a tendance à moins surestimer la croissance des individus sur l'espace d'une année. Les écarts entre les surestimations pour une année donnée sont en revanche plus importants pour le modèle semaine que pour le modèle température. Ceci peut s'expliquer par la non prise en compte de variations inter-annuelle et inter-stationnelle de la température par le modèle semaine. Cette prise en compte de la température permet ainsi d'obtenir une surestimation plus constante avec le modèle température et pourrait donc faciliter le calcul d'un facteur de correction à appliquer aux estimations de croissance d'une population de *Corbicula*.

2.3. Paramètres pouvant influencer la croissance

2.3.1. Concentration en chlorophylle –a

Selon Moreteau et Khalanski (1994) la croissance de *D. polymorpha* serait affectée par des concentrations en chlorophylle –a inférieure à 4 µg.l^{-1}.

L'intégration de ce facteur de variation de la vitesse de croissance peut être réalisée grâce à l'utilisation d'une fonction de saturation F(c) du type Michaelis-Menten :

$F(c) = C / (Kc + C)$ avec C la concentration en chlorophylle –a en $\mu g.l^{-1}$

K(c) la constante de demi-saturation telle que $F(Kc) = 0,5$

Ce type de relation entre la VC et C a été recherchée pour *C. fluminea* et *C. fluminalis*. Nous avons donc établi pour chaque espèce la relation $VC_{max} = f(C)$ et déterminé les paramètres des régressions.

Pour *C. fluminea*, nous avons déterminé $K(c) = 2,04\ \mu g.l^{-1}$ ($R^2 = 0,86$; $N = 9$; $p < 10^{-2}$).

Pour *C. fluminalis*, $K(c) = 1,19\ \mu g.l^{-1}$ ($R^2 = 0,94$; $N = 7$; $p < 10^{-2}$).

Nous montrons donc que selon nos données, aucune influence de la concentration en chlorophylle –a sur la VC de *C. fluminea* et *C. fluminalis* ne semble exister si on se réfère aux données observées de teneur en chlorophylle –a lors de nos analyses physico-chimiques. Cette influence devrait être prise en compte uniquement si des teneurs en chlorophylle –a en dessous de $2\ \mu g.l^{-1}$ étaient observées en période de croissance.

2.3.2. Reproduction

La superposition des vitesses de croissance observées et calculées par le modèle température pour les individus matures (taille > 11 mm) de *C. fluminalis* suivis dans la Moselle et Cattenom permet d'illustrer que si le modèle répercute l'augmentation de la vitesse de croissance des individus dans la deuxième moitié du mois de juin (**Figure 42**), un décalage très net entre les VC observées et les VC théoriques est visible à partir de fin août. La superposition des taux d'incubation observés à Argancy en 1998 permet de se rendre compte que, outre la diminution de température, il semble que la période de reproduction influe comme un facteur limitant la croissance de bon nombre d'individus (cf. **Figure 42**).

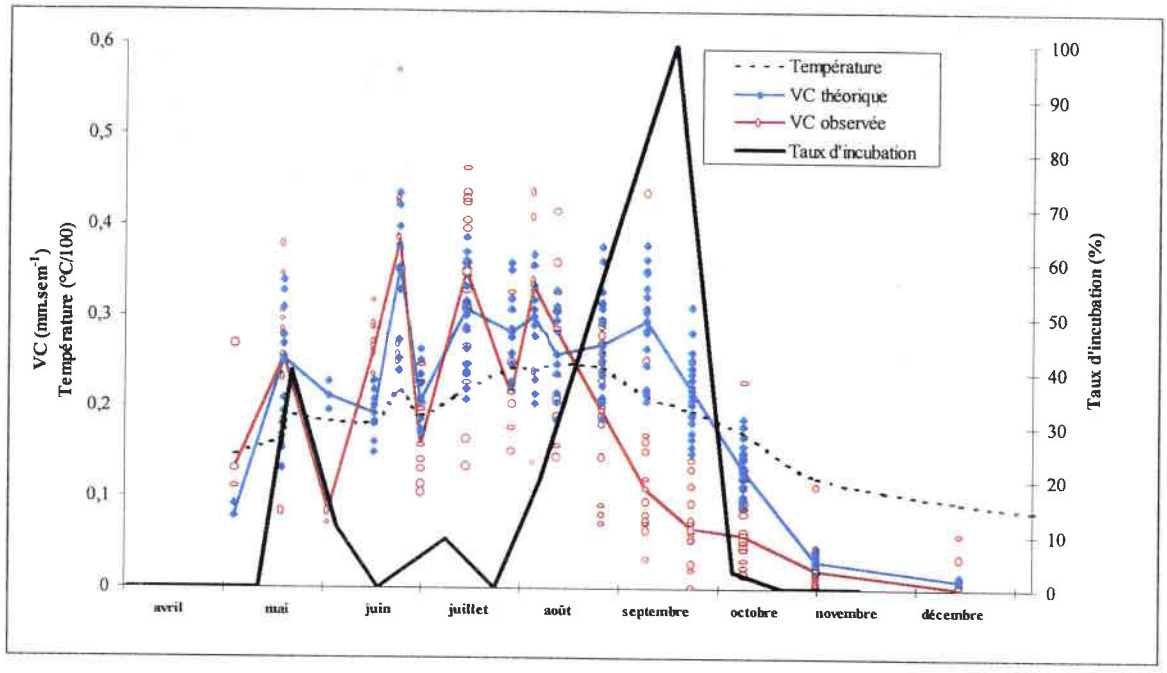


Figure 42 : Evolution des vitesses de croissance (VC) observées et théoriques calculées avec le modèle température pour les individus adultes de *C. fluminalis* suivis dans la Moselle et Cattenom. Les médianes des donnés de VC observées et VC théoriques sont reliées par des courbes. Les valeurs de température ont été divisées par 100 de façon à pouvoir les représenter sur l'axe des ordonnées gauche. Les taux d'incubations présentés correspondent à ceux observés à Argancy en 1998.

La disparité des VC observées par rapport aux VC théoriques début septembre montre qu'une grande variabilité inter-individuelle existe particulièrement à cette époque puisque la VC observée minimale est d'environ 0,05 mm.sem^{-1} alors que la plus forte est de plus de 0,4 mm.sem^{-1}. En revanche, les VC prédites ne présentent pas une telle amplitude, indiquant que la distribution des tailles des individus est continue.

Si la période de reproduction semble être un facteur important à prendre en compte dans la modélisation de la croissance des individus, nous ne pouvons malheureusement proposer aucune relation permettant de traduire ce phénomène.

2.3.3. La densité

Compte-tenu des observations *in situ*, trois compartiments A, B, C renfermant respectivement 1 800 ind. m^{-2}, 7 400 ind. m^{-2} et 14 400 ind. m^{-2} de *C. fluminalis* ont permis la mise en évidence d'un effet densité sur la croissance de certains individus appartenant aux mêmes classes de taille dans chaque compartiment et choisis comme témoins. Les lots d'individus témoins présents dans chaque compartiment et sur lesquels sont régulièrement fait des mesures de taille permettent une comparaison directe de la vitesse de croissance observée moyenne (VCO moyenne) de chaque lot.

La comparaison des VCO moyennes à différentes dates est réalisée grâce à des tests ANOVA en adoptant l'hypothèse H_0 (pas de différence significative entre les VCO moyennes) pour un risque $\alpha = 5\%$. Un test Tukey HSD est utilisé pour comparer les VCO moyennes deux à deux.

L'analyse de l'évolution des VCO moyennes en fonction du temps (**Figure 43**) montre qu'une différence significative est déjà mise en évidence au bout de 15 jours d'expérience entre les compartiments A, B et le compartiment C ($F_{(2, 78)} = 3,90$). Cette différence est d'autant plus marquée lors de la deuxième quinzaine de juin alors que les individus sont en période de forte croissance.

Suite à une diminution générale des vitesses de croissance certainement à mettre en relation avec une baisse de température début juillet, les individus du compartiment A s'individualisent (test Tukey HSD, $p<10^{-3}$) par rapport à ceux des compartiments B et C qui ne se différencient pas (test Tukey HSD, p=0,28).

Des différences significatives sont par la suite observées entre les trois compartiments fin août ($F_{(2, 78)} = 44,9$) et début septembre ($F_{(2, 78)} = 55,7$).

Aucune différence n'est observable entre les trois compartiments à partir de fin septembre du fait du ralentissement hivernal de la vitesse de croissance des individus.

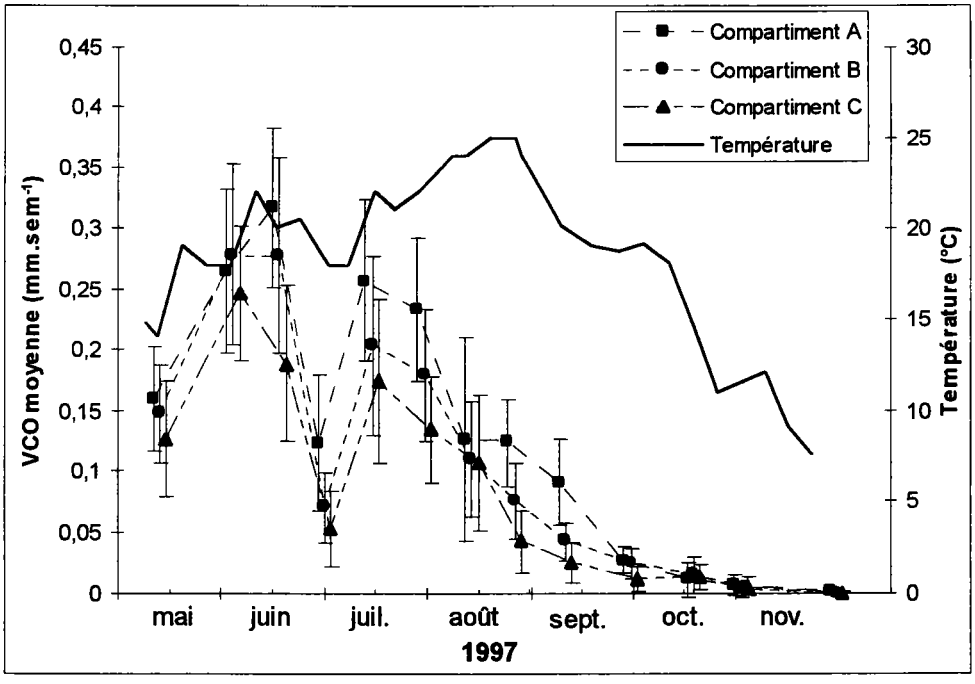


Figure 43 : Evolution de la température et de la moyenne de vitesses de croissance observées pour chaque lot de *C. fluminalis* élevées en cage à des densités d'individus différentes (compartiment A, B, C respectivement de la plus faible à la plus forte densité).

Il apparaît donc clairement qu'un facteur densité est susceptible de faire varier la croissance des individus. Ce phénomène pourrait ainsi limiter le développement des populations de *C. fluminalis*, cette espèce ayant déjà été recensée plusieurs fois dans la Moselle en des densités de l'ordre de 14 000 ind.m^{-2}.

3. CONFRONTATION ET ANALYSE DES DIFFERENTS RESULTATS OBTENUS

A posteriori, il est possible de faire des rapprochements entre les différentes informations que nous avons pu rassembler concernant quelques traits biologiques de *Corbicula* dans la Moselle.

L'établissement des relations taille/poids montre que ***C. fluminea* en Moselle alloue plus d'énergie dans la fabrication de matière** que les individus de l'espèce présents dans le Sud-Ouest de la France (Dubois, 1995).

***C. fluminea* et *C. fluminalis* n'incubent pas au maximum de leur capacité avant environ mi-septembre**. A la différence de nos observations dans la Moselle, il est à noter que la principale période de reproduction (maximum de pourcentage d'individus gravides et maximum de larves incubées) de *C. fluminea* dans la Garonne se situe au printemps. Il semble donc que l'importance de la reproduction puisse être reliée à la température, celle-ci étant clémente bien plus tôt dans le Sud-Ouest que dans le Nord-Est de la France. Ainsi Aldridge & McMahon (1978) ont montré que la reproduction de *C. fluminea* est initiée quand la température de l'eau atteint 19°C. Cette limite ne semble pas stricte et serait variable (16 à 24°C) suivant les populations étudiées (Cataldo & Boltovskoy, 1999). Cataldo & Boltovskoy (1999) émettent l'hypothèse que la température de l'eau, bien que prépondérante, ne serait pas le seul facteur initiant la reproduction. La majorité des études sur la reproduction et la croissance de *C. fluminea* ont été réalisées dans des cours d'eau dont la moyenne de température annuelle varie de 17 à 24°C (Aldridge & Mc Mahon, 1978 ; Britton & Morton, 1986 ; Cataldo & Boltovskoy, 1999 ; Eng, 1979 ; Ituarte, 1985 ; Morton, 1977 ; Williams & McMahon, 1986). La température annuelle moyenne de la Moselle se situant aux alentours de 14°C, il paraît donc envisageable de supposer que **les conditions thermiques de la Moselle au printemps ne permettent pas à la majorité des individus de se reproduire tôt dans l'année**. Ceci expliquerait que la reproduction principale des individus ait lieu fin d'été/début automne.

L'évolution de la condition corporelle en fonction du temps et les résultats obtenus sur la croissance permettent de mettre en évidence que la période de prise de poids (en relation avec la gamétogenèse) coïncide avec la période de croissance chez *C. fluminea* et *C. fluminalis* au mois de juin. La perte de poids (en relation avec l'activité incubatrice) débute aux alentours de début juillet et se poursuit semble-t-il jusque septembre. King *et al.*, (1986) ont montré que les larves de *C. fluminea* incubées ne présentaient aucune activité de filtration, contrairement aux juvéniles dès leur libération. La perte de poids observée pourrait ainsi être due au fait que les larves se nourrissent grâce à des cellules sécrétrices hémibranchiales maternelles (Britton & Morton, 1982 ; Doherty *et al.*, 1987), et puisent ainsi dans les réserves de la mère. C'est précisément lors de cette

période que les modèles de croissance que nous avons établis semblent le moins bien prédire la croissance observée. **Il existe donc un lien entre perte de poids, incubation des larves et diminution accrue de la croissance à la fin de l'été**.

La modélisation de la vitesse de croissance des individus basée sur des vitesses de croissance calculées sur un temps relativement court (2 semaines) ne permet pas d'englober la variabilité inter-individuelle de la croissance de certains individus pouvant être soumis ponctuellement à l'influence de certains facteurs.

L'influence d'un facteur particulier sur la croissance serait masquée par les facteurs prépondérants tels que le facteur taille ou le facteur de variation saisonnière si tous les individus étaient soumis de façon synchrone à celui-ci. Dans ce cas, la part de variabilité due à ce facteur serait prise en compte dans les valeurs des constantes des fonctions prépondérantes (taille et variation saisonnière) estimées lors de la réalisation du modèle de croissance. Cependant, la principale période de reproduction de *C. fluminalis* et *C. fluminea* plus ou moins étalée à la fin de l'été (cf. chapitre II paragraphe 2.1.3.) reflète un asynchronisme marqué de la reproduction des individus (Kraemer & Galloway, 1986). Cette constatation implique que **des individus de même taille, ou de taille très proche, peuvent ou non refléter l'influence du facteur reproduction sur la croissance à un moment donné**. La grande variabilité inter-individuelle induite par ce phénomène n'est alors pas prise en compte dans nos modèles de croissance et explique ainsi les écarts de prédiction de croissance observés (cf. chapitre II paragraphe 2.3.2.).

La **reproduction est donc un des facteurs prédominants permettant d'expliquer le ralentissement rapide de croissance de certains individus à la fin de l'été**. Il serait ainsi souhaitable de pouvoir définir une fonction particulière permettant de traduire l'influence de la reproduction sur la vitesse de croissance.

Si le facteur reproduction ne peut être relié à la vitesse de croissance par une fonction simple, seule la modélisation de la croissance des individus sur une base de temps annuelle permettrait de prendre en compte ce facteur. De tels modèles ont ainsi déjà été proposés par différents auteurs (Eng, 1979 ; Mattice & Wright, 1986 ; Morton, 1977). Les valeurs des paramètres de croissance k et H_∞ avancés par ces auteurs permet de juger de la grande variabilité inter-populationnelle existante pour *C. fluminea* (Cataldo & Boltovskoy, 1999). Cataldo & Boltovskoy (1999) préfèrent donc comparer directement les vitesses de croissance des juvéniles, ou encore les tailles atteintes en fonction de l'âge, déterminées par les différents auteurs.

Les modèles de croissance établis pour *C. fluminea* et *C. fluminalis* montrent que les vitesses de croissance maximales des juvéniles sont respectivement de 1,1 $mm.sem^{-1}$ et 0,6 $mm.sem^{-1}$ soit sur une base mensuelle de 4,4 et 2,4 $mm.mois^{-1}$. ***C. fluminea* croît donc 2 fois plus vite *que* *C. fluminalis***. Aucune comparaison ne peut être faite pour *C. fluminalis*, cependant, des vitesses de l'ordre de 2 à 6,5 $mm.mois^{-1}$ ont été calculées pour des juvéniles ($H < 10$ mm) de *C. fluminea* (Cataldo & Boltovskoy, 1999 ; Dreier & Tranquilli, 1981 ; Mattice, 1979 ; McMahon, 1983).

L'application des modèles semaine définis pour *C. fluminea* et *C. fluminalis* permet de suivre la croissance théorique des individus sur plusieurs années (**Figure 44**). Pour chaque courbe, la date à partir de laquelle le procédé a été initialisé ($H_{initiale}$ = 0,25 mm) correspond à un pic de taux d'incubation observé *in situ*.

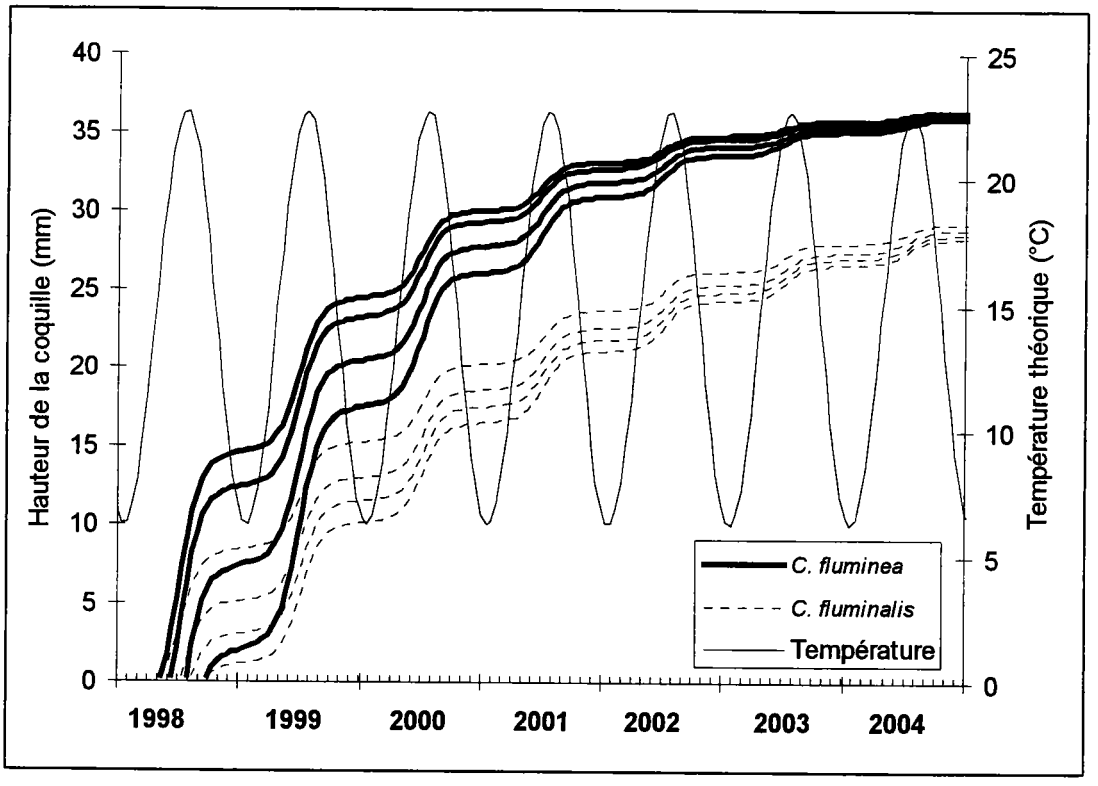


Figure 44 : Application des modèles de croissance semaine établis pour 4 cohortes de *C. fluminea* et *C. fluminalis*. La taille de libération des larves est fixée à 250 µm chez les deux espèces. Pour chaque espèce, le procédé a été initialisé en fonction des dates auxquelles les pics de taux d'incubation *in situ* ont été trouvés. Le modèle d'évolution de la température annuelle de l'eau a été établis à partir des données observées *in situ* dans la Moselle.

Les valeurs de H_∞ estimées pour *C. fluminea* varient d'environ 36,8 à 39,8 mm. Au terme de nos expériences de suivi de la croissance, les grands individus morts avaient une taille d'environ 35 à 36 mm en moyenne. Ces tailles nous permettent d'estimer la **longévité potentielle de *C. fluminea* dans la Moselle à environ 5 ou 6 ans**, valeurs supérieures à celles recensées dans la littérature et s'échelonnant de 2 à 4 ans (voir la synthèse bibliographique de Cataldo & Boltovskoy, 1999). Cependant cette espérance de vie en Moselle semble tout à fait plausible selon McMahon (1991) et les propres résultats des auteurs précités.

Les valeurs de H_∞ estimées pour *C. fluminalis* varient d'environ 32,4 à 33,2 mm. Comme dans le cas de *C. fluminea*, nous estimons selon nos observations une mortalité vraisemblable des grands individus à une taille voisine de 25 ou 26 mm. Ces tailles correspondraient à une **longévité potentielle de *C. fluminalis* dans la Moselle d'environ 5 ou 6 ans**. Cette estimation ne peut malheureusement pas être confrontée à l'heure actuelle à des résultats d'autres études. Le fait que nous n'ayons jamais trouvé dans la Moselle d'individus de taille supérieure à 26 mm peut être relié à la présence relativement récente de *C. fluminalis* dans cette rivière. L'installation des populations de *C. fluminalis* dans la Moselle pourraient ne pas être encore terminée. De plus, la mortalité importante observée *in situ* suite à l'hiver rigoureux de 1996 montre que les faibles températures pourraient influer négativement sur le développement des populations dans la Moselle. Cependant la fécondité élevée de cette espèce lui permet de recoloniser rapidement le cours.

Les populations de *C. fluminea* de la Moselle ont mieux résisté aux faibles températures de l'hiver 1996 à la différence des populations de *C. fluminalis*. Les températures hivernales seraient donc moins limitantes pour le développement des populations de *C. fluminea* que pour *C. fluminalis*. En revanche, l'existence de faibles concentrations en oxygène dissous dans la rivière en période estivale pourraient influer négativement sur la croissance et la survie de *C. fluminea* (Belanger, 1991).

Les **tailles atteintes par les individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* âgés de 1, 2 et 3 ans nés en juin** sont respectivement estimées à environ (**16, 26, 31 mm**) et (**9, 15, 21 mm**). La **taille atteinte par les individus de *C. fluminea* et *C. fluminalis* âgés de 1 an nés en septembre** est respectivement estimée à **9 mm** et **4 mm**.

La majorité des juvéniles étant libérés en automne que ce soit pour *C. fluminea* ou *C. fluminalis*, il apparaît que **ces individus ne peuvent participer à la première période de reproduction l'année suivante et ne seraient donc matures que lors de la deuxième période de reproduction.**

L'étendue des variations des résultats expérimentaux et bibliographiques obtenus sur la reproduction et la croissance met donc clairement en évidence l'**existence d'une grande variabilité inter-populationnelle pour *C. fluminea***. Cette variabilité peut être imputée à l'étroite dépendance de la reproduction et de la croissance vis-à-vis des conditions environnementales (température, niveau trophique, habitat...) ainsi que le soulignent Cataldo & Boltovskoy (1999).

1. IDENTIFICATION ET DISTRIBUTION DES ESPECES RECENSEES

1.1. Description faunistique et importance de la colonisation

Le suivi de la dynamique de colonisation des systèmes de piégeage installés dans la Moselle et la Meuse, ainsi qu'au sein des circuits des CNPE de Cattenom et Chooz B (respectivement OAR et station de pompage) nous a permis de mettre en évidence les taxons colonisant de façon plus ou moins importante les substrats artificiels installés (**Tableau XVII**).

Tableau XVII : Liste des taxons ayant colonisé les pièges artificiels placés sur les 4 sites d'étude (Moselle, Cattenom, Meuse et Chooz B). Les abondances estimées reflètent l'intensité de la colonisation en terme de surface ou de nombre d'individus observés tout au long de l'étude.

Taxons*		MOSELLE	CATTENOM	MEUSE	CHOOZ B
Spongiaires	*Spongilla lacustris*	+++	+++	-	+
Cnidaires	*Cordylophora caspia*	+++	+++	++	++
Bryozoaires	*Plumatella emarginata*	-	-	+++	+++
	Plumatella fungosa	-	-	+++	+++
	Plumatella fruticosa	-	-	+	+
	Cristatella mucedo	-	-	+	+
Gastéropodes	*Bithynia tentaculata*	+	++	+	+++
	Physa acuta	+	+++	+	+
Bivalves	*Dreissena polymorpha*	++	++	-	+
Crustacés	*Corophium curvispinum*	+	+	+++	+++
	Gammaridae	++	++	++	++
	Asellidae	+	+	+	+
Insectes	Chironomidae	++	++	+++	+++

*Classes d'abondance : +++ très abondant ; ++ abondant ; + présent ; - absent

Les résultats du recensement effectué (cf. **Tableau XVII**) permettent de mettre en évidence parmi les espèces abondamment présentes :

(1) celles caractéristiques des stations de la Meuse (rivière et CNPE) : les Bryozoaires, principalement *Plumatella emarginata* et *P. fungosa* ;

(2) celles caractéristiques des stations de Moselle (rivière et CNPE) : *Spongilla lacustris* et *Dreissena polymorpha* ;

(3) celles communes, aux différents sites : *Cordylophora caspia*, *Corophium curvispinum* *Bithynia tentaculata*, *Physa acuta*, les Gammaridae, Asellidae et les Chironomidae compte tenu du niveau de détermination systématique.

C. curvispinum est bien plus représenté sur les sites de Meuse que de Moselle. Bien que les plaques PVC utilisées se soient révélées peu efficaces dans l'estimation des fixations et de la colonisation (présence de nombreux tubes de *C. curvispinum* vides, fuite des individus lors de la remontée du piège et donc impossibilité d'estimation des densités réellement présentes...), une expertise nous a permis d'estimer une densité d'individus pour cette espèce au sein des circuits de la station de Chooz B de 123 184 ind.m^{-2}. Ces individus furent échantillonnés sur une paroi verticale et la densité observée va à l'encontre des observations de Pygott & Douglas (1989) qui estiment que *C. curvispinum* coloniserait préférentiellement les substrats horizontaux.

En terme de surface colonisée par une ou plusieurs espèces sur l'ensemble des sites étudiés, ce sont *S. lacustris*, *C. caspia*, *Plumatella* sp. et *D. polymorpha* qui apparaissent les plus représentées.

Les résultats de différentes expertises réalisées au sein même des circuits des CNPE permettent de compléter la liste faunistique du cortège d'espèces pouvant s'y développer, que ces espèces aient un mode de vie fixé ou non (**Tableau XVIII**).

Tableau XVIII : Liste des taxons recensés au sein des circuits d'amenée d'eau brute des CNPE de Cattenom et Chooz B lors de diverses expertises.

Taxons*		**CATTENOM**	**CHOOZ B**
Triclades	Dugesiidae *Dugesia*	-	++
Oligochètes		+++	+++
Achètes	Glossiphoniidae *Glossiphonia*	+	+
	Glossiphoniidae *Helobdella*	+	+
	Erpobdellidae *Erpobdella*	+	+
Gastéropodes	Valvatidae *Valvata*	+	+
	Hydrobiidae *Potamopyrgus*	+	+
	Planorbiidae	+	+
	Lymnaeidae *Lymnaea*	+	-
Bivalves	Sphaeridae *Sphaerium*	++	++
	Sphaeridae *Pisidium*	++	++
	Corbiculidae *C. fluminea*	+++	-
	Corbiculidae *C. fluminalis*	+	-
	Unionidae *Anodonta*	+	-
Insectes	Athericidae	-	+
Ephéméroptères	Ephemerellidae	-	+
	Caenidae	-	+
Hétéroptères	Aphelocheiridae	-	+
Trichoptères	Hydropsychidae	-	+

*Classes d'abondance : +++ très abondant ; ++ abondant ; + présent ; - absent

Les diverses expertises permettent de clairement démontrer (cf. **Tableau XVIII**) la présence en quantité importante de *C. fluminea* dans un ru d'eau des circuits de Cattenom. Compte tenu de la

surface échantillonnée, la densité de ***C. fluminea*** a été estimée entre 5 500 ind.m^{-2} et 6 000 ind.m^{-2}, et à seulement 100 ind.m^{-2} pour ***C. fluminalis***. **Une densité aussi importante de *C. fluminea* n'a encore jamais été observée à ce jour dans le milieu naturel (Moselle)**. Une telle densité de *C. fluminea* à l'intérieur des rus d'eau pourrait s'expliquer par le confinement des adultes et des juvéniles à l'intérieur du ru d'eau, sans que ceux-ci n'aient la possibilité de se disperser. De plus, la présence d'une couche sédimentaire de matière organique de plusieurs centimètres à la surface du plancher du ru d'eau favoriserait l'activité de nutrition des individus par l'intermédiaire du pied ("pedal-feeding"). D'après les travaux de Hakenkamp & Palmer (1999), ce mode de nutrition, combiné à l'activité de filtration, accélère significativement la croissance des individus.

Le site de Chooz B se distingue de Cattenom par la présence de plusieurs familles d'insectes, celles-ci pouvant être facilement entraînées par un phénomène de dérive jusqu'à l'intérieur de la station de pompage.

Concernant les sites de Moselle, les Triclades et les Crustacés sont également représentés dans l'OAR et dans la rivière. Seulement 12 taxons de Mollusques sont recensés (6 Bivalves et 6 Gastéropodes) dans l'OAR contre 20 dans la Moselle. De même, les seuls représentants des insectes dans l'OAR sont les Chironomidae alors que 18 familles peuvent être trouvées en Moselle.

Parmi toutes les espèces recensées sur les différents sites, il est intéressant de noter la présence d'espèces reconnues comme exotiques, à savoir *C. caspia, D. polymorpha, C. fluminea, C. fluminalis, C. curvispinum, Potamopyrgus jenkinsi* et *Physa acuta*.

De plus, nous signalons que *Physa acuta* n'a pas été recensée lors de notre étude biocénotique de la Moselle (cf. **chapitre I** de la partie Résultats - Discussions) et à notre connaissance, aucune mention de sa présence dans la Meuse n'est faite dans la littérature. Cette espèce est cependant bien établie dans les circuits d'eau de Cattenom et Chooz B.

1.2. Facteurs pouvant expliquer la distribution observée des espèces dominantes

1.2.1. *Spongilla lacustris* (Linteaux, 1758)

S. lacustris est une espèce holarctique qui est largement distribuée dans les régions plutôt froides de l'hémisphère Nord (Okland & Okland, 1996). Elle est uniquement rencontrée en eaux douces dans différents milieux : lacs, mares et eaux courantes. *S. lacustris* se présente sous différentes formes : fins revêtements (ce qui lui confère son caractère d'espèce encroûtante), masses irrégulières proliférantes ou régulières en sphère. Sa surface, caractérisée par la présence des pointes de spicules siliceux et des oscules épars, est revêtue par une membrane externe (ectoblaste) contenant des éléments contractiles et dans laquelle sont percés des pores. Son plancher est percé par des canaux inhalants et les oscules sont terminés par des canaux exhalants conférant à l'animal une grande capacité de filtration (plusieurs centaines de litres par jour et par mètre carré de surface colonisée selon Frost (1991 *in* Okland & Okland, 1995). *S. lacustris* présente une **faible sélectivité envers la nourriture** et peut ainsi se nourrir de bactéries, d'algues symbiotiques et de matières organiques en suspension (Grassé, 1973).

Les Spongiaires sont hermaphrodites, et **deux modes de reproduction** peuvent exister :

(1) **sexué** par fécondation indirecte (libération d'une larve libre parenchymula, durée de vie de 3 à 48 heures), période de reproduction fixe d'une année à l'autre et dépendante de la température de l'eau (Grassé, 1973),

(2) **asexué** par production de gemmules (forme de résistance au froid et à la dessiccation) (De Santo & Fell, 1996).

De plus, il est à noter que les spongiaires se caractérisent par un **important pouvoir de régénération**. Un fragment d'individu peut donner un autre individu complet (Grassé, 1973).

Du point de vue de son écologie, *S. lacustris* est une **espèce très tolérante à l'égard des facteurs physico-chimiques**. Il ne semble pas exister de facteurs limitant sa distribution (Barton & Addis, 1997). Les tolérances écologiques de cette espèce sont présentées dans le **Tableau XIV**.

Les valeurs de différents paramètres physico-chimiques que nous avons relevées sur les sites où *S. lacustris* est présente nous permettent de préciser les limites supérieures de tolérances : **Conductivité à 25°C (2 850 $\mu S.cm^{-1}$), Magnésium (30,3 $mg.l^{-1}$), Calcium (262 $mg.l^{-1}$), Sodium (250 $mg.l^{-1}$), Sulfates (233,7 $mg.l^{-1}$), Chlorures (679 $mg.l^{-1}$)**.

La température serait le facteur principal limitant sa distribution géographique (Okland & Okland, 1996), cependant l'espèce tolère une grande amplitude thermique (cf. **Tableau XIX**).

Tableau XIX : Tolérances écologiques de *Spongilla lacustris* établies d'après De Santo & Fell (1996), Okland & Okland (1996) et Barton & Addis (1997).

Paramètres physico-chimiques	Valeurs limites observées
pH	4,2 à 9,6
Température en ° C	6 à 27
Conductivité à 18°C en $\mu S.cm^{-1}$	4 à 761
Calcium en $mg.l^{-1}$	0,7 à 56,8
Magnésium en $mg.l^{-1}$	0 à 20,3

Le développement important de *S. lacustris* en milieu artificialisé (OAR Cattenom) pourrait être favorisé par le fait que :

(1) cette espèce **se fixe préférentiellement sur des substrats durs** (même si parfois la fixation peut être faite sur des Cnidaires ou des Bryozoaires),

(2) **aucune influence de la nature chimique du substrat** n'a encore été mise en évidence,

(3) cette **espèce est sciaphile**, un éclairement trop intense étant généralement défavorable et peut inhiber la gemmulation (Pronzato & Manconi, 1995).

Le fait que *S. lacustris* se développe moins en Meuse peut être imputé à sa sensibilité vis-à-vis

de fortes concentrations de matières en suspension (Paduano & Fell, 1997). La Meuse connaît, en effet, de fortes périodes d'envasement surtout pendant la période d'étiage. C'est probablement aussi ce même facteur qui influence l'installation plus importante de *S. lacustris* dans la station de pompage de Chooz B, où ce phénomène d'envasement est présent en de moindres proportions du fait de la circulation d'eau induite par le pompage.

1.2.2. *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771)

C. caspia est un Hydrozoaire Gymnoblastique qui se présente sous la forme de colonies constituées en un grand nombre d'individus, chacun ressemblant à une hydre de par sa structure. Les individus se rejoignent par un système de tube en branche ou système stolonaire, ce qui lui confère une forme de gazon ou d'arbrisseau. La colonie est produite au début par bourgeonnement d'un individu; mais le bourgeon grandit en formant de longues tiges avant d'avoir sa forme de nouveau polype. Les cellules le recouvrant forment un film transparent dur et brunâtre qui aide à supporter la colonie. Au niveau de la colonie, les individus se spécialisent soit dans la fonction de nutrition (hydrante), soit dans la fonction de reproduction (gonophore). Les Hydraires sont carnivores, **les hydrantes peuvent ingérer des proies de taille beaucoup plus importante qu'eux** (Dhur, 1993). Une eau avec de fortes concentrations zooplanctoniques est donc profitable au développement de la colonie.

Les colonies sont gonochoriques et se multiplient soit par **reproduction sexuée**, principalement en hiver, soit par **multiplication asexuée** le reste de l'année (Jormalainen *et al.*, 1994). Comme pour *S. lacustris*, *C. caspia* se caractérise par un **fort pouvoir de régénération** : un fragment isolé de la colonie pourra initier le développement d'une nouvelle colonie (Tardent, 1963 *in* Jormalainen *et al.*, 1994). **La durée de vie des colonies paraît être infinie** si les conditions environnementales demeurent optimales (Jormalainen *et al.*, 1994).

C. caspia est une espèce euryhaline originaire de milieux saumâtres (Franz & Jatzek, 1985). Ses exigences ioniques sont assez strictes. Les chlorures, les sels de calcium, sodium et potassium sont nécessaires à sa croissance (Franz & Jatzek, 1985). **La forte minéralisation de l'eau de Moselle permet ainsi d'expliquer le développement important de cette espèce sur le site de la Moselle, mais encore plus dans l'OAR de Cattenom soumis à l'influence des eaux très minéralisées de la retenue du Mirgenbach**. A l'inverse, la plus faible minéralisation des eaux de la Meuse explique son moindre développement.

La reproduction ne peut se dérouler sans une température d'au moins 10° C. Son optimum thermique se situe entre 18 et 26°C (Franz & Jatzek, 1985). Cependant, ***C. caspia* présente un état de résistance appelé ménonte** permettant de passer les températures trop froides ou trop chaudes (Dhur, 1993).

Comme pour *S. lacustris*, les **Cordylophores se fixent préférentiellement sur un substrat dur** dont la **nature peut être variée,** et ils sont **sciaphiles**. Ces paramètres peuvent contribuer au développement important de cette espèce dans l'OAR de Cattenom.

1.2.3. *Plumatella* (Lamarck, 1816) : *P. emarginata* (Allman, 1844) et *P. fungosa* (Pallas, 1768)

Les Plumatelles sont des **organismes sessiles**, qui se présentent sous la forme d'individus coloniaux, en majorité sédentaires. La colonie appelée zoarium se compose d'un certain nombre d'individus, les zoïdes. Pour *P. emarginata* le zoarium se présente sous la forme de tubes distincts, ramifiés en bois de cerf gazonnant, buissonnant ou massif mais gardant leur individualité avec les extrémités émarginées et fortement incrustées. En revanche, chez *P. fungosa*, les zoïdes sont adhérents mutuellement sur toute leur longueur formant des colonies denses et massives en forme de croûte et à la surface en nid d'abeilles (Mundy, 1980).

Ce sont des **microphages filtreurs**, leur alimentation de base est composée de protophytes, de protozoaires et de bactéries mais ils peuvent également se nourrir de détritus organiques.

Les Plumatelles sont hermaphrodites et vivipares. La **reproduction peut se faire selon deux modes**, l'un **sexué** (fécondation d'un ovocyte conduisant à une larve nageuse) et l'autre **asexué** par bourgeonnement et formation de statoblastes (**formes de résistance libérées dans le courant**, et destinées à se fixer = sessoblastes). Les statoblastes sont considérés comme des bourgeons de dissémination qui assurent, seuls, d'années en années la pérennité de l'espèce (Mundy, 1980).

Les Plumatelles **se développent principalement sur des substrats durs**, et on les rencontre dans des zones oligo à mesosaprobes dans des conditions hydrodynamiques moyennes. Du point de vue de leur écologie, très peu connue, il ne semble pas exister de relations entre leur présence et la température de l'eau, la vitesse du courant ou les matières en suspension. Pourtant, des biomasses de Bryozoaires plus importantes sont rencontrées dans des milieux plutôt eutrophes et turbides (Wood, 1998).

Selon Wood (1998) ces espèces sont rencontrées jusqu'à des valeurs de conductivité à 25°C de 1 600 $\mu S.cm^{-1}$. Cette valeur seuil pourrait expliquer leur absence dans les sites de la Moselle caractérisés par des valeurs de conductivité nettement supérieures.

1.2.4. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)

D. polymorpha est présente depuis de nombreuses années dans la Moselle et dans les circuits de Cattenom particulièrement. Les individus sont **fixés au substrat** par l'intermédiaire d'un byssus qui leur permet de coloniser tout type de surfaces stables. Le succès de l'invasion de différents écosystèmes par *D. polymorpha* est ainsi expliqué par sa capacité à coloniser des habitats jusqu'alors laissés vacants par tous les autres Bivalves d'eau douce (Johnson & Carlton, 1996).

Il est à noter cependant que la fixation de *D. polymorpha* sur *S. lacustris* n'a jamais été observée. Cette fixation est cependant possible sur un treillis de *C. caspia*.

Les individus fixés sont filtreurs et **se nourrissent de phytoplancton, de zooplancton (petites tailles), de bactéries ou encore de détritus organiques** (Kryger & Riisgard, 1988 ; MacIsaac *et al.*, 1995 ; Roditi *et al.*, 1996 ; Sprung & Rose, 1988).

D. polymorpha est gonochorique mais son cycle biologique est inhabituel pour un bivalve d'eau douce puisqu'il est caractérisé par un **stade larvaire planctonique permettant une dissémination importante des larves** par le courant.

Le développement de *D. polymorpha* dans la Moselle (rivière et OAR) est expliqué par l'absence de facteurs de qualité d'eau limitants (Baker *et al.*, 1993 ; Khalanski, 1997), en partie due à la forte minéralisation de l'eau. L'étude des facteurs de qualité d'eau synthétisés par les précédents auteurs ne permet pas d'expliquer la présence en très faible densité de *D. polymorpha* dans les sites de la Meuse et Chooz B bien que l'espèce soit signalée depuis plusieurs années en différents endroits du cours de la rivière (Swinnen *et al.*, 1998). La fixation des larves pourrait ne pas être efficace du fait de la nature du substrat et/ou les juvéniles fixés seraient éliminés lors des crues périodiques observées dans la rivière ?

1.2.5. Caractéristiques communes des espèces

Il apparaît que certaines des caractéristiques biologiques ou écologiques identifiées précédemment soient communes aux différentes espèces étudiées et qu'une généralisation soit possible. Cette généralisation semble être valable pour *S. lacustris*, *P. emarginata*, *P. fungosa* et *C. caspia* :

- existence dans le cycle biologique d'une phase de résistance mise en œuvre face à un stress ponctuel et permettant la pérennité de l'espèce (gemmule, ménonte, statoblaste),
- possibilité de deux types de reproduction, avec existence d'une phase planctonique permettant une dissémination naturelle de l'espèce,
- fixation préférentielle sur des surfaces stables,
- faible spécialisation du régime alimentaire.

2. CARACTERISATION DU DEVELOPPEMENT DES ESPECES SESSILES ET ENCROUTANTES

Le développement des espèces sessiles et encroûtantes sur les plaques PVC des différents pièges est abordé selon trois approches qui font chacune l'objet d'un paragraphe :

- Suivi de la fixation,
- Estimation du recouvrement et des vitesses maximales de recouvrement,
- Estimation de la croissance individuelle.

Dans chacun de ces paragraphes, nous expliquerons la démarche d'analyse des données obtenues sur les différents sites à partir d'un exemple représentatif, les traitements étant similaires pour les différentes espèces étudiées. Nous synthétiserons tous les résultats obtenus dans un quatrième paragraphe (paragraphe 2.4.) dans lequel nous discuterons des différences inter-spécifiques et inter-stationnelles.

2.1. Suivi de la fixation : exemple appliqué à *Spongilla lacustris* sur le site de la prise d'eau en Moselle

Le suivi de la fixation a pour but de **déterminer la période de reproduction de chaque espèce** étudiée dans les différents sites, d'en **définir sa durée** puis **son intensité** à partir du nombre de colonies fixées lors des pics de fixation identifiés.

Afin de permettre la mise en évidence des périodes de fixation de *S. lacustris*, nous rappelons que seules les colonies de taille inférieure à 2 mm sur des plaques ayant séjourné 15 jours en eau sont prises en compte.

Aucun pic de fixation de petites colonies de *S. lacustris* n'a pu être mis en évidence en 1997. Des fixations asynchrones ont ainsi eu lieu et sont détectables sur des plaques restées plus de 15 jours en eau. Nous nous intéresserons donc aux fixations identifiées clairement en 1998.

La **Figure 45** représente le suivi de la fixation à la prise d'eau du CNPE de Cattenom dans la Moselle.

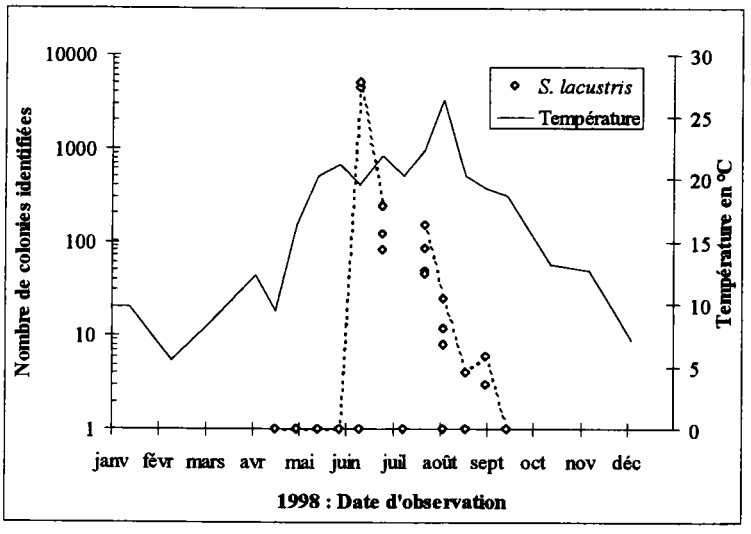


Figure 45 : Evolution pour l'année 1998 du nombre de colonies de *Spongilla lacustris* fixées en 15 jours sur le piège de Moselle en fonction de la date d'observation. L'évolution de la température en fonction du temps est également représentée.

Nous constatons que la période de fixation s'étale de mi juin à fin septembre. Cependant, compte tenu du pas de temps de 15 jours utilisé (imposé par le protocole expérimental), nous pouvons dire que les premières fixations ont pu commencer en réalité 15 jours avant la date d'observation. **La période de fixation s'étale donc du 1er juin au 15 septembre**. L'évolution parallèle de la température permet de vérifier que le début des fixations est vraisemblablement lié à ce facteur puisque aucune fixation n'est détectée avant juin (cf. **Figure 45**).

Le pic de fixation, c'est-à-dire la période où le maximum de petites colonies est fixé, a lieu dans la première quinzaine de juin. **Suite à la fixation de début juin, le nombre de colonies fixées en 15 jours de temps décroît de façon continue et de manière constante jusqu'à devenir nul en septembre**.

Nous observons toutefois une valeur nulle de fixation à la date du 17 juillet 1998. Des colonies sont bien identifiées à cette date, mais **le diamètre de celles-ci est déjà supérieur à 2 mm** et n'ont donc pas été prises en compte. Ce résultat signifie que **mi-juillet, toutes les colonies fixées dans l'intervalle de temps de 15 jours ont dépassé la taille maximale de 2 mm atteinte dans la plus grande majorité des observations : cette période correspond donc à la période de croissance unitaire maximale de *S. lacustris***.

A partir du premier août, le nombre de fixation baisse considérablement. Cette chute brutale correspondrait à la fin de la période de reproduction. Cependant, des oscillations du nombre de colonies de 2 mm fixées sont encore observées durant le mois d'août et le mois de septembre (**Figure 46**).

La reproduction sexuée est très certainement à l'origine de la présence de petites colonies (fixation de parenchymula) de juin à juillet. Cependant, les colonies fixées au début de la période de reproduction se sont développées durant 2 mois sur certaines plaques PVC du piège. Des colonies de *S. lacustris* dont la surface varie de 126 à 250 mm^2 (ce qui équivaut à un diamètre d'environ 40 à 80 mm) sont ainsi observées. Ces colonies sont suffisamment développées pour que des propagules puissent être libérées (Beaumont & Cassier, 1973). Les propagules sont des excroissances externes d'une colonie mère qui se pédicularisent et se détachent de l'organisme maternel. Elles peuvent ainsi dériver dans la masse d'eau, se fixer et être à l'origine d'une nouvelle colonie. Il existe donc un risque de contamination des différentes plaques du piège à partir du mois de juillet. Les petites colonies fixées de juillet à septembre sont donc très certainement issues soit d'une reproduction sexuée, soit d'une multiplication asexuée.

En revanche, la présence de jeunes colonies observées sur des plaques supérieures ou égales à 60 jours en octobre, novembre et décembre, (cf. **Figure 46**), est le résultat d'une période de multiplication asexuée.

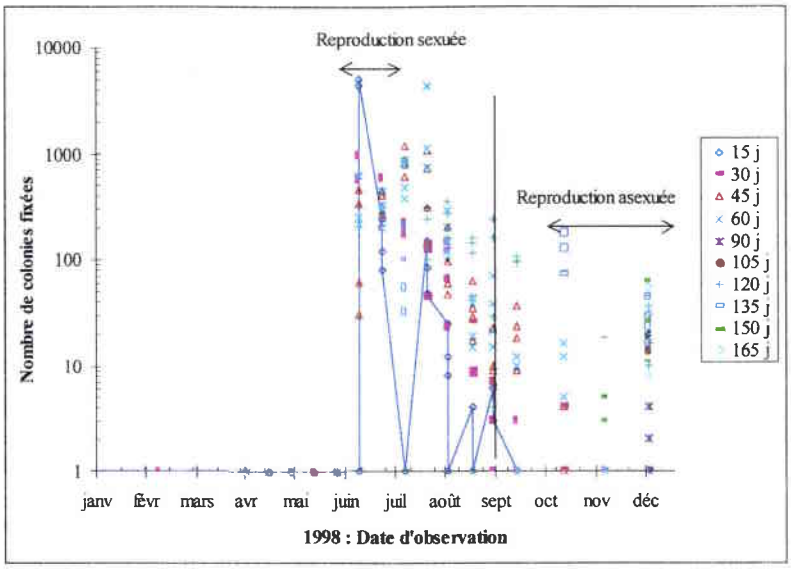


Figure 46 : Représentation des types de période de reproduction de *Spongilla lacustris* dans la Moselle en 1998. Le nombre de colonies fixées correspond à la somme des colonies ayant une taille inférieure ou égale à 2mm de diamètre. Chaque série correspond à des temps de séjours en eau des plaques observées (nombre de jours).

La multiplication asexuée observée ici s'explique de deux manières :

- ⇨ par gemmulation : les gemmules produites en été germent
- ⇨ par contamination : des fragments de vieilles colonies se dissocient et donnent des propagules qui vont alors se développer.

2.2. Estimation du recouvrement et des vitesses maximales de recouvrement

La croissance des espèces sessiles et encroûtantes est déterminée à partir de la dynamique de colonisation des substrats artificiels que sont les plaques PVC des systèmes de piégeage en terme de surface.

2.2.1. Evolution temporelle du recouvrement de la surface colonisable disponible

Nous avons mesuré sur chaque face de l'ensemble des plaques PVC (300 cm^2) utilisées durant les deux années de suivi la surface occupée (1) par chaque espèce, et (2) par la totalité des biosalissures. Nous pouvons alors définir pour chaque période de l'année la surface maximale pouvant être colonisée par une ou l'ensemble des biosalissures en fonction du temps de séjour en eau. Ainsi, à partir de séries de plaques mises en eau le même jour et retirées de l'eau à des dates ultérieures différentes, nous pouvons suivre l'évolution du recouvrement du substrat.

De ces résultats, nous avons sélectionné la surface maximale absolue que chaque espèce a colonisé sur les différents sites d'étude. Ces surfaces maximales sont observées à des périodes identifiées et permettent de se rendre compte de la capacité de l'espèce à se développer dans le ou les milieux considérés (**Tableau XX**). Nous pouvons ainsi constater que *C. caspia* et les Bryozoaires peuvent coloniser la totalité de la surface disponible, et ceci généralement en fin d'été. Seul *C. caspia* présente des recouvrements maximaux jusqu'en décembre, ce qui favorise une expansion conséquente des colonies qui ne dégénèrent pas en hiver à la différence de *S. lacustris* ou des Bryozoaires.

S. lacustris ne colonise jamais la totalité de la surface d'une face de plaque (maximum observé de 83%). Les surfaces maximales ne sont observées que ponctuellement en juillet. Le développement de *S. lacustris* est nettement moins important à Chooz B que sur les sites de la Moselle. La surface maximale atteinte est ainsi 5 fois moins importante à Chooz B que dans la Moselle.

Tableau XX : Surfaces maximales colonisées par les différentes espèces sessiles ou encroûtantes sur les différents sites d'étude. Le pourcentage de recouvrement par l'espèce de la plaque considérée est indiqué entre parenthèses. La période d'observation de ces surfaces maximales colonisées est indiquée.

	MOSELLE	CATTENOM	MEUSE	CHOOZ B
Spongilla lacustris	250 cm² (83%) juillet	250 cm² (83%) juillet		50 cm² (17%) courant août
Cordylophora caspia	300 cm² (100%) août à décembre	300 cm² (100%) juillet à décembre	150 cm² (50%) septembre octobre et décembre	300 cm² (100%) septembre à décembre
Plumatella emarginata			200 cm² (66%) juillet	300 cm² (100%) septembre
Plumatella fungosa			300 cm² (100%) août	300 cm² (100%) août

A partir de toutes les valeurs de surfaces maximales calculées à différentes dates et pour différentes périodes de mise en eau, nous pouvons établir l'évolution moyenne de la surface totale occupée par chaque espèce en fonction du temps. Nous présentons comme exemple l'évolution du développement de *S. lacustris* en 1998 sur le site de Cattenom (**Figure 47**). Cette évolution est comparable chez toutes les espèces. Nous pouvons ainsi constater que :

- il existe un cycle saisonnier avec une occupation rapide et maximale de l'espace disponible de la fin du printemps au début de l'automne,
- la colonisation est d'autant plus ralentie que les dates de mises en eau s'éloignent de la période citée précédemment jusqu'à devenir quasi nulle dans la période ultérieure la plus défavorable (décembre/janvier).

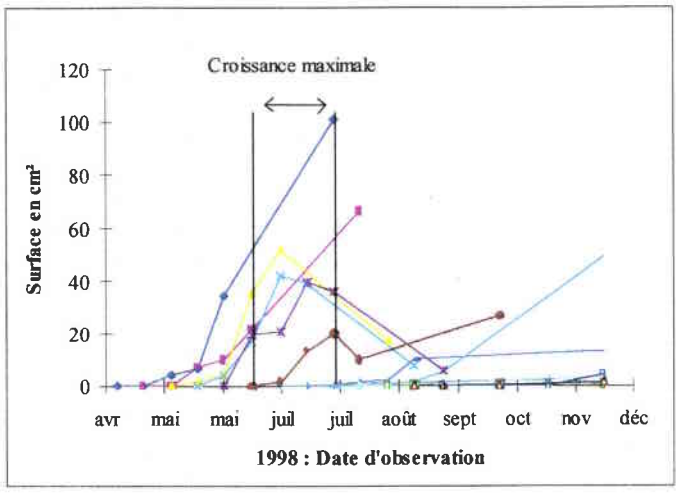


Figure 47 : Evolution moyenne de la surface totale occupée par les colonies de *Spongilla lacustris* sur une plaque au cours de l'année 1998 à Cattenom. Chaque série correspond à un lot de plaques mises en eau à la même date et observées ultérieurement à des dates différentes.

L'évolution temporelle de la surface de recouvrement (cf. **Figure 47**) montre que pendant la première phase de développement des individus, le recouvrement semble suivre une progression exponentielle.

2.2.2. Estimation des vitesses de recouvrement

L'évolution de la surface totale occupée a été établie pour chaque espèce et a permis de calculer une vitesse de recouvrement. L'évolution de cette vitesse en fonction du temps est représentée sur la **Figure 48** pour *C. caspia* en Moselle. Toutes les relations concernant les différentes espèces ne seront pas présentées. Nous fournirons dans le tableau de synthèse les différentes valeurs obtenues (paragraphe 2.4.)

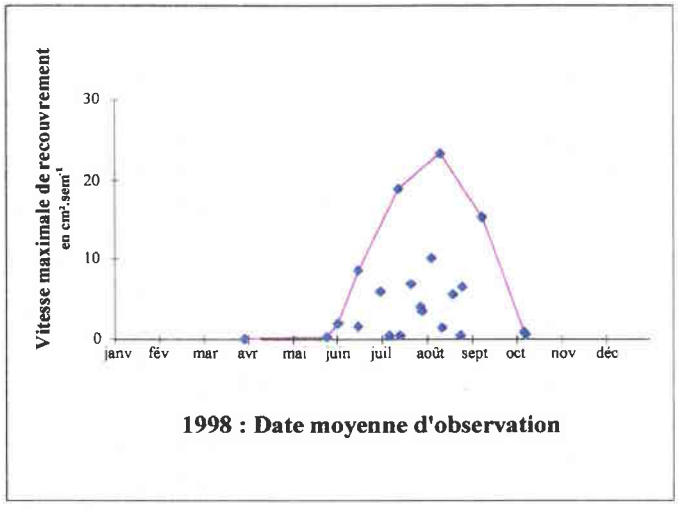


Figure 48 : Evolution temporelle de la vitesse maximale de recouvrement pour *C. caspia* en Moselle pour l'année 1998. La courbe représentée relie les valeurs maximales prises par la vitesse de recouvrement.

La courbe reliant les points correspondant aux valeurs maximales prises par la vitesse de recouvrement est assimilée à une courbe enveloppe.

Quelle que soit l'espèce considérée, nous pouvons assimiler cette courbe à une courbe plus ou moins proche de la loi normale. Nous pouvons alors considérer son premier quart comme exponentielle, ce qui indiquerait que la phase de développement suit une croissance exponentielle.

La vitesse de recouvrement permet de cibler les périodes de croissance maximale des individus. Les dates seront fournies dans le tableau du paragraphe 2.4..

2.3. Estimation de la croissance individuelle

La **Figure 49** nous montre pour *S. lacustris* à Cattenom, l'évolution de la surface unitaire d'une colonie en fonction du temps.

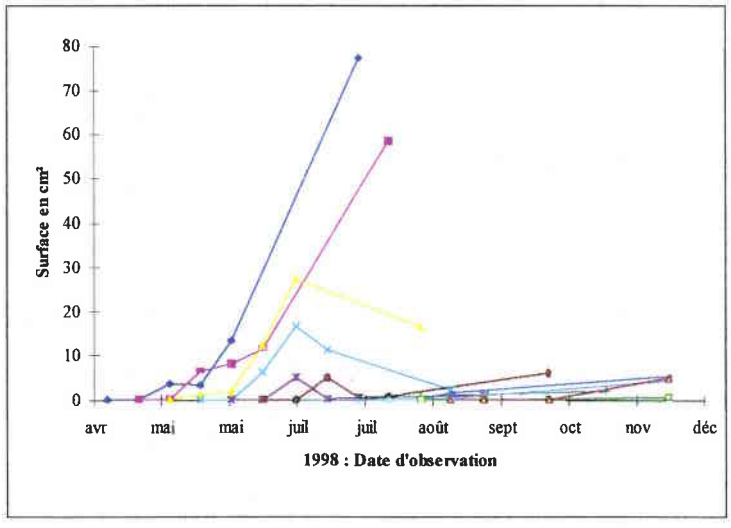


Figure 49 : Evolution temporelle de la croissance unitaire d'une colonie de *Spongilla lacustris* en 1998 à Cattenom. Chaque série correspond à un lot de plaques mises en eau à la même date et observées ultérieurement à des dates différentes.

Nous pouvons constater que, comme pour le recouvrement, l'évolution de la surface unitaire au cours du temps semble suivre une courbe exponentielle.

Nous allons donc assimiler la croissance unitaire à une fonction exponentielle.

L'évolution de la croissance individuelle peut alors s'écrire sous la forme :

$$S_1 = S_0.e^{k.t}$$

avec : S_0 : Surface initiale

S_1 : Surface finale

k : taux d'accroissement

t : temps en jours

Nous avons calculé k pour chacune des séries de mise en eau et entre chacune des observations de façon à suivre l'évolution de la croissance au cours du temps.

Remarque : le taux d'accroissement k est ici un taux de croissance individuelle instantané ou taux d'accroissement individuel. Il est calculé de la façon suivante : $k=\ln(S_1/S_0)/dt$.

Nous rapportons ce taux d'accroissement en fonction du temps. Si nous partons du principe qu'une colonie ne peut que croître, nous ne considérons alors que les valeurs de k positives. De plus, pour être sûr que les colonies sont toujours bien uniques, c'est à dire non coalescentes, nous ne prendrons que les valeurs de k calculées sur les durées en eau de 15 à 45 jours. Ces calculs et représentations sont réalisés pour chaque espèce et chaque site. Pour faciliter la représentation des différentes périodes de croissance individuelle, nous traçons la courbe enveloppe correspondant aux k_{max}.

La Figure 50 nous montre l'évolution de k_{max}. en Moselle chez *Spongilla lacustris*.

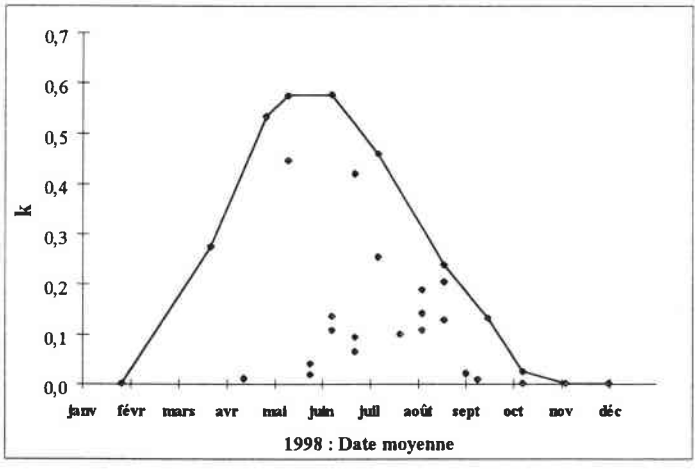


Figure 50 : Evolution du taux de croissance individuel (k) de *S. lacustris* en 1998 en Moselle. La courbe représentée relie les valeurs maximales prises par le taux de croissance.

Nous obtenons alors un taux de croissance pour une période donnée. Globalement, dans chacun des cas, une évolution cyclique du taux d'accroissement est observée. Nous pouvons alors déterminer pour chacune des espèces les différentes phases de croissance et les périodes où la croissance individuelle est maximale.

2.4. Synthèse des résultats obtenus – Discussion

Le Tableau XXI résume les caractéristiques des espèces sessiles ou encroûtantes étudiées sur les sites de l'OAR Cattenom, de la Moselle, de Chooz B et de la Meuse.

2.4.1. Suivi de la fixation des espèces

Selon nos résultats pour *S. lacustris*, il n'existe pas d'effet de l'artificialisation du milieu sur la période de fixation puisque le phénomène est identique quelque soit le lieu considéré. En revanche c'est dans l'intensité que réside le changement : **une différence significative du nombre de fixation est observée entre les deux milieux**. Un maximum de 5 000 colonies fixées a ainsi été recensé au niveau du site de la Moselle contre seulement 1 200 dans l'OAR Cattenom.

Pour *C caspia* les tendances sont inversées. Nous observons bien une différence de densité au niveau de la fixation en fonction de l'artificialisation, mais elle se fait au profit de l'OAR de Cattenom. On ne peut définir dans la Moselle de véritable pic de fixation. Rarement plus d'une colonie se fixe en l'espace de quinze jours alors que l'on peut observer dans l'OAR de Cattenom jusqu'à 7 colonies fixées dans ce même laps de temps. D'autre part, les périodes de fixation sont légèrement décalées dans le temps et sont plus précoces dans le milieu artificiel qui peut donc être ainsi soumis à une colonisation beaucoup plus importante. Dans la Meuse, *C. caspia* n'a jamais été recensée sur des plaques ayant séjourné 15 jours seulement en eau. Il est alors nécessaire de considérer les plaques restées au moins 30 jours en eau pour détecter quelques fixations.

Une présence constante de colonies de *C. caspia* est relevée sur les plaques de l'OAR Cattenom. En revanche, il n'est pas rare de n'observer aucune colonie sur des plaques issues de la Moselle. Les expertises réalisées au sein des circuits de l'OAR nous ont permis de constater l'abondance de *C. caspia* sur la quasi totalité des surfaces colonisables et une auto-infestation des plaques à l'intérieur de l'OAR pourrait expliquer une colonisation presque immédiate des plaques.

Chez les Bryozoaires, le fait remarquable est la succession des deux espèces dans le temps. En 1997 seul *P. emarginata* était présent sur le piège. En 1998 les deux espèces cohabitaient plus ou moins. Des expériences complémentaires nous ont permis de constater qu'en 1999 seul *P. fungosa* était observé. **Ces deux espèces pourraient donc avoir tendance à s'exclure mutuellement**. Une telle constatation a déjà été faite pour *P. emarginata* et *P. repens* (Massard & Geimer, 1990).

Aucun pic de fixation n'est constaté pour les Bryozoaires. Quelle que soit l'espèce considérée, la période de fixation commence toujours plus tôt dans le milieu artificiel et comme son arrêt s'observe à la même date dans les deux milieux, nous pouvons donc dire que la durée de la fixation est plus importante en milieu artificiel (avec un décalage d'environ un mois).

Tableau XXI : Synthèse des différents résultats obtenus sur le suivi de la fixation, l'estimation du recouvrement et des vitesses maximales de recouvrement, et sur l'estimation de la croissance individuelle des organismes sessiles ou encroûtants. Milieu naturel fait référence aux sites d'étude dans la rivière, Milieu Artificiel fait référence aux sites d'étude situés à l'intérieur des CNPE de Cattenom et Chooz B.

		En Moselle				En Meuse			
		Spongilla lacustris	*Cordylophora caspia*	*Plumatella emarginata*	*Plumatella fungosa*	*Spongilla lacustris*	*Cordylophora caspia*	*Plumatella emarginata*	*Plumatella fungosa*
MILIEU NATUREL	Présence	oui	oui	non	non	non	oui	oui	oui
	Pic de fixation	oui	non				non	non	non
	Début de la période de fixation	juin	mi-juillet				juin	août	août
	Délais minimum d'installation	15 jours	15 jours				30 jours	30 jours	15 jours
	Nombre max de colonies fixées	5000	1				2	5	2
	Date(s) d'observation	16/06/98	17/10/97				30/06/98 et 09/09/98	17/06/98	12/08/98 et 22/08/98
	Etendue de la période de fixation	4 mois	3 mois				3 mois	3 mois	4 mois
	Vitesse maximale de recouvrement ($cm^2.sem^{-1}$)	20,0	23,2				15,4	28,0	19,1
	Période d'observation	16/06/98	08/09/98				16/09/97	20/08/97	21/09/98
	Taux maximal d'accroissement individuel	0,6	0,3				0,2	0,4	0,5
	Période d'observation	juin	août				juin	août	juin
MILIEU ARTIFICIEL	Présence	oui	oui	non	non	oui	oui	oui	oui
	Pic de fixation	oui	oui			oui	non	non	non
	Début de la période de fixation	juin	mai			juillet	juin	juillet	juin
	Délais minimum d'installation	15 jours	15 jours			30 jours	15 jours	15 jours	15 jours
	Nombre max de colonies fixées	1200	7			16	1	5	2
	Date(s) d'observation	16/06/98	11/08/98			28/07/98	juin à août 1998	25/06/97	12/08/98 et 22/08/98
	Etendue de la période de fixation	4 mois	4 mois			2 mois	3 mois	3 mois	4 mois
	Vitesse maximale de recouvrement ($cm^2.sem^{-1}$)	20,0	75,0			2,8	36,8	30,7	47,3
	Période d'observation	16/06/98	26/08/98			25/08/98	16/10/97	16/09/97	25/08/98
	Taux maximal d'accroissement individuel	0,5	0,3			0,5	0,2	0,3	0,5
	Période d'observation	juin	août			août	août	septembre	août

2.4.2. Evolution du recouvrement total et des vitesses maximales de recouvrement

✹ *Spongilla lacustris*

En Moselle, les vitesses maximales de recouvrement s'observent en juin, où elles atteignent **20 $cm^2.sem^{-1}$**. En revanche, à cette même date à Chooz B nous n'observons pas de croissance. En fait, nous n'avons pas répertorié de colonies sur les plaques à 15 jours pour cette date. La vitesse maximale de recouvrement pour Chooz est observée fin juin, donc avec un décalage d'un mois par rapport à la Moselle, et avec une intensité 7 fois inférieure.

D'autre part, quelle que soit la station représentée, le recouvrement maximum atteint lors de la période de vitesse maximale de recouvrement est quasi identique et ne dépasse pas 14 %. Cela signifie que jusqu'à 14 % de recouvrement, la vitesse est maximale, mais, au delà, cette vitesse tend à diminuer. La croissance est donc plus rapide dans la première phase de vie fixée chez *S. lacustris*.

✹ *Cordylophora caspia*

Cette espèce présente également une variabilité intra-spécifique importante : sa vitesse de croissance peut être multipliée par 5 selon les sites. C'est l'espèce qui présente la plus grande vitesse maximale de recouvrement : **jusqu'à 75 $cm^2.sem^{-1}$**, ce qui est considérable. **Cette vitesse étant observée à Cattenom, nous pouvons dire que c'est l'espèce qui présente le plus grand pouvoir de colonisation sur ce site**.

Même si ces vitesses sont plus faibles dans les autres stations, le cycle de développement paraît assez homogène car leurs observations sont toujours réalisées aux mêmes périodes (août).

✹ *Plumatella emarginata*

Pour cette espèce, la vitesse de recouvrement est très homogène : quel que soit le site, elle est plafonnée (pour nos observations) à 30 $cm^2.sem^{-1}$. C'est une espèce pour laquelle la variabilité intra-spécifique semble faible. En revanche, son développement parait dépendre des conditions du milieu. En effet, les vitesses maximales sont décalées d'un mois entre la Meuse et Chooz B, stations pourtant assez proches du point de vue physico-chimique.

La vitesse maximale de recouvrement se rencontre plus tôt en Meuse qu'à Chooz B. Ceci pourrait s'expliquer par rapport au flux d'eau et au courant : la fixation étant plus tardive dans la station de pompage, cela se répercute au niveau de la croissance.

✹ *Plumatella fungosa*

Les vitesses maximales de recouvrement sont assez variables d'une station à une autre : elles sont doublées, le maximum étant observé à Chooz B (47,3 $cm^2.sem^{-1}$). Toutefois, la période correspondante est approximativement identique, et se situe fin juillet - début août.

2.4.3. Vitesses unitaires de croissance

Les variations de k peuvent être assimilées à une évolution cyclique qui varie en fonction des saisons, et la plupart du temps sur 6 mois.

Toutes les espèces ont donc un taux de croissance individuel maximal en été.

Cette vitesse est calculée sur des courtes durées, et au maximum nous observons des valeurs comprises entre 0,3 et 0,5, ce qui est tout de même important. Rappelons toutefois que ces durées sont calculées sur des périodes d'immersion de 45 jours maximum, à un moment où la colonie n'a pas encore une taille trop importante. A partir d'une certaine surface, plus la taille de la colonie devient importante et plus le taux d'accroissement diminue.

Si *C. caspia* présente une vitesse de recouvrement plus importante que *S. lacustris* dans Cattenom, cette dernière espèce a un taux d'accroissement individuel supérieur et commencerait surtout sa croissance avant *C. caspia* (cf. Tableau **XXI**) .

Un parallèle de l'évolution du pourcentage de recouvrement de chacune des deux espèces en fonction de la date de mise en eau a été réalisé. Nous avons observé qu'à Cattenom, les Cordylophores se fixent en premier et sont en quantité plus importante. En Moselle, *S. lacustris* se fixe en premier et y est majoritaire. ***S. lacustris* semble mieux se développer si il bénéficie d'un espace disponible important dès le début de sa fixation et de sa croissance**. Ceci est observable en Moselle en 1998 où l'absence de développement de *C. caspia* profite à la colonisation des Spongiaires. **Le bénéfice du développement semble alors aller à l'espèce qui se fixe en premier**. Toutefois, quand les deux espèces se fixent quasi simultanément, le bénéfice va à l'espèce qui se développe le plus rapidement (*C. caspia*) et non pas à celle qui se fixe en plus grande quantité (*S. lacustris*).

Lorsque les deux espèces sont présentes, si l'une tend à disparaître pour cause de dégénérescence, l'autre occupe très rapidement la surface libérée.

2.4.4. Evolution comparée de *Cordylophora caspia* et *Spongilla lacustris* sur les sites de Moselle

L'évolution des rapports (surface occupée par *C. caspia* / surface occupée par *S. lacustris*) permet d'évaluer la dominance d'une espèce sur l'autre en Moselle et à Cattenom. On peut ainsi constater que :

- *S. lacustris* est dominante en Moselle (**Figure 51**),
- *C. caspia* est dominante à Cattenom (**Figure 52**),
- *S. lacustris* est dominante par rapport à *C. caspia* de mars à juillet quelque soit le site considéré, tandis que ce rapport est inversé à partir de juillet,
- la **tolérance de *C. caspia* aux conditions hivernales permet alors à cette espèce de**

dominer largement la surface colonisable et d'être présente lors du printemps suivant, limitant ainsi les aptitudes à un fort développement des Spongiaires.

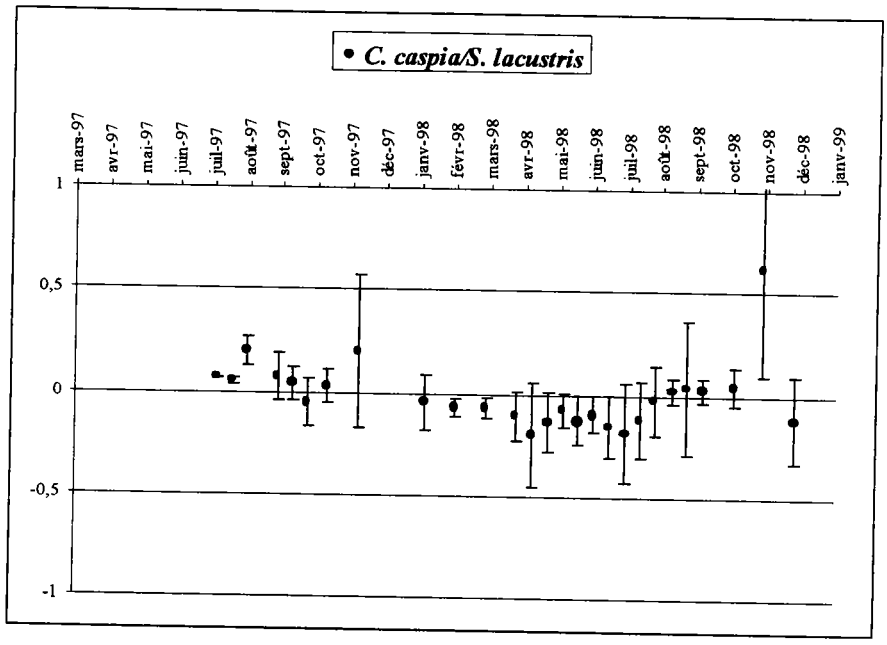


Figure 51 : Evolution temporelle de la moyenne des différences (surface occupée par *C. caspia* - surface occupée par *S. lacustris* rapportée à la surface de la plaque) dans la Moselle. La moyenne tend vers 1 quand *C. caspia* est dominant. Les écart-types sont également représentés.

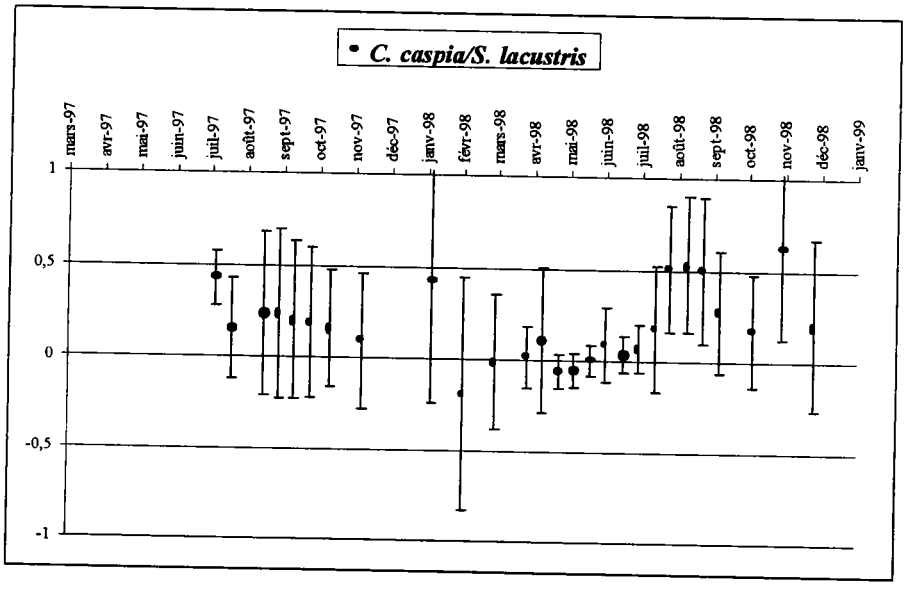


Figure 52 : Evolution temporelle de la moyenne des différences (surface occupée par *C. caspia* - surface occupée par *S. lacustris* rapportée à la surface de la plaque) dans l'OAR de Cattenom. La moyenne tend vers 1 quand *C. caspia* est dominant. Les écart-types sont également représentés.

3. PRINCIPAUX TRAITS BIOLOGIQUES DE *Dreissena polymorpha* EN MILIEU NATUREL ET ARTIFICIALISE

3.1. Evolution des densités zooplanctoniques

Le suivi des densités zooplanctoniques des larves de *D. polymorpha* a été réalisé en 1997 et 1998 sur les quatre sites étudiés afin d'identifier les différentes périodes de reproduction.

3.1.1. En Meuse

La présence de larves de *D. polymorpha* dans les prélèvements zooplanctoniques réalisés atteste de la présence dans la Meuse de populations d'adultes géniteurs en amont du CNPE de Chooz B bien qu'aucune fixation significative de juvéniles n'ait été observée sur les pièges durant les deux années de suivi de la colonisation (cf. paragraphe 1.). Les concentrations maximum de véligères sont d'environ 11 véligères.l^{-1}, ce qui laisse supposer que les densités d'adultes géniteurs dans la Meuse sont également faibles.

Deux pics principaux de véligères sont observés dans la Meuse en 1997 et 1998 (**Figure 53**). Ces pics sont observés fin mai et début août, ce qui témoigne d'une certaine **régularité inter-annuelle de la reproduction de *D. polymorpha* en Meuse**. Un pic de moindre importance est observé début juillet 1997 dans la Meuse. Les concentrations de véligères relevées au sein des circuits de Chooz B sont globalement toujours inférieures à celles de la Meuse.

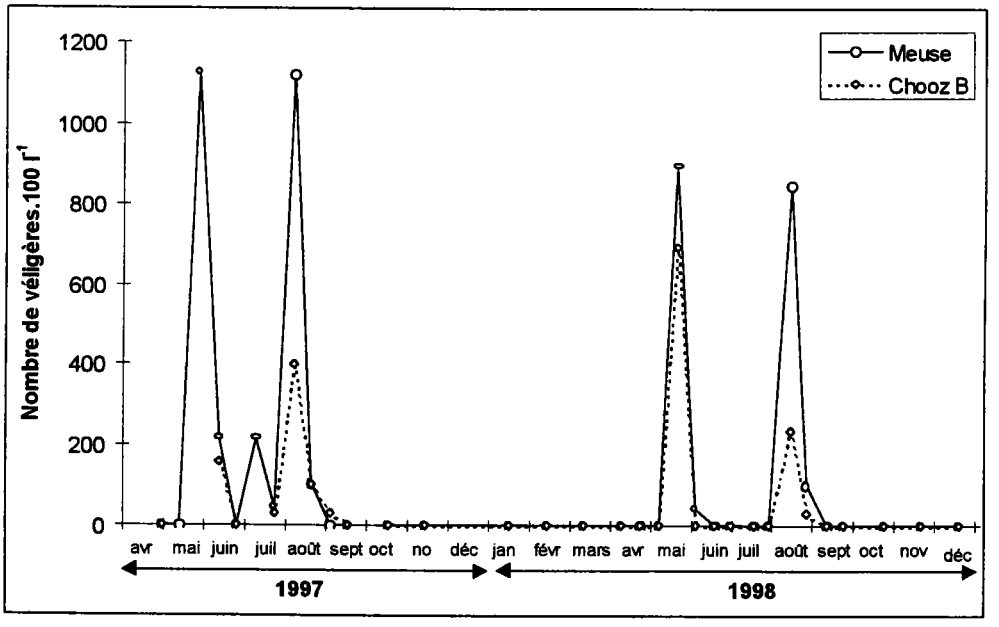


Figure 53 : Evolution des densités de véligères de *Dreissena polymorpha* dans la Meuse et au sein des circuits du CNPE de Chooz B.

3.1.2. En Moselle

Les premières véligères de *D. polymorpha* sont observées mi-mai en 1997 dans la Moselle. Deux périodes de reproduction principales sont ensuite identifiées dans la Moselle en 1997 (**Figure 54**). Un premier pic de véligères est ainsi observé le 24/06/97, et un second le 22/07/97. La densité de véligères lors du deuxième pic est environ de 4 fois inférieure à celle du premier pic.

Les interventions sur le site du CNPE de Cattenom n'ayant pu être réalisées au mois de juin et début août, nous ne pouvons déterminer la première période de reproduction au sein des circuits de l'OAR. La deuxième période de reproduction apparaît légèrement décalée dans l'OAR de Cattenom par rapport à la Moselle mais ne peut clairement être définie.

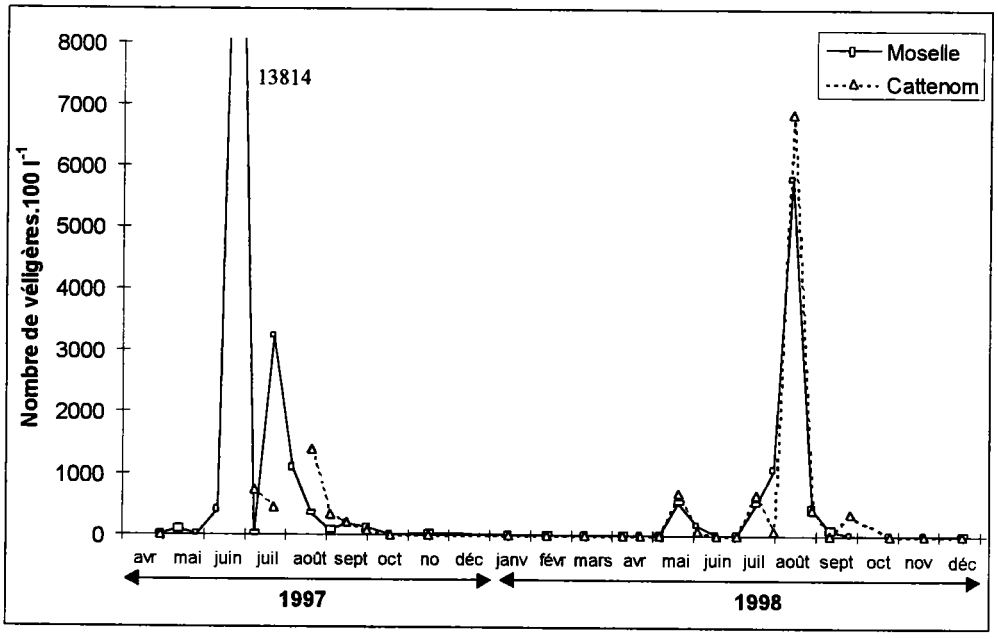


Figure 54 : Evolution annuelle des concentrations de véligères de *Dreissena polymorpha* sur les sites de la Moselle et de Cattenom.

Une première période de reproduction de faible intensité est observée mi-mai 1998 aussi bien dans la Moselle que dans l'OAR de Cattenom. A la différence de 1997, une seule période principale de reproduction est observée en 1998. Cette période est étalée du 15/07/98 au 08/09/98 avec un maximum de concentration en véligères au 11/08/98. Cette période de reproduction est alors synchrone entre la Moselle et l'OAR de Cattenom.

A la différence des stations de la Meuse, il existe en Moselle une grande variabilité inter-annuelle des périodes de reproduction.

L'analyse de l'évolution de la température en 1997 et 1998 ne montre aucune différence entre les deux années (**Figure 55**). En revanche, une période de crue printanière est à signaler en 1998. Des débits nettement plus conséquents ont ainsi été observés en avril/mai 1998 par comparaison à la

même période de 1997 (**Figure 55**). Ces conditions hydrologiques particulières pourraient ainsi avoir influé négativement soit (1) directement sur les populations de *D. polymorpha* alors en place dans la rivière en provoquant une mortalité accrue des individus, ou (2) en limitant la fécondation des ovocytes ayant pu être émis dans le milieu compte-tenu d'un niveau de température d'eau tout à fait correcte et adaptée à la reproduction des dreissènes à cette période de l'année.

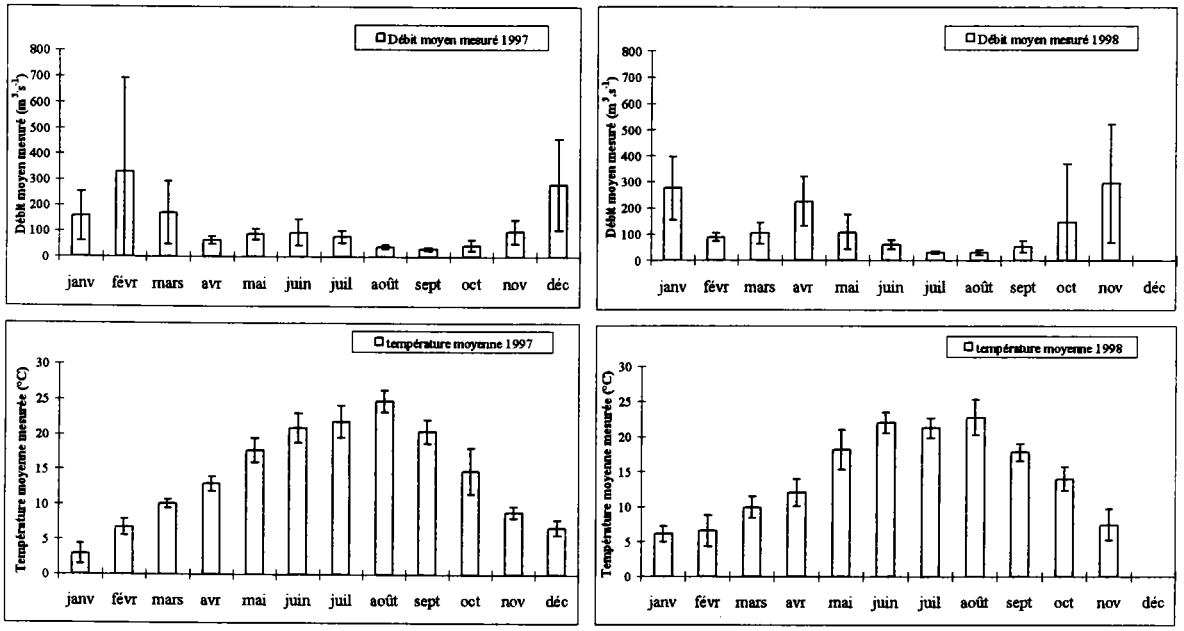


Figure 55 : Evolution de la température et des débits moyens mensuels calculés à partir des données de suivi journalier de ces paramètres au niveau de la prise d'eau du CNPE de Cattenom en Moselle durant les années 1997 et 1998. Les écart-types de toutes les moyennes calculées sont également présentés.

Le maximum de densités de véligères relevé au cours des deux années de suivi dans l'OAR de Cattenom est de 69 véligères.l^{-1} (observé mi-août). Les maxima observés en 1992 dans l'OAR s'élevaient à 180 véligères.l^{-1} pour le premier pic observé mi-juin et jusqu'à 220 véligères.l^{-1} pour le deuxième pic observé lors de la troisième semaine de Juillet (Schmitt & Moreteau, 1992). Il apparaît donc que **l'intensité de la reproduction au sein des circuits de l'OAR ait été environ deux fois moindre en été 1998 qu'en été 1992**. A titre de comparaison, si l'on prend en compte les densités observées dans la Moselle en 1997, les deux pics correspondent à des densités de 138 véligères.l^{-1} et 32 véligères.l^{-1}, densités également très inférieures à celles observées en 1992.

La reproduction de *D. polymorpha* serait donc moins efficace qu'en 1992, ou le nombre d'adultes géniteurs dans la Moselle ne serait plus aussi important.

3.1.2.1. Evolution temporelle des densités de juvéniles de *D. polymorpha* fixés en Moselle et à Cattenom

L'efficacité de la fixation de *D. polymorpha* en Moselle et dans l'OAR de Cattenom est estimée à partir du suivi du nombre de juvéniles (longueur de coquille < 3,5 mm) fixés en l'espace de 15 jours sur les plaques PVC.

L'analyse de l'apparition des pics de fixation permet de constater que la date du premier pic de juvéniles fixés en 1997 dans la Moselle coïncide avec la date d'observation du pic de véligères (**Figure 56**). On peut donc supposer que de fortes densités de véligères devaient être déjà présentes 15 jours avant la date d'observation soit du 09/06/97 au 24/06/97. La densité maximale de juvéniles fixés tous sites confondus est observée à cette date et peut être estimée en fonction des dimensions de la plaque PVC à environ 14 500 ind.m^{-2}.

Si la caractérisation des pics de véligères n'avait pu être réalisée pour 1997 dans l'OAR Cattenom, les pics de juvéniles fixés permettent de constater que les fixations sont synchrones entre la Moselle et l'OAR. Nous pouvons donc *a posteriori* supposer de même pour les pics de véligères.

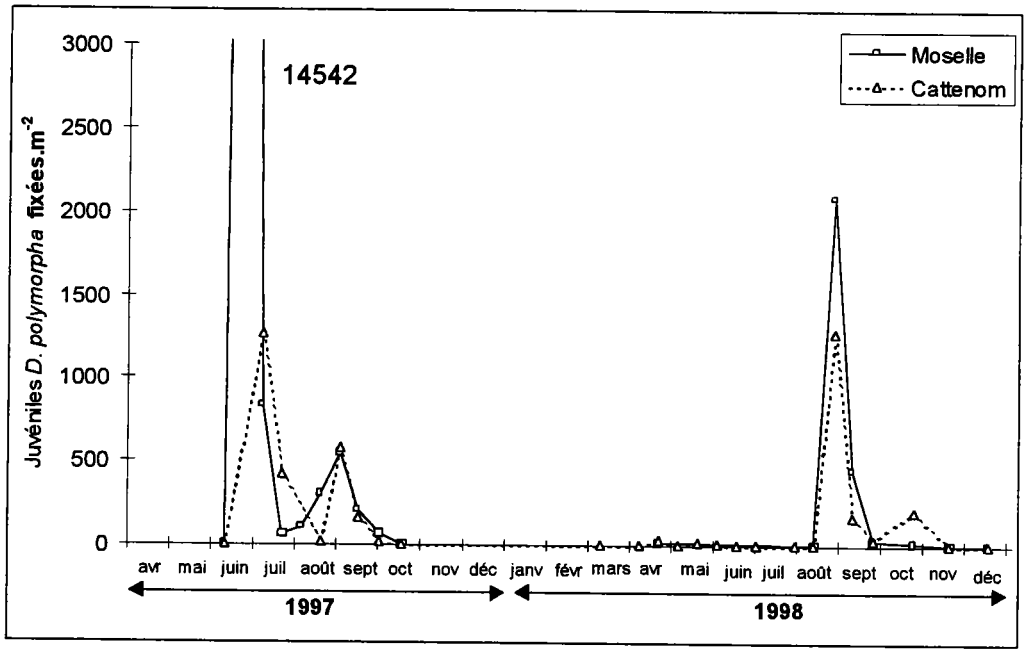


Figure 56 : Densités maximales de juvéniles de *Dreissena polymorpha* nouvellement fixés sur des plaques PVC restées en eau un minimum de temps dans la Moselle et dans l'OAR Cattenom.

Hormis le premier pic de juvéniles de 1997, un décalage de 15 jours est globalement observé entre l'apparition des pics de juvéniles fixés et les pics de véligères (cf. **Figure 54 et 56**).

Si la densité de véligères observée était supérieure dans l'OAR Cattenom à celle de la Moselle en 1998, la **densité de juvéniles fixés est environ 1,6 fois moindre dans l'OAR que dans la**

Moselle. Il semble donc que **l'efficacité de la fixation soit moins importante en milieu artificialisé que dans la Moselle**.

3.1.2.2. Evolution globale du nombre de *D. polymorpha* fixées en Moselle et à Cattenom

La moindre importance des densités de véligères et de juvéniles fixés en 1998 a logiquement conduit à une colonisation globale des plaques PVC par *D. polymorpha* nettement moins importante en 1998 qu'en 1997, et ce pour les deux sites étudiés.

Une comparaison des densités globales d'individus fixés sur l'année 1997 a été réalisée à partir des données obtenues en 1992 au niveau des mêmes sites d'étude (Schmitt & Moreteau, 1992). Il est ainsi intéressant de remarquer que les pics de véligères ont été observés sensiblement à la même date en 1992 et en 1997 (**Tableau XXII**).

Il apparaît clairement que **les densités observées en 1992 sont nettement supérieure à celles de 1997**, et ce quel que soit le site considéré. Les densités observées en septembre pour la Moselle varient d'un facteur 10 entre 92 et 97. Ce facteur varie de 21 (août) à 11 (septembre) pour l'OAR Cattenom.

On notera cependant qu'une forte mortalité des individus était constatée en 1992 sur la période d'août à septembre avec des effectifs réduits environ de 3 à 5 fois. En revanche, les observations de 1997 ne montrent pas l'existence d'un phénomène d'une telle ampleur.

Nous pouvons ainsi en conclure que **les populations de *D. polymorpha* sont actuellement plus résistantes aux conditions de vie des différents milieux (naturel et artificialisé) que par le passé lors de l'explosion démographique de cette espèce au début des années 90'**.

Tableau XXII : Comparaison des densités de fixations globales de *Dreissena polymorpha* (individus.m^{-2}) observées dans la Moselle et dans l'OAR de Cattenom en 1992 et en 1997. Les dates d'observations soulignées correspondent aux dates aux alentours desquelles des pics de véligères furent observés

	* 1992			** 1997	
Date d'observation	Moselle	Cattenom	Date d'observation	Moselle	Cattenom
03/06/92	100				
11/06/92		0	11/06/97	0	
17/06/92	400				
24/06/92		425	**24/06/97**	14 542	
02/07/92	9 200	5 653			
09/07/92	6 960	3 275	08/07/97	8 042	1 090
23/07/92	16 558	4 373	**22/07/97**	4 533	2 587
05/08/92	218 260	71 850	05/08/97	4 908	
19/08/92	90 620	68 775	19/08/97	5 358	3 217
02/09/92	100 227	59 271	02/09/97	9 925	4 846
16/09/92	46 620	25 888	15/09/97	9 050	3 325
			30/09/97	7 483	3 267
			17/10/97	9 533	4 467
			10/03/98		2 167

*1992 : plaques mises en eau le 13/05/92 pour la Moselle et le 01/06/92 pour l'OAR Cattenom
**1997 : plaques mises en eau le 29/04/97 pour la Moselle et le 27/05/97 pour l'OAR Cattenom

3.2. Suivi de la croissance individuelle de *D. polymorpha* : comparaison des paramètres entre 1992 et 1997/1998

En comparaison à 1992, des densités de *D. polymorpha* beaucoup plus faibles ont été constatées en Moselle (1) lors de notre suivi de l'évolution de la colonisation des plaques PVC, mais aussi (2) lors des différentes expertises réalisées au sein des circuits de l'OAR de Cattenom.

Nous avons montré que :

- une variabilité inter-annuelle des périodes de reproduction existait en Moselle et dans l'OAR de Cattenom à la différence de la Meuse et de Chooz B,
- les densités de véligères étaient moins importantes en 1997 et 1998 qu'en 1992,
- pour 1998, la fixation des juvéniles est moins efficace dans l'OAR Cattenom,
- les densités globales d'individus fixés en une année en 1997 et 1998 sont inférieures à celles de 1992.

Si des caractéristiques différentes de la reproduction de *D. polymorpha* sont mises en évidence, existe-t-il des différences au niveau de la croissance des individus qui pourraient contribuer à expliquer les densités observées de *D. polymorpha* ?

3.2.1. Rappels sur les modèles de croissance utilisés

La modélisation de la croissance en longueur (L) de *D. polymorpha* est abordée de la même façon que pour *Corbicula*. Nous ne présenterons donc pas toutes les démarches d'analyse.

Les résultats de la modélisation de la croissance de *D. polymorpha* à Cattenom en 1992 (Moreteau & Marini, 1992) puis en 1994 par Moreteau & Khalanski qui ont à ce titre défini le modèle température déjà présenté et utilisé lors de l'étude de la croissance de *Corbicula* (cf. **chapitre II**) nous amènent à considérer les individus placés dans chaque site comme des lots d'individus distincts. En effet, il a été montré que la croissance des individus de *D. polymorpha* en 1992 était singulièrement différente entre les sites testés. Dans un but de comparaison des paramètres, nous avons donc suivi une démarche similaire pour les différents lots suivis. L'influence de différents facteurs sur la vitesse de croissance (VC) tels que la concentration en chlorophylle –a a été testée dans chaque cas. Aucune amélioration de la variance expliquée par les modèles n'ayant été mise en évidence, ce facteur ne sera donc pas pris en compte.

Nous avons établi pour les individus de *D. polymorpha* de chaque site des modèles de croissance basés comme pour *Corbicula* sur l'évolution de la VC maximale. Pour chaque site, un modèle d'estimation de la VC maximale moyenne en fonction de la taille L et du temps exprimé en semaine (modèle semaine) et un modèle d'estimation de la VC maximale moyenne en fonction de la taille L et de la température en °C (modèle température) ont été établis (cf. **chapitre II**).

Le modèle semaine s'écrit :

$$VC = (b_0 + b_1 \,.\, L) \,.\, e^{b_2 \,.\, \sin(2\pi/52 \,.\, (WS - b_3))}$$

avec : VC : la vitesse de croissance en $mm.sem^{-1}$

L : la longueur de la coquille

WS : le temps exprimé en semaine

b_0, b_1, b_2 et b_3 des paramètres du modèle.

Le modèle température s'écrit :

$$VC = (b_0 + b_1 \,.\, L) \,.\, e^{b_2(TP - b_3)} . [(32 - TP)/(32 - b_3)]^{b_2(32 - b_3))}$$

avec : VC : la vitesse de croissance en $mm.sem^{-1}$

L : la longueur de la coquille

TP : la température exprimée en °C

b_0, b_1, b_2 et b_3 des paramètres du modèle.

La valeur 32 fixée dans le modèle correspond à la température maximum pour laquelle la

vitesse de croissance de *D. polymorpha* devient nulle selon Moreteau & Khalanski (1994). Le paramètre b_3 correspond à la température optimum.

3.2.2. Estimations des différents paramètres de croissance de *D. polymorpha* sur chaque site étudié

Nous avons donc établi quatre modèles semaine et quatre modèles température permettant de décrire l'évolution de la VC maximale moyenne des individus de *D. polymorpha* soumis à des facteurs de variation supposés *a priori* différents sur chaque site. Les résultats des différentes régressions et l'estimation des paramètres sont présentés dans le **Tableau XXIII**.

Globalement, et quelque soit le type de modèle établi, les pourcentages de variance expliquée par les différentes régressions sont généralement moins bon que ceux obtenus pour *Corbicula*. Ceci pourrait s'expliquer par l'existence chez *D. polymorpha* d'une plus grande variabilité inter-individuelle.

Tableau XXIII :Résultats de l'évaluation des différents paramètres des modèles de croissance de type semaine et température obtenus pour les individus de *D. polymorpha* des différents sites d'étude.

Modèle semaine				
Paramètres	**Chooz B**	**Meuse**	**Cattenom**	**Moselle**
b_0	0,4046	0,4621	0,1926	0,1113
b_1	-0,0126	-0,0147	-0,0075	-0,0035
b_2	0,985	1,062	1,908	2,170
b_3	14,84	14,59	14,53	13,16
R^2	0,48	0,52	0,59	0,45
N	322	354	231	336
L∞	32,2	31,3	25,6	32,1
VCmax	1,12	1,38	1,35	1,01
k	0,034	0,043	0,051	0,030
Modèle température				
Paramètres	**Chooz B**	**Meuse**	**Cattenom**	**Moselle**
b_0	1,237	1,434	1,402	1,197
b_1	**-0,038**	**-0,045**	**-0,054**	**-0,038**
b_2	0,454	0,615	0,289	0,780
b_3	20,257	19,625	25,396	22,817
R^2	0,66	0,64	0,55	0,54
N	218	296	139	200
L∞	32,9	32,1	26,1	31,5
VCmax	1,28	1,48	1,46	1,24
k	0,038	0,045	0,054	0,038

Les valeurs de k et de L_∞ calculées à partir des paramètres du modèle semaine et du modèle température sont comparables pour chaque site considéré séparément. On peut cependant vérifier qu'il existe une relation inverse entre les valeurs de k et L_∞ , ces paramètres étant liés entre eux. La valeur de k et plus élevée quand L_∞ est petit et inversement. Cette observation a déjà été décrite pour des populations de différents sites de *C. fluminea* de la Garonne ou encore *Corbicula africana* dans le lac Tchad (Dubois, 1995 ; Lévêque, 1971). Il est donc difficile de comparer les différentes valeurs obtenues pour *D. polymorpha* aux différents sites.

La première constatation que nous pouvons faire est que **la croissance de *D. polymorpha* est plus importante sur les deux sites de Meuse (rivière et CNPE) que sur les deux sites de Moselle**. Nous n'avons de plus observé aucune mortalité anormale des individus suivis en Meuse. Nous pouvons donc dire que la présence très ponctuelle de *D. polymorpha* observée à Chooz B est liée à **un problème de fixation et de survie des véligères pourtant régulièrement recensées dans les prélèvements zooplanctoniques** (cf. paragraphe 3.1.1.). Les causes de ce phénomène ne semble pas simples à mettre en évidence. Deux causes principales de l'échec de fixation des véligères de *D. polymorpha* sont couramment avancées. La première concerne la qualité du substrat qui lorsqu'il est trop envasé empêche la fixation des jeunes individus. Cette hypothèse pourrait convenir à la Meuse dont les eaux sont caractérisées par une charge organique importante. La seconde serait une influence néfaste de valeurs de pH relativement bas, la mortalité des larves étant importante pour des pH de l'ordre ou inférieurs à 7,4. Les forts développements phytoplanctoniques observés en Meuse en période estivale pourrait ainsi entraîner des fluctuations nycthémérales importantes du pH, ce qui pourrait ainsi défavoriser la reproduction efficace des populations de *D. polymorpha*.

De plus, que se soit avec le modèle température ou le modèle semaine, la VC maximale estimée pour des petits individus est la plus forte sur le site de la Meuse. Cette rivière présenterait donc des conditions idéales à la croissance de *D. polymorpha* si le ou les facteurs empêchant la fixation effective des individus venaient à disparaître.

Il est possible de simuler la croissance d'individus qui se fixeraient au mois de juin dans la Meuse ou dans Chooz B grâce à l'utilisation du modèle semaine (**Figure 57**). **Ainsi, les individus atteindraient à la fin de la saison de croissance respectivement la taille de 14 mm et de 12,4 mm.** L'évolution de la croissance de ces individus théoriques montre que **la croissance, bien que ralentie en hiver, n'est pas complètement stoppée**. Les individus croîtraient de 1 mm environ durant la période hivernale. Une telle évolution a été vérifiée *in situ* lors des mesures et il est donc logique que les modèles reflète cette croissance atypique.

Concernant les sites de Moselle, la valeur de VCmax est supérieure dans l'OAR Cattenom que dans la Moselle. Cette constatation avait déjà été faite en 1992 pour les populations de *D. polymorpha* étudiées (Moreteau & Marini, 1992). Cependant les valeurs de VCmax estimées pour les deux sites au cours de notre étude sont toutes deux inférieures à celles estimées pour les mêmes sites respectifs en 1992. Ainsi, selon le modèle semaine, **les individus issus de la première période de fixation (0+) au mois de juin atteindraient après la première saison de croissance des tailles de 11,3 mm et 8,2 mm respectivement dans l'OAR Cattenom et dans la Moselle**.

Moreteau & Khalanski (1994) à partir de données observées de croissance recueillies en 1992 dans l'OAR Cattenom estiment pour les premiers individus fixés une taille de 15,5 mm à la fin de la première saison de croissance.

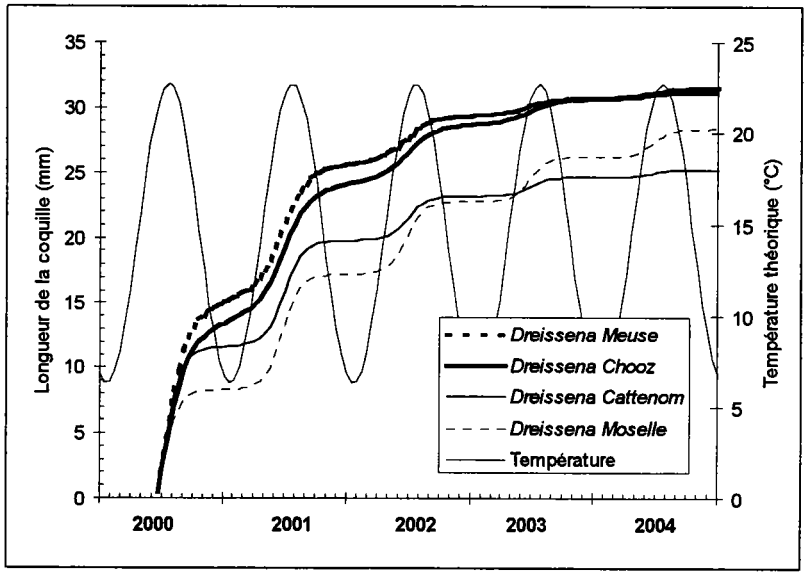


Figure 57 : Application des modèles de croissance semaine établis pour une première cohorte théorique de *Dreissena polymorpha*. La taille des individus de départ est de 0,5 mm. Le procédé a été initialisé à la date du 22 juin. Le modèle d'évolution de la température annuelle de l'eau a été établis à partir des données observées *in situ* dans la Moselle.

Nous pouvons donc conclure de nos différentes observations que **l'efficacité de la reproduction de *D. polymorpha* à la fin des années 90' à la fois en milieu naturel et artificialisé est moins bonne qu'au début des années 90'**.

Cependant, **un plus faible taux de mortalité est actuellement observé** pour les individus ayant réussis à se fixer. *D. polymorpha* serait ainsi devenue plus résistante aux différents facteurs de stress environnementaux dans la Moselle. Il se peut donc que **les observations réalisées dans notre étude soient le reflet d'une sélection naturelle des individus envers l'écosystème de la Moselle et de ses contraintes**.

4. CARACTERISATION DE LA REPRODUCTION DE *Corophium curvispinum*

4.1. Détermination des principales périodes de reproduction

Les individus de *C. curvispinum* récoltés sur les tamis placés à la base du piège de la Meuse lors chaque intervention sur le terrain correspondent à la fois à des individus initialement fixés sur les plaques PVC et entraînés par lessivage lors de la remontée hors de l'eau du piège, et à des individus ayant directement colonisés la surface des tamis entre deux périodes de prélèvement. Il est dans ce cas impossible de pouvoir séparer ces différents individus. Une étude de l'évolution des densités brutes de *C. curvispinum* ne permet donc pas une estimation réaliste de la colonisation.

L'apparition de femelles ovigères et de juvéniles dans les différents prélèvements au cours du temps nous a cependant permis d'identifier les principales périodes de reproduction de *C. curvispinum* dans la Meuse. Pour ce faire, tous les individus récoltés ont été identifiés en fonction du sexe et de leur stade de développement (adultes, femelles ovigères et juvéniles). Les individus de taille inférieure à 2 mm sont considérés comme juvéniles. Nous avons ainsi pu suivre l'évolution temporelle du pourcentage de femelles ovigères exprimé par rapport au nombre total de femelles et du pourcentage de juvéniles exprimé par rapport au nombre d'individus total dans chaque prélèvement.

L'évolution de ces pourcentages brutes sur les deux années suivies permet de mettre en évidence l'existence de trois pics de pourcentage maximum de femelles ovigères et de juvéniles par an (**Figure 58**). Ces trois pics pourraient ainsi correspondre à trois périodes annuelles de reproduction pour *C. curvispinum* dans la Meuse. Cependant, le pourcentage de femelles ovigères dans tous les prélèvements effectués n'est jamais nul entre le début de la première et la fin de la dernière période de reproduction. De même, un nombre minimum de juvéniles est continuellement observé durant toute cette période globale. On ne peut donc à ce stade identifier clairement le nombre annuel de périodes de reproduction.

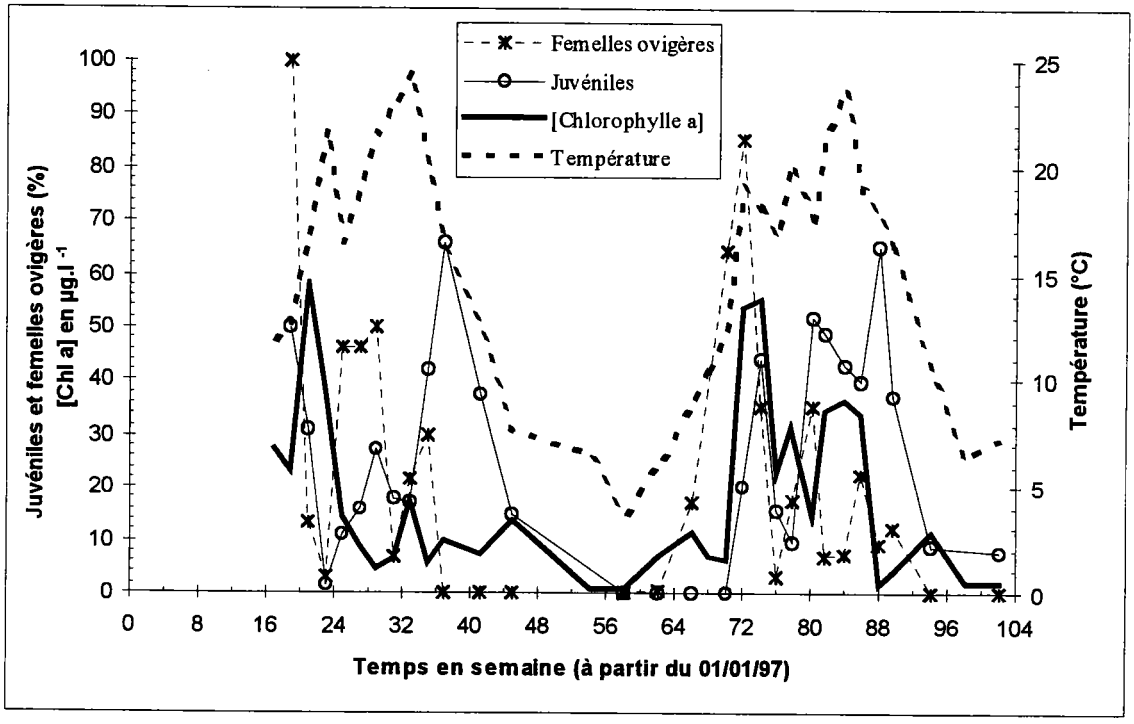


Figure 58 : Evolution temporelle (1997 à 1998) des pourcentages de femelles ovigères (nombre rapporté à la totalité des femelles par prélèvement) et de juvéniles (nombre rapporté à la totalité des individus par prélèvement) de *Corophium*, de la température (°C) et de la concentration en Chlorophylle -a ($\mu g.l^{-1}$) dans la Meuse.

Le début tardif du suivi en 1997 ne permet pas d'identifier précisément le début de la première période de reproduction.

En 1998, une seule femelle ovigère a été recensée à la date du 11 mars alors que la température de l'eau n'était que de 6°C. Un nombre plus important de femelles ovigères est ensuite observé le 08/04/98 alors que la température de l'eau mesurée en journée n'est encore que de 9°C. Les premiers juvéniles sont alors observés à la date du 20/05/98. Selon Rajagopal *et al.* (1999) la température de l'eau serait le facteur prépondérant dans le déclenchement de la reproduction de *C. curvispinum*. Celle-ci est initiée pour les populations de *C. curvispinum* du Rhin par une température d'eau dépassant les 10°C. Selon nos résultats, la reproduction serait donc initiée en dessous de 10°C.

L'apparition de femelles ovigères est postérieure à la première augmentation printanière du taux de chlorophylle –a qui est classiquement considéré comme indicateur du niveau de ressources trophiques présent dans la rivière pour *C. curvispinum* (Rajagopal *et al.*, 1999). La concentration en chlorophylle –a est égale à 11,2 $\mu g.l^{-1}$ à la date du 08/04/98.

Les plus forts pourcentages de femelles ovigères sont observés lors de la première période de reproduction en 1998. De tels pourcentages ne sont plus observés postérieurement à cette période, et ce jusqu'à la fin de la reproduction des individus en septembre. Ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les individus participant à la première période de reproduction correspondent aux

individus ayant survécus à l'hiver et sont pour la plupart d'entre eux capables de se reproduire dès que les conditions deviennent favorables. Les périodes de reproduction suivantes englobent quant à elles des femelles issues de différentes générations et à des stades de développement certainement plus hétérogènes.

Quelque soit l'année, les dernières femelles ovigères sont observées au mois de septembre (03/09/97 et 21/09/98).

4.2. Estimation du nombre de période de reproduction

L'existence de pics du pourcentage de femelles ovigères et de juvéniles au cours d'une année nous a amené à rechercher si une individualisation de ces pics était possible. Pour une série donnée (juvéniles ou femelles ovigères), les pourcentages observés sont assimilés à des fréquences d'observations en fonction du temps exprimé en semaine. Ceux-ci sont alors soumis à une régression non linéaire permettant de structurer les données en une suite de lois normales. Cette démarche peut être assimilée à une décomposition plurimodale permettant (1) de séparer et d'identifier les différents modes (correspondant à des pics), chaque mode définissant alors une période de reproduction, et (2) d'estimer pour chaque mode la date moyenne d'observation théorique et son écart-type.

Compte tenu du démarrage tardif du suivi en 1997, une décomposition plurimodale a uniquement été entreprise sur les résultats de l'année 1998 (**Figure 59**).

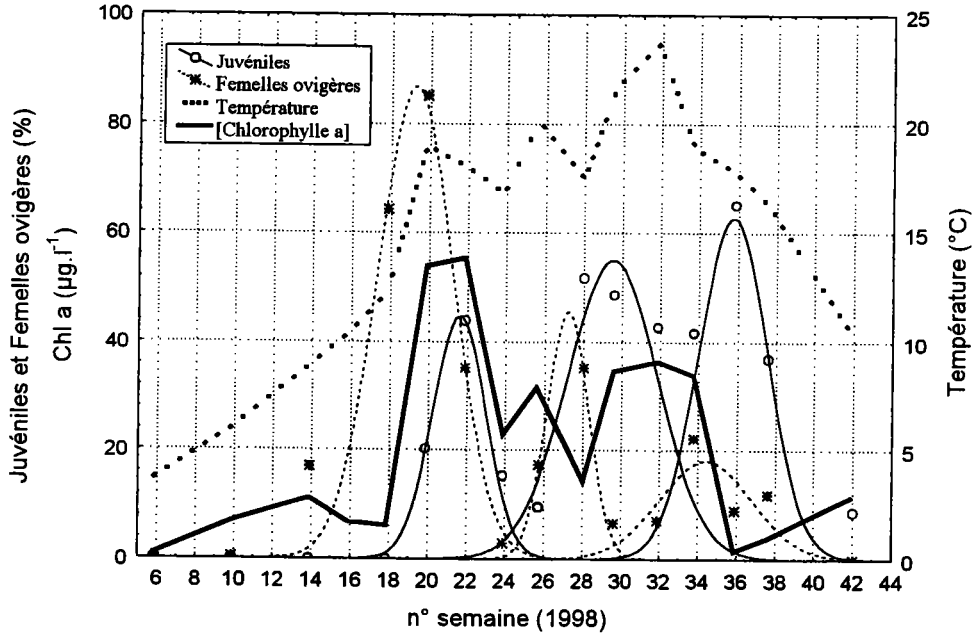


Figure 59 : Evolution des différents modes de femelles ovigères (nombre rapporté à la totalité des femelles par prélèvement) et de juvéniles (nombre rapporté à la totalité des individus par prélèvement) de *Corophium* dans la Meuse obtenus par ajustement non linéaire [femelles ovigères (R^2 = 0,96 ; N = 16) ; juvéniles (R^2 = 0,96 ; N = 16)], ainsi que de la température (°C) et de la teneur en Chlorophylle -a ($\mu g.l^{-1}$) au cours du temps exprimé en semaine à partir du 01/01/98.

L'estimation des différents paramètres des régressions non linéaires indique que la reproduction de *C. curvispinum* est bien établies mi-mai, mi-juillet et fin août (**Tableau XXIV**). Les pourcentages de femelles ovigères auraient ainsi été maximum aux dates du 15/05/98, 10/07/98 et 29/08/98.

Pour les femelles ovigères ainsi que pour les juvéniles, les trois modes identifiés sont significativement séparés dans l'année (cf. **Tableau XXIV**), démontrant ainsi **l'existence de trois périodes de reproduction de *C. curvispinum* dans la Meuse**.

Nous pouvons de plus constater que chaque période de reproduction s'étale globalement sur 6 à 10 semaines. Il en résulte donc un chevauchement des différents modes successifs extraits pour les femelles ovigères mais aussi par voie de conséquence pour les juvéniles (cf. **Figure 59**).

Les pourcentages de juvéniles auraient été maximum les 01/06/98, 26/07/98 et 08/09/98.

Tableau XXIV : Synthèse des résultats des décompositions plurimodales établies en fonction du temps à partir des pourcentages de femelles ovigères (R^2 = 0,96 ; N = 16) et de juvéniles de *Corophium curvispinum* (R^2 = 0,96 ; N = 16)au cours de l'année 1998. Un test t est utilisé afin de comparer les positions moyennes des différents modes de femelles ovigères et de juvéniles (***: différence hautement significative).

	Mode considéré	**Femelles ovigères**	$N_{estimé}$	**Juvéniles**	$N_{estimé}$	**Test t**
Temps en semaine	Mode 1	19,28 ± 1,95	154	21,60 ± 1,37	425	***
	Mode 2	27,22 ± 1,07	324	29,53 ± 2,35	122	***
	Mode 3	34,40 ± 2,40	280	35,77 ± 1,78	108	***
Equivalent date	Mode 1	15/05/98		01/06/98		
	Mode 2	10/07/98		26/07/98		
	Mode 3	29/08/98		08/09/98		

		Nombre de jours d'écart
Ecart en jours entre les modes des femelles et des juvéniles	Mode 1	16
	Mode 2	16
	Mode 3	10

Pour chaque période de reproduction, le nombre de jours séparant le mode de femelles ovigères et le mode de juvéniles lui faisant suite peut être assimilé à la durée du développement embryonnaire des individus.

Selon nos estimations, **la durée du développement embryonnaire est égale à 16 jours** si l'on considère les résultats obtenus pour les deux premières périodes de reproduction. La durée de 10 jours estimée pour la troisième période de reproduction semble relativement courte si on se réfère aux données de la littérature. En effet, une estimation de durée de développement embryonnaire de deux semaines environ est en accord avec les observations réalisées par Rajagopal *et al.* (1999) pour les populations de *C. curvispinum* du Rhin. Musko (1992) estime cette durée à environ quatre semaines pour les populations de *C. curvispinum* du lac Balaton.

Le faible nombre de travaux sur ce sujet ne permet pas à l'heure actuelle d'expliquer ces différences. Il semble néanmoins que le développement de *C. curvispinum* serait favorisé dans les systèmes d'eau courantes à tendance eutrophe. Le nombre d'œufs porté par femelle étant positivement corrélé à la concentration en chlorophylle –a (Rajagopal *et al.*, 1999), le développement rapide de populations de *C. curvispinum* dans de tels milieux en serait d'autant favorisé.

Chapitre IV : Evolution spatio-temporelle des espèces invasives : le déclin de *Dreissena polymorpha* dans la Moselle

1. PRINCIPALES ETAPES DE LA COLONISATION

En 1988, Schöll (1990) signale la présence de *Corophium curvispinum* au niveau de la confluence entre la Moselle et le Rhin. A cette époque, les Bivalves du genre *Corbicula* sont recensés dans le Rhin depuis à peine un an. *Dreissena polymorpha* est alors considérée comme une constante de la macrofaune benthique de la Moselle. Il faut ensuite attendre six ans avant que des recensements faunistiques mettent en évidence le développement de populations de *C. curvispinum* dans la Moselle Luxembourgeoise (Dhur, 1993). Les prélèvements benthiques que nous réalisons en été 1994 nous permettent alors de constater la présence de *C. curvispinum*, *C. fluminalis* et *C. fluminea* à hauteur d'Hauconcourt/Argancy. La présence de *C. fluminalis* dans la Moselle allemande à Grevenmacher laisse alors fortement supposer que des populations de *Corbicula* sont déjà présentent sur la majeure partie du cours aval.

Les résultats de nos recherches sur la macrofaune benthique de la Moselle en hiver 1994 (cf. **chapitre I**) ont révélé l'absence de *Corbicula* au niveau de la station la plus amont prospectée (Gondreville). En revanche *C. curvispinum* paraissait déjà bien établi au regard des densités estimées. Nous avons réalisé deux ans plus tard, en hiver 1996, une prospection identique à la précédente. Les résultats de cette prospection nous permettent (1) de confirmer l'établissement de *C. curvispinum* à Gondreville, et (2) de signifier la présence de *C. fluminea* à cette même station. Les densités de *C. fluminea* sont cependant faibles (une dizaine d'individus pour un prélèvement à la drague). *C. fluminalis* n'a toujours pas été recensé à cette station à l'heure actuelle.

De récents prélèvements qualitatifs nous permettent de plus de signaler la présence de *C. fluminea* dans le cours même de la Moselle à Flavigny-sur-Moselle en amont de Gondreville. De plus, cette espèce a aussi été trouvée dans le canal de l'Est à hauteur de Golbey en 2000. Nous ne pouvons cependant donner aucune indication sur la présence de *C. curvispinum* à ces stations.

Toutes ces informations nous permettent donc de proposer une carte de répartition géographique actualisée de ces espèces exotiques dans la Moselle (**Figure 60**).

L'espèce *C. fluminalis* est présente en sympatrie avec *C. fluminea* au niveau de Dieulouard depuis maintenant plusieurs années, or on ne la retrouve pas dans la Moselle amont comme *C. fluminea*. L'existence de différences physico-chimiques entre les eaux de la Moselle amont et aval pourrait être une des hypothèses pouvant expliquer cette absence de colonisation du cours amont par *C. fluminalis*. On pourrait alors trouver dans ces facteurs abiotiques un critère écologique de différenciation entre les deux espèces de *Corbicula*.

La découverte d'individus de *C. fluminea* dans le canal de l'Est permet de démontrer que cette voie de colonisation de ou vers la Moselle doit effectivement être envisagée (cf. chapitre I. 1.2.).

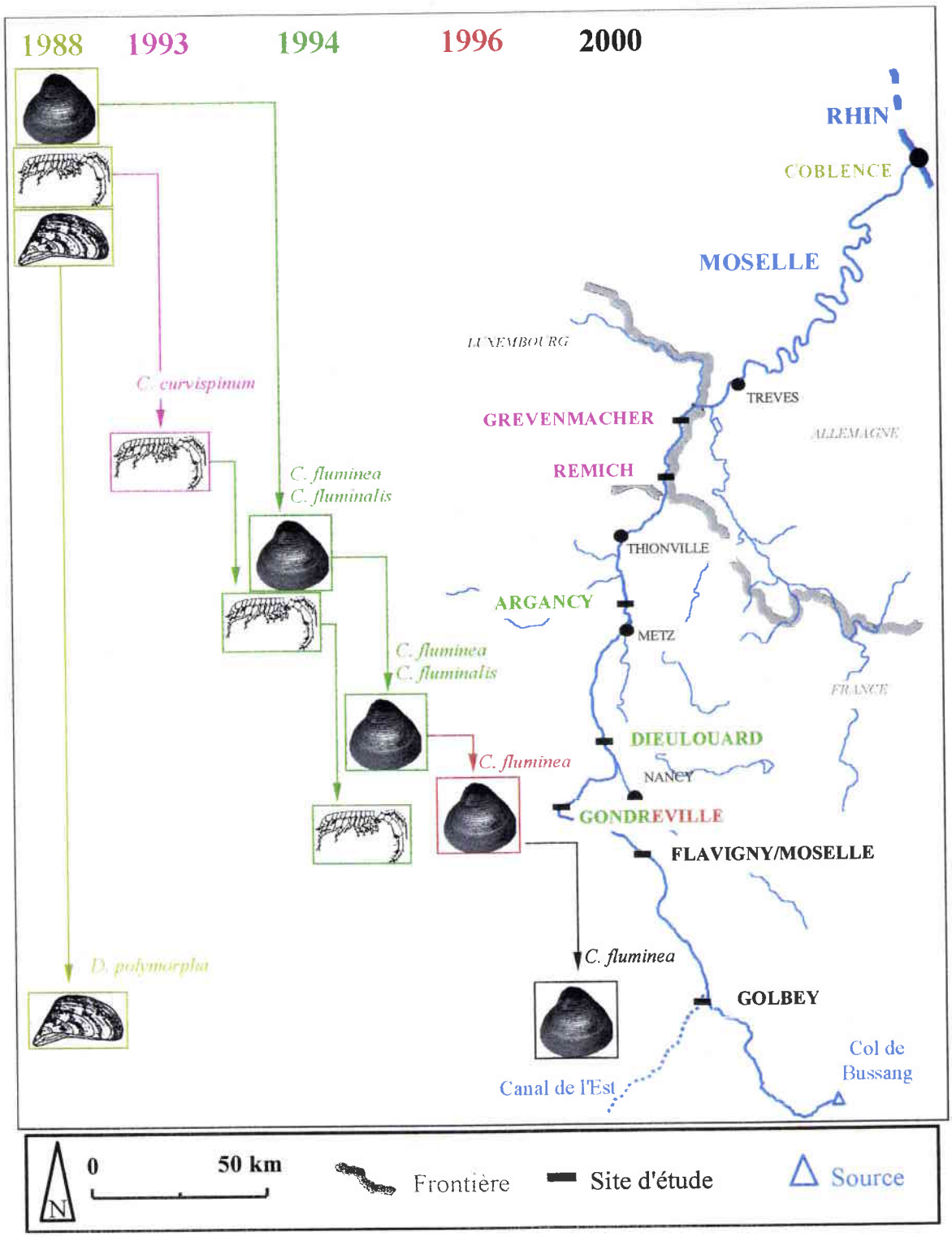


Figure 60 : Historique de la colonisation de la Moselle par *Corophium curvispinum*, *Corbicula fluminalis* et *Corbicula fluminea*.

2. EVOLUTION DES POPULATIONS DE MACROINVERTEBRES INVASIFS DANS LA MOSELLE

Une évolution croissante des densités de *Corophium curvispinum* et *Corbicula* dans la partie française de la Moselle est observée entre 1994 et 1996. Parallèlement, un déclin des populations de *Dreissena polymorpha* est mis en évidence pour la période d'étude considérée. Si ce déclin semble à première vue lié de façon directe aux introductions récentes d'espèces, nous montrons l'importance que peuvent avoir certains facteurs abiotiques clés dans les étapes de ces invasions biologiques.

Ainsi, une étude de l'évolution d'un large panel de facteurs abiotiques sur une période de 10 ans et encadrant notre période d'étude des populations macrobenthiques permet de mettre en évidence le rôle qu'ont pu avoir certains facteurs abiotiques (régime hydrologique, température de l'eau, [Chlorophylle –a] et pH en particulier) dans les phénomènes d'établissement des nouveaux arrivants et de déclin des populations de *Dreissena polymorpha* alors en place.

➡ **Bachmann V., Beisel J. N., Usseglio-Polatera P. & Moreteau J. C.. Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. Arch. Hydrobiol. (sous presse)**

Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species

V. Bachmann[1], J. N. Beisel[1], P. Usseglio-Polatera[1] and J. C. Moreteau[1]

Université de Metz, France

With 7 figures and 1 table in the text

---

[1] **Authors' address:** UPRES "Ecotoxicité, Biodiversité et Santé Environnementale", Equipe de Démoécologie, Université de Metz, UFR SciFA - Campus Bridoux, Avenue du Général Delestraint, 57070 METZ Borny, France. e-mail: bachmann@sciences.univ-metz.fr

Abstract

Macroinvertebrate communities sampled in 1994, 1995 and 1996 showed that three invasive exotic species (*Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* and *Corbicula fluminalis*) were well established and coexisted in the River Moselle. Results highlighted a decline of the zebra mussel population, the oldest invader considered, between 1994 and 1996. Benthic densities decreased. The recruitment of juveniles was unsuccessful and population was clearly ageing over the considered period. These results were confirmed by a decline of the veliger density (reproduction capacity) between 1994 and 1998. Biotic and abiotic factors which have probably influenced the zebra mussel population dynamics are discussed. The recent establishment of *C. curvispinum* in the same mesohabitat type and the massive development of Corbiculidae suggested a possible competition for habitat and/or food between these invasive species. A first abiotic factor was the hydrological regime of 1994 and 1995, which was particularly high for the 1992-1998 period. It may have removed the substratum and then favoured the settlement of an opportunistic species like *C. curvispinum* with a high reproductive output and a reproduction period early in the year. A second abiotic factor was the physicochemical water quality of the River Moselle. In 1993 and 1994 the high chlorophyll-a concentration probably favoured the incubation of *C. curvispinum*, and in 1994 the pH did not reach an optimal value for the survival of *D. polymorpha* veligers. Our results describe key factors for understanding the population dynamics of invasive species in regard to environmental changes and processes involved in future ecosystem invasions.

Introduction

From the beginning of this century, an increasing number of exotic plant or animal species have become established in both European and American aquatic habitats. Most scientists agree that the explanation for past and future unintentional biological invasions is (1) the high degree of connectivity between European and Eurasian water systems via trade canals and shipping, and (2) the intercontinental transport of some brackish water species in the ballast water tanks of shipping. However, if a large number of species are liable to be introduced in new geographic areas, only some of these draw the attention of scientists and river water users for their significant both ecological and economic impacts (KHALANSKI 1997, MORTON 1997, review in HAURY & PATTEE 1997). Successful mass invaders, mainly bivalves such as *Dreissena polymorpha*, *Corbicula fluminea* (MCMAHON 1983), or crustaceans such as corophiids (KELLEHER et al. 1998) are known to induce drastic changes in aquatic community structure (including extinction of native species) and in the trophic structure of the colonized ecosystems (FAHNENSTIEL et al. 1995). A striking example was the rapid establishment of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in all the American Great Lakes and the major river systems of the eastern USA following its establishment in Lake St. Clair about in 1986 (JOHNSON & CARLTON 1996). It is well known that zebra mussel invasion causes significant changes in lake or large river water quality and food webs (HEBERT et al. 1991, MELLINA et al. 1995, EFFLER et al. 1996, STRAYER et al. 1999), from bacterioplankton (COTNER et al. 1995, STRAYER et al. 1999), phytoplankton (CARACO et al. 1997, BASTVIKEN et al. 1998, EFFLER & SIEGFRIED 1998), zooplankton (FANSLOW et al. 1995, PACE et al. 1998), benthic macroinvertebrate (GILLIS & MACKIE 1994, BOTTS et al. 1996, NALEPA et al. 1996, RICCIARDI et al. 1996, RICCIARDI et al. 1997, NALEPA et al. 1998, PARKER et al. 1998, STRAYER et al. 1998, STRAYER et al. 1999), fish communities (FRENCH & BUR 1996) to diving duck assemblages (HAMILTON et al. 1994, MACISAAC 1996).

Nowadays the prediction of the identity and impact of future biological invaders appears to be a priority for aquatic resource management (PADILLA et al. 1996). Based on a thorough literature review on invasion history of freshwater invertebrates, RICCIARDI and RASMUSSEN (1998) pointed out high-risk species native from the Ponto-Caspian basin, an important donor region. Following the same invading scheme as for *D. polymorpha*, *Dreissena bugensis* or *Echinogammarus ischnus* (WITT et al. 1997), the suspension-feeding *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda) is expected to invade North American river systems in which it could significantly alter littoral communities and food webs (RICCIARDI & RASMUSSEN 1998). The invasion of European rivers by *C. curvispinum* is a convenient experimental case-study to better define the possible combinations of behavioural, physiological and environmental aspects that may enhance the successful establishment of a new invader (DEN HARTOG et al. 1992, RAJAGOPAL et al. 1999).

Our study focused on the rapid colonization of the River Moselle by several invasive species recently recorded (BACHMANN et al. 1995, DHUR & MASSARD 1995), and on changes induced in the macroinvertebrate community structure. Taking into account the history of invasions in the Rhine during the last few years and confronting the temporal changes in environmental and macrobenthic fauna data collected in the River Moselle, we specifically investigated major events and factors involved in the colonization success or the decline of invasive species established in a given habitat.

Material and methods

The 535 km long Moselle River is, in most parts, canalized in order to enable a high volume of ship traffic with the Rhine (from France to Germany and the Netherlands). The large number of weirs induces the presence of several diversion reaches flowing in parallel with the canalized one. The present study was carried out at two sites, Grevenmacher (Luxemburg) and Argancy (France), approximately 75 km distant from each other (Fig. 1). Both sites were chosen because of their representativeness of the main environmental conditions which one encounters along the river (BACHMANN et al. 1997). The site of Grevenmacher is a typical canalized sector stabilised with pieces of rock. The site of Argancy is a sector unavailable to shipping with a mainly mineral substratum ranging from coarse sand to pebble. Moreover, according to (1) the mean transit time of the water over the Argancy-Grevenmacher sector, (2) the development time of D-shaped larvae (ACKERMANN et al. 1994), *D. polymorpha* adults in Argancy may be considered as active contributors to postmetamorphic *Dreissena* potentially available for settlement in Grevenmacher. In the same way, the Argancy population of *D. polymorpha* received larval zebra mussels drifting from upper reaches. As a result, we considered that observations made in these two stations allowed to extend the conclusions to a part of the River Moselle longer than the Argancy-Grevenmacher sector.

Granulometric and faunal samples were collected during summer at a water depth of 1-4 metres by means of benthic dredges on the left bank, in the channel and on the right bank from 1994 to 1996 (BACHMANN & USSEGLIO-POLATERA 1999). Macrobenthic individual densities and dry biomasses obtained after drying individuals for 24h at 105°C (only soft tissues for bivalves) were established on each sampling occasion (BACHMANN & USSEGLIO-POLATERA 1999).

The zooplankton community was surveyed throughout this period in order to follow the changes in *Dreissena polymorpha* larval density. Zooplankton samples were collected with a 10.5 L Niskin sampling bottle (General Oceanics, Inc. - Miami, Florida) carefully placed in the water column at 1-2 metres depth from the surface. A remote control was used to close the upper and lower holes of the bottle. A total of 21 L of water was sieved through a 63 µm-mesh Nitex plankton net. The plankton collected on the net was then re-suspended in about 1 L of filtered river water and immediately fixed with 50 mL formalin solution (36%). Samples were again concentrated in the laboratory by filtering through a 63 -µm-mesh Nitex plankton net fitted in a small plastic column. The plankton was then re-suspended in 20 mL of filtered water. On each sampling occasion, the entire sample was then scanned under a microscope at 30× magnification and only *D. polymorpha* D-shaped veligers (ACKERMAN et al. 1994) were counted, regardless of their size.

Daily discharge, water temperature and dissolved oxygen concentration were recorded by the Nuclear Power Plant of Cattenom ('Electricité De France'). Chemical data over the period 1992-1998 were collected by the Regional Office of the French Environment Ministry on the Argancy-Grevenmacher section. These data were obtained form a regional freshwater database called 'Banque de l'Eau Rhin-Meuse - Réseau National des Données sur l'Eau'. It was considered that chlorophyll-a (µg/L) reflected the abundance of the phytoplankton and hence food availability. Chemical variables constituted most of the data set and comprised several different measures of phosphorus (total [P],

[PO_4^{-}]), nitrogen (total [N], [NO_2^{-}], [NO_3^{-}], Kjeldahl [N], [NH_4^{+}]), and water hardness (pH, [$CaCO_3$]), as well as concentrations of Cl^{-}, Mg^{2+}, Ca^{2+}, K^{+}, and Na^{+} (all ion concentrations in milligrams per litre). Changes in each variable were visually checked in order to highlight the main differences among and within the years 1994 to 1996.

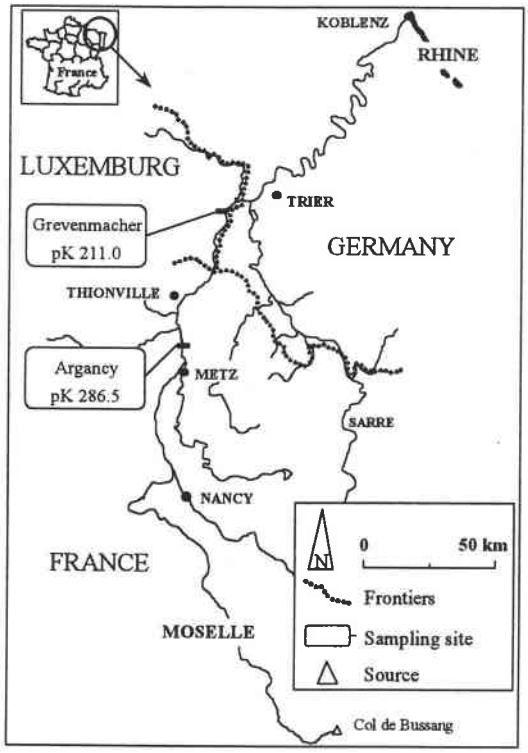


Fig. 1. Location of the sampling sites on the river Moselle. pK refers to navigation kilometric point.

Results

Biological changes in macroinvertebrate community structure

The identification of the macroinvertebrate species for the three years allowed us to describe population changes in terms of both density and biomass. As a first result, we noticed that *Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum* together reached up to 82% and 94% in mean relative abundance and biomass of benthic invertebrates, respectively, at Grevenmacher. They largely dominated the macroinvertebrate community (Fig. 2a,b). Densities up to 100,000 individuals.m^{-2} were observed for *C. curvispinum*, which confirmed its high mass establishment in the Moselle at this site (BACHMANN et al. 1997). The exotic *Corbicula* species (*C. fluminea* and *C. fluminalis*) were more represented at Argancy (Fig. 2c), where fine granulometric fractions from gravel to pebbles prevailed. The dominant status of the bivalves *Dreissena* and *Corbicula* clearly appeared in terms of mean relative biomass ranging from 67 to 91% (Fig. 2d). Densities of *C. curvispinum* were

less high at Argancy than at Grevenmacher, but as for *Corbicula, C. curvispinum* densities increased between 1994 and 1996 (Fig. 2c and Table I). During the same period, and whatever the sector, a sharp decrease of *D. polymorpha* populations was continuously observed (Fig. 2). The mean density of mussels decreased from 1994 to 1996 by factors of 8 at Grevenmacher and 4 at Argancy (Table 1). If taxonomic richness showed no significant differences from 1994 to 1996 both at Grevenmacher (Kruskal-Wallis test: $H = 4.32$; $p = 0.11$; ns) and at Argancy (Kruskal-Wallis test: $H = 0.81$; $p = 0.67$; ns), Insecta mean density also decreased while mean density of Turbellaria (predators of Diptera and Crustacea) and Oligochaeta increased (Table 1). Crustaceans (Corophidae, Gammaridae and Asellidae) were widely present at Grevenmacher and became the dominant faunal group in 1996 (Table 1).

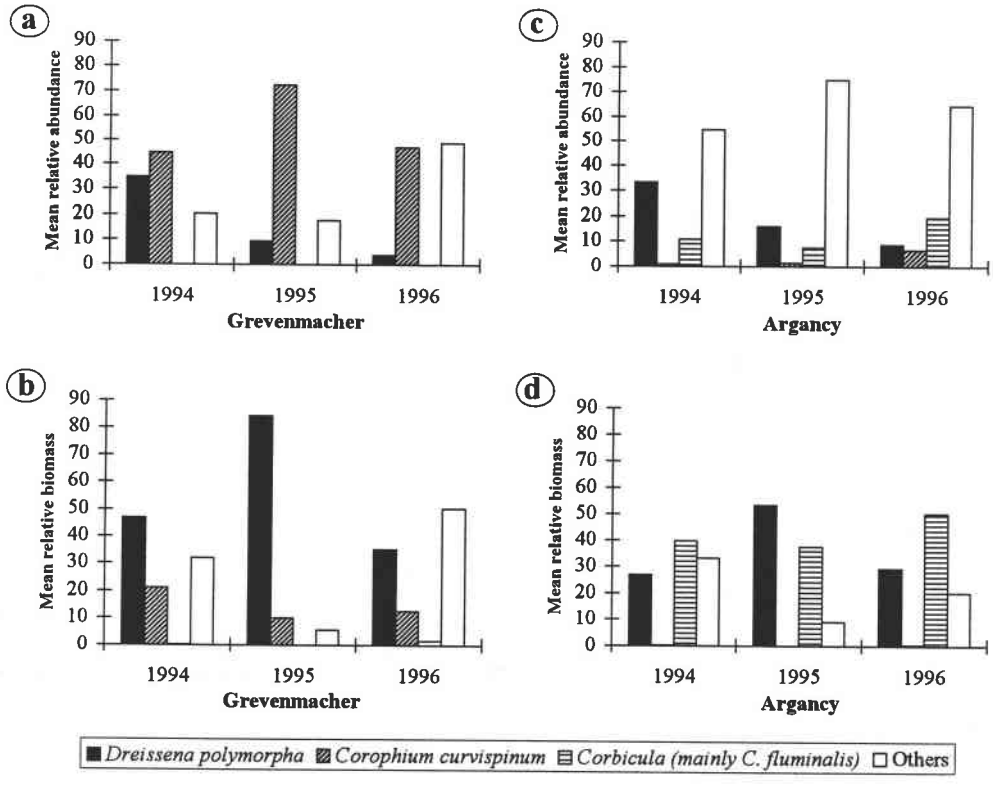


Fig. 2. Relative abundance (a & c) and relative biomass (b & d) of three invasive species compared to other invertebrates at Grevenmacher (a & b) and Argancy (c & d) sites.

The peculiar changes in mean *Dreissena* individual biomass which increased while mean density decreased, highlighted the ageing of the individuals established for several years within the two sectors (Fig. 3), and indicated an unsuccessful recruitment of *Dreissena* juveniles over this period.

Table 1. Mean density per square metre of three invasive species (*Corbicula fluminalis*, *Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*) between 1994 and 1996 in two contrasting sectors of the River Moselle. Results for other taxonomic groups are detailed. Percent mean relative abundances are in italics.

Site	**Argancy**		**Grevenmacher**	
Dominant substratum	Gravel and pebbles		Rock and boulders	
	1994	**1996**	**1994**	**1996**
Corbicula fluminalis	2663	6711	6	54
	(11 %)	*(19 %)*	*(< 0.0 %)*	*(< 0.2 %)*
Dreissena polymorpha	11913	2869	21390	2608
	(33 %)	*(9 %)*	*(35 %)*	*(4 %)*
Corophium curvispinum	380	3136	47525	27305
	(1 %)	*(7 %)*	*(45 %)*	*(47 %)*
Turbellaria	4	688	23	79
	(< 0.0 %)	*(2 %)*	*(< 0.1 %)*	*(< 0.4 %)*
Oligochaeta	2517	4972	388	1374
	(10 %)	*(25 %)*	*(< 0.3 %)*	*(2 %)*
Achaeta	619	555	405	28
	(2 %)	*(3 %)*	*(< 0.4 %)*	*(< 0.1 %)*
Other Mollusca	1025	1819	201	402
	(3 %)	*(6 %)*	*(< 0.5 %)*	*(1 %)*
Other Crustacea	3992	3561	3445	18781
	(12 %)	*(9 %)*	*(6 %)*	*(42 %)*
Insecta	8531	3665	11850	1807
	(27 %)	*(19 %)*	*(14 %)*	*(4 %)*

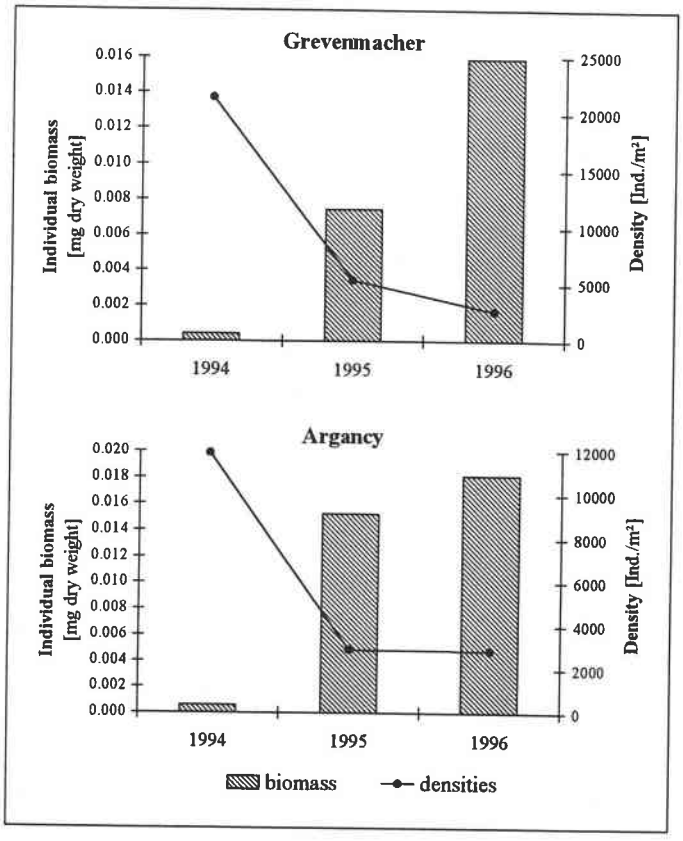


Fig. 3. Mean individual biomass (g dry weight of soft tissues) and mean density (ind./m²) of *Dreissena polymorpha* from 1994 to 1996 at Grevenmacher and Argancy.

Changes in Dreissena veliger density

Dreissena polymorpha sometimes had two main reproduction periods (June and August) in the Moselle as shown for the years 1995 and 1997 (Fig. 4). The second reproduction period happened approximately 1.5 months after the first.

In 1994, a peak of *D. polymorpha* veliger density (1336 veligers/L) first occurred in the river at the end of June. The second peak, in early August (148 veligers/L), was far lower than the one in June. In 1995, reproduction was slightly belated and more staggered. In 1996, samples of *Dreissena* veligers were not collected in early June but annual estimation of a gametogenesis maturation index showed that reproduction was clearly delayed and asynchronous among and within zebra mussel populations (unpublished data) during this year. Main reproduction covered the July-August period in 1996 with a maximum density of 518 veligers/L. In 1997, the first peak of 459 veligers/L was observed in June, and the second one (127 veligers/L) in July. In 1998, only one reproduction period was detected and the highest density observed (58 veligers/L) was the lowest recorded for the studied years.

As for settled *D. polymorpha* individuals, a gradual decrease in the annual maximum density of veligers was noticed from 1994 to 1998. The maximum density observed decreased by factors of 1.5 from 1994 to 1995 and 23 from 1994 to 1998.

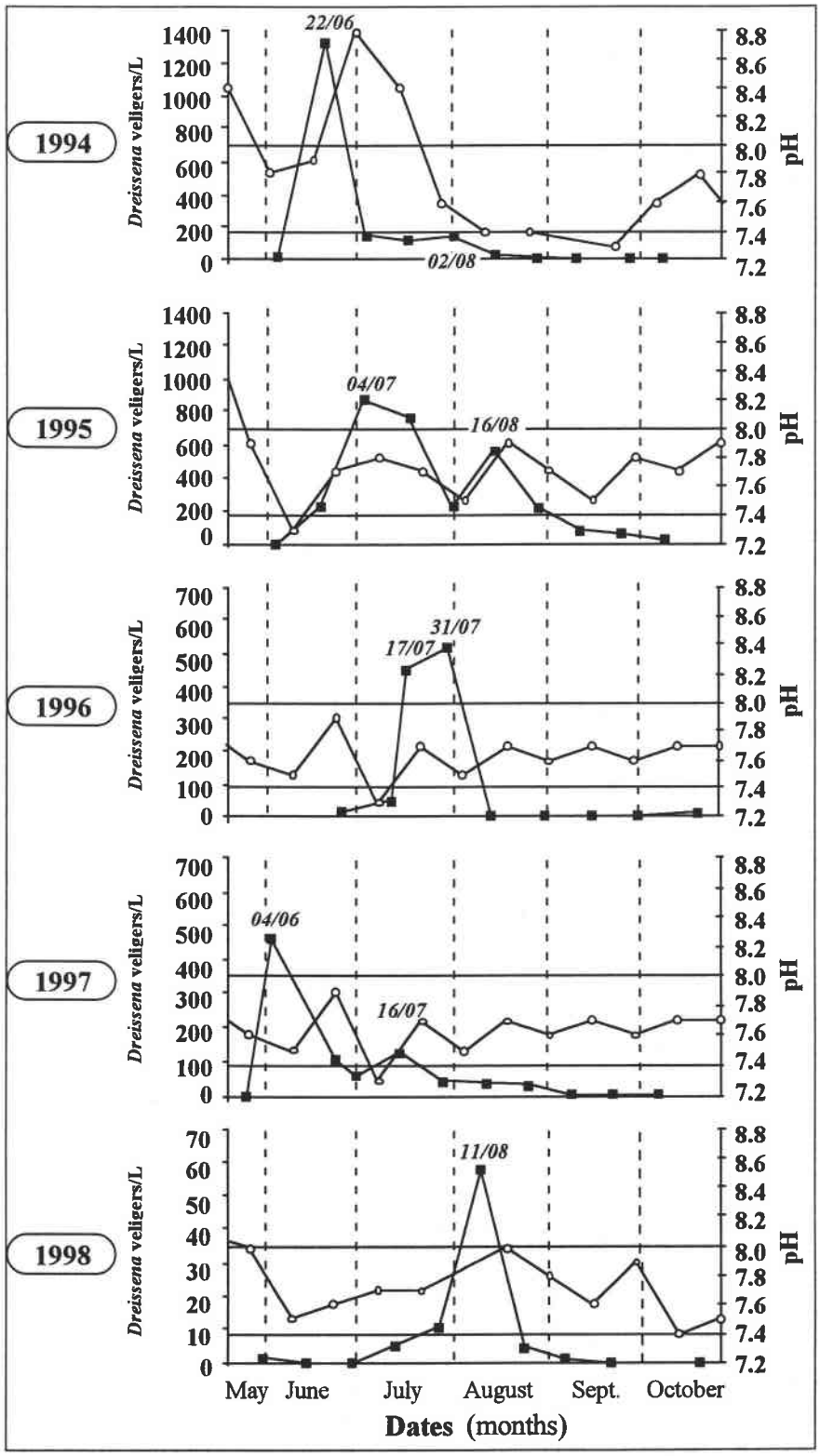


Fig. 4. *Dreissena polymorpha* veliger abundance in the River Moselle from 1994 to 1998 (full squares). The pH values (open circles) were plotted on the same graph in order to show the range of values occurring during the reproduction period. The scale representing the number of veligers is different from one graph to another. Horizontal fine lines indicate pH values of 7.4 and 8 on each graph.

Changes in environmental factors

The Moselle showed particular flow regime and thermal conditions in 1994 and 1995 (Fig. 5a & 5b). Discharge was high from January to May in both years. Thus, the median values of the mean monthly discharges were 252 and 357 m^3/s in 1994 and 1995, respectively, while for other years median values ranged from 56 to 157 m^3/s. As a result, a mean water temperature of more than 10°C was generally observed in March while this temperature level was only barely reached in April 1994, 1995 and 1996. Moreover, in both years water temperature was high in July, with monthly mean temperatures of 25.1°C and 25.6°C (versus 21.2°C to 23.8°C in the other years). Overall, chlorophyll-a concentration increased in early spring and sharply decreased after August (Fig. 5c). Two peaks of chlorophyll-a concentration (89 µg/L in April/May and 226 µg/L in June/July) occurred in 1994 while no second peak was observed either in 1995 or in 1996 (Fig. 5c).

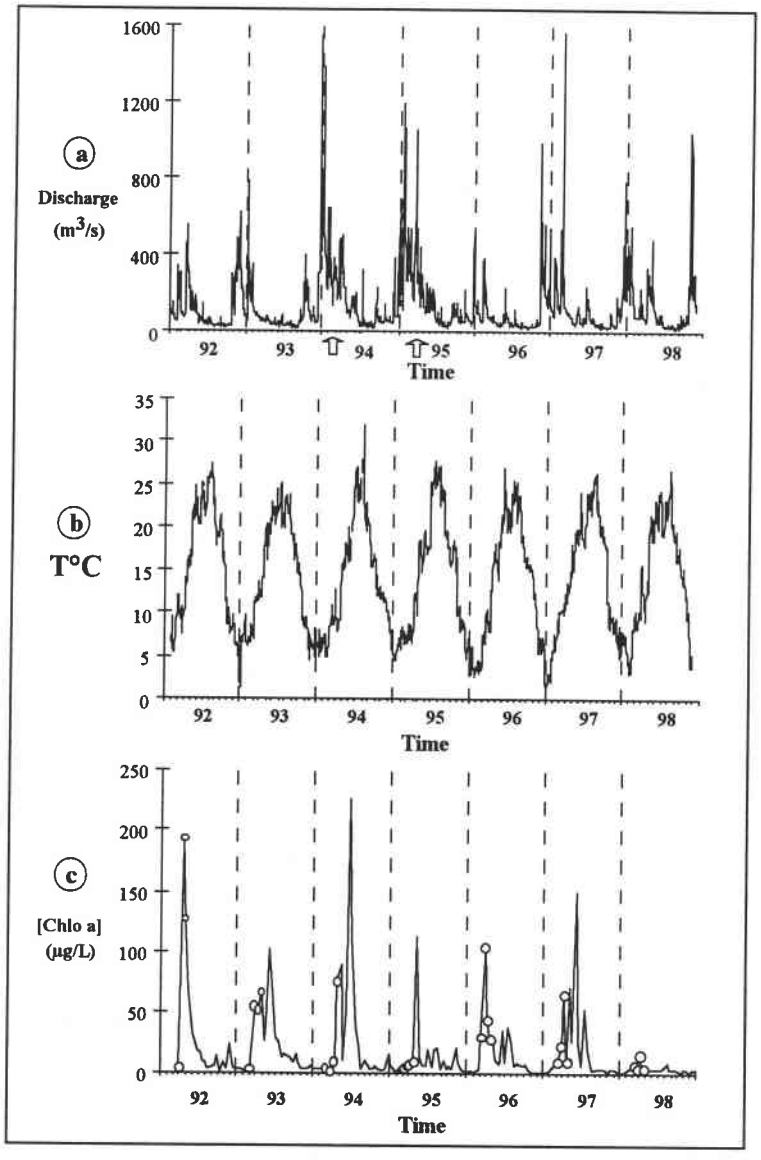


Fig. 5. Discharge (a), temperature (b), and chlorophyll-a concentration (c) from January 1992 to June 1998. Discharge and temperature are mean daily values ; chlorophyll-a concentration was measured twice a month. Open arrows on graph (a) mark periods during which discharge was very high when compared with other years. The circles on graph (c) represent chlorophyll-a concentrations in March and April samples.

High discharge levels in late winter and spring 1994 and 1995 entailed drastic changes in water chemistry. Thus, dilution caused a sharp decrease in ion concentrations as shown for example for [Cl^-] and [Ca^{2+}] (Fig. 6 a & b). After 1995, most ion concentrations reverted to a similar range of values as in 1992 and 1993. Conversely, Kjeldahl nitrogen concentrations altogether decreased from 1993 to 1998 (Fig. 6c).

In 1994, pH reached optimum values for the development of *Dreissena* veligers (from 8 to 8.5, see discussion) just after the larva emission period. At the end of July 1994, and for two months, pH decreased to values of about 7.4, near the survival limit of *Dreissena* (Fig. 4). Furthermore, we observed that in 1995 and 1996, pH never reached optimum values after larval emission, but ranged between 7.5 and 7.9.

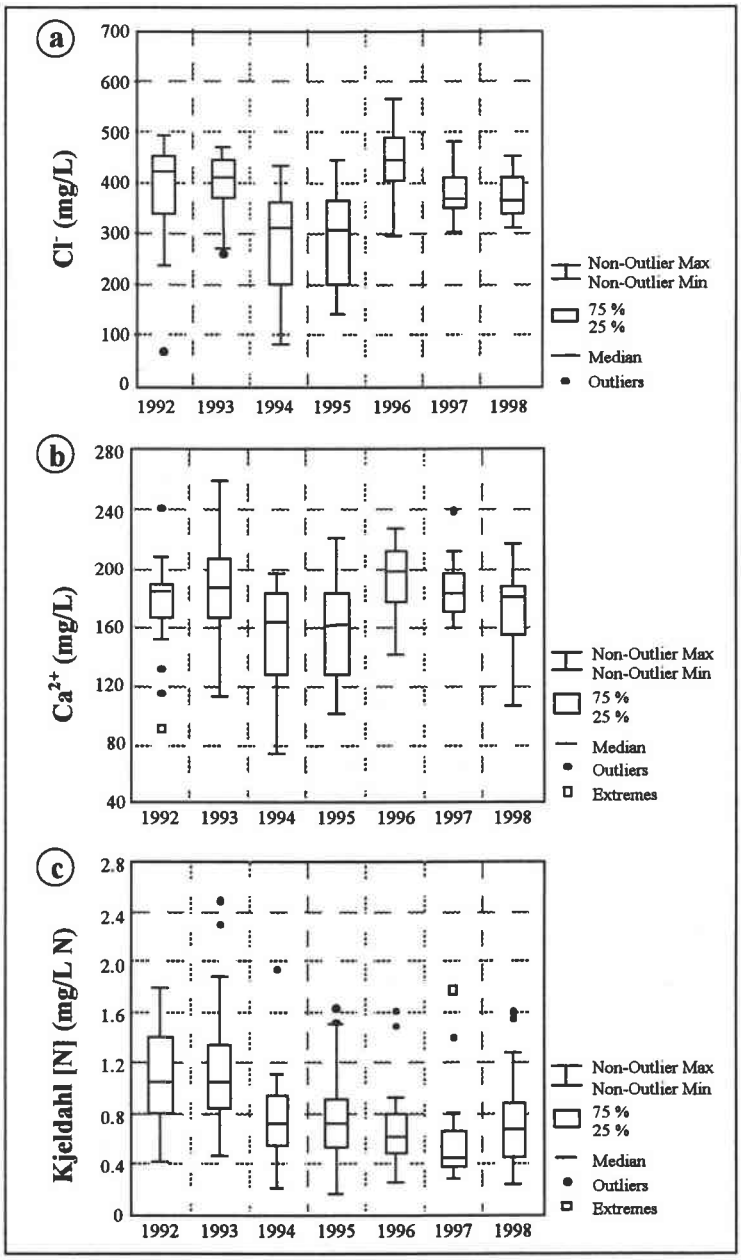


Fig. 6. Annual distribution of chloride concentration (a), calcium concentration (b) and Kjeldahl nitrogen concentration (c) from 1992 to 1998 (about one sample every two weeks). Values > (3^{rd}quartile+a(3^{rd}quartile-1^{st}quartile)), or < (1^{st}quartile-a(3^{rd}quartile-1^{st}quartile)) represent outliers (with a=1.5) and extremes (with a=3).

Discussion

From 1994 to 1996, we observed the massive establishment of *Corophium curvispinum* while both settled and larval densities of *Dreissena polymorpha* were decreasing. The development of *C. curvispinum* populations in the French part of the River Moselle seemed to be ineluctable since its discovery at the river mouth at Koblenz in 1988 (SCHÖLL 1990) and its spread up to Remich (Luxemburg) in 1993 (DHUR & MASSARD 1995). Meanwhile, (1) its rapid and massive invasion and (2) the simultaneous decline of the zebra mussel populations (initiated during the studied years) are striking. In the Rhine, VAN DER VELDE et al. (1994) also observed a decline of zebra mussel populations, while *C. curvispinum* populations were massively increasing.

Dreissena polymorpha versus other invasive species

Recent studies showed the possibility of a competition between *D. polymorpha* and *C. curvispinum*. Zebra mussel may compete with *C. curvispinum* for optimal location on substratum. The juveniles of *Corophium curvispinum* can actively move and select their substratum (RAJAGOPAL et al. 1999). After finding suitable substratum, *C. curvispinum* builds its tube, changes the habitat by introducing mud on the substratum and thereby prevents the development of others competitors (RAJAGOPAL et al. 1999). Needing bare stone surfaces to settle, zebra mussel larvae are hindered from doing so by the muddy tubes of *Corophium* (RAJAGOPAL et al. 1999).

Competition between the stone-dwelling amphipod and the zebra mussel may also concern food. In the Rhine, by using a stable isotope analysis, MARGUILLIER (1998) showed a common source of phytoplankton and particulate organic matter for *D. polymorpha*, *C. curvispinum*, and the clams, *Corbicula fluminea* and *Corbicula fluminalis*. It is well known that the filtering ability of *D. polymorpha* is great. For example, in parts of the Great Lakes, filter feeding by zebra mussels drastically reduced phytoplankton biomass and increased water clarity (FAHNENSTIEL et al. 1995). According to STRAYER & SMITH (1996), zebra mussels compete for food and overgrow other bivalves (RICCIARDI et al. 1995, SCHLOESSER et al. 1996), so that many populations of autochthonous bivalves are declining (PACE et al. 1998).

In contrast, several studies have documented an increased abundance of gammarid amphipods on substrata densely colonized by zebra mussels (RICCIARDI et al. 1997). For example, results obtained in a turbulent site of Lake Erie by WISENDEN & BAILEY (1995) suggested that zebra mussels and amphipods (*Gammarus* sp.) shared tolerance for unstable substratum, and that zebra mussels may have facilitated amphipod colonization of rocks by increasing microhabitat stability and food supply. An experimental field study in the Great Lakes suggested that dense zebra mussel colonization and organic biodeposition on hard substrata enhances conditions for several deposit feeding organisms (RICCIARDI et al. 1997), such as chironomids and oligochaetes (GRIFFITHS 1993, SMIT et al. 1993).

It is possible that, as for *Gammarus*, *C. curvispinum* colonization was made easier by the presence of an old zebra mussel bed which both trapped sediments and biodeposits, and enhanced substratum complexity at the microhabitat scale (SEED 1996). On several occasions we observed in the field the

fixation of *C. curvispinum* tubes on zebra mussel shells. The introduction of a coevolved invader may be easier when the recipient community is dominated by *Dreissena polymorpha* (RICCIARDI & MACISAAC 2000).

Role of perturbation on invasive population dynamics

It is not clear whether the development of dense *C. curvispinum* populations in the Moselle has contributed to the zebra mussel decline. However, it can be suggested that biotic and abiotic factors may have played an important role in structuring benthic communities. A change in physicochemical water quality of the river was observed in 1994 and 1995. It corresponded with particular flow patterns. In this context, two hypotheses could explain the decline of zebra mussel density and the massive invasion of *C. curvispinum* (Fig. 7).

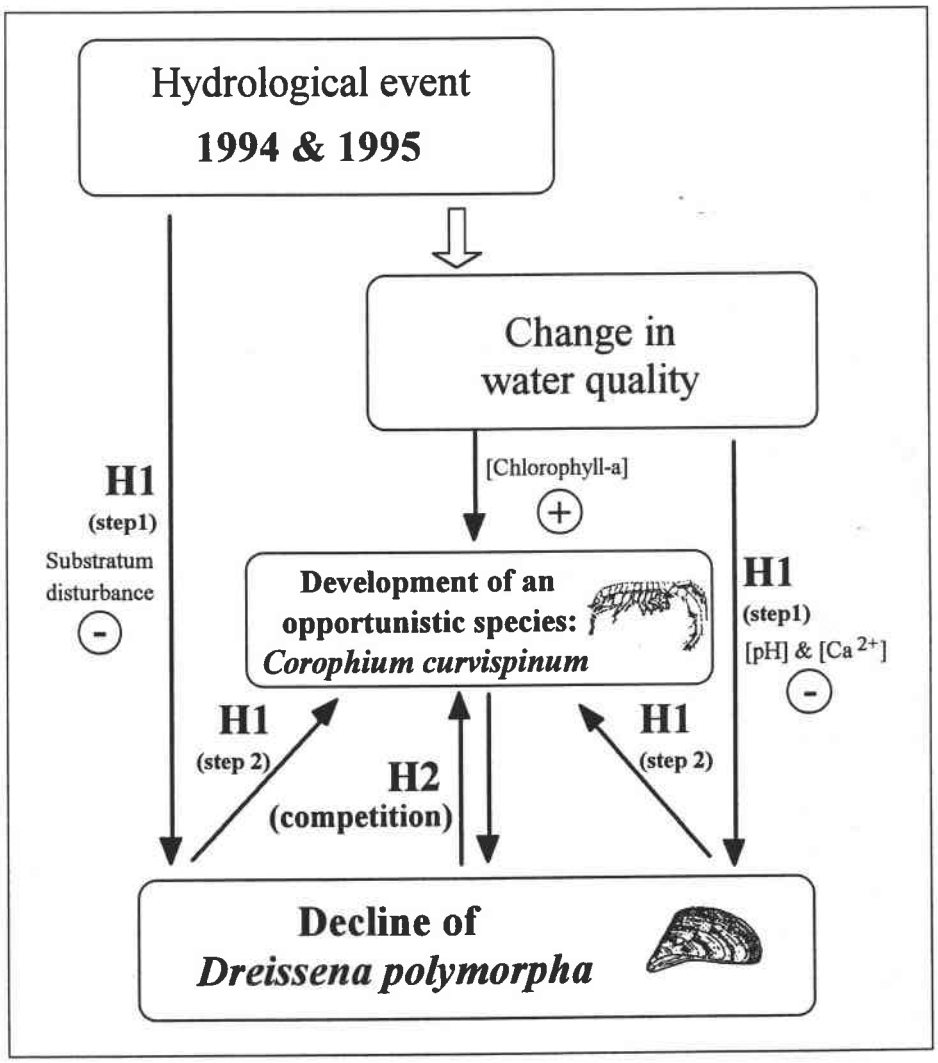


Fig. 7. Theoretical scheme summarizing potential biotic and/or abiotic interactions determining the changes in *Dreissena polymorpha* density in the River Moselle since 1994 according to hypotheses H1 and H2 explained in the text.

In the first hypothesis (**H1** in Fig. 7), the mortality of mussels or a decline in reproduction success of this species was consecutive to an environmental change. Two factors may be taken into account. The particular hydrological regime of 1994 and 1995 which may have removed the substratum, released habitats for a rapid settlement of an opportunistic euryoecious species, with a high reproductive output and a reproduction period early in the year (DEN HARTOG et al. 1992, RAJAGOPAL et al. 1999) such as *C. curvispinum*. *C. curvispinum* (and, to a lesser extent *D. polymorpha*) exhibit an ability to quickly and massively repopulate defaunated habitats, following population crashes caused by extreme conditions (RICCIARDI et al. 1997, RAJAGOPAL et al. 1999). Furthermore, in 1994 and 1995, an exposure of spring zebra mussel veligers to harsh hydrodynamic conditions may have deteriorated their condition or increased their mortality (HORVATH & LAMBERTI 1999) and hence limited the recruitment of *D. polymorpha* in the River Moselle. A second environmental factor was water quality which fluctuated over the period considered. Both egg fertilization success and survival of *Dreissena* embryos are optimum for calcium concentrations above 47 mg/l and pH of about 8.4 (SPRUNG 1987, RAMCHARAN et al. 1992). In 1995 and 1996, the lower pH values (from 7.5 to 7.9) some weeks after the reproduction period of *Dreissena* probably limited the survival of *Dreissena* embryos and the settlement of veligers. The lower limit for occurrence of *Dreissena* is pH 7.3-7.4 (RAMCHARAN et al. 1992). In August and September 1994, observed pH values were close to this limit (see Fig. 4). Furthermore, the low calcium concentrations during the first halves of 1994 and 1995 (Fig. 6), compared with those of other years, may have disadvantaged *Dreissena* reproduction and hence favoured *Corophium* installation. The well timed high chlorophyll-a concentration early in 1994 and the high summer temperature probably favoured the development of *C. curvispinum* at Grevenmacher. RAJAGOPAL et al. (1999) demonstrated a positive correlation between the mean number of eggs of *Corophium* per brood (showing the level of reproduction) and chlorophyll-a in the Lower Rhine.

The second hypothesis (**H2** in Fig. 7) is that competition for habitats and/or food (for example between *C. curvispinum* and *D. polymorpha* at Grevenmacher) was the major process which caused the decline of the zebra mussel. The low (but steadily increasing) densities of *C. curvispinum* observed at Argancy compared with Grevenmacher may be explained (1) by the rare presence of coarse grain fractions (cobbles, boulders) at this site, which might slightly prevent its establishment, and (2) by the more recent invasion of the French part of the river by this species (BACHMANN et al. 1995). On the contrary, the suitable substratum encountered at Argancy by the *Corbicula* species (BELANGER et al. 1985) could explain their numbers (see Fig. 2d). Competition for food between *D. polymorpha* and Corbiculidae may be suggested, although these species do not compete for the same substratum (BACHMANN et al. 1997). Competition success may have been modified by abiotic processes acting as catalysts and increasing the reproduction rate and the installation ability of *C. curvispinum*.

Predicting the next invasions and their consequences

The Crustacea *Corophium curvispinum* seem of major importance in the decline of the zebra mussel in European freshwaters. We postulate that the process observed in Europe may be repeated in other invaded ecosystems. For example, as far as we are aware *C. curvispinum* has not been observed in North American freshwater before 1997 (WITT et al. 1997). In Europe, *D. polymorpha* and

C. curvispinum co-occur in many ecosystems, showing that the ecological needs of these species are partly similar. Consequently, many North American lakes and rivers where *D. polymorpha* has successfully developed since 1986 seem physically and chemically suitable for the establishment of *C. curvispinum*. Processes in the colonization dynamics of *Corophium* and *Dreissena* in Europe, key factors in interactions between them, are of interest for the management of potential territories of invasion. The same investigations could be envisioned for the clams *Corbicula fluminalis*, not yet recorded in North American freshwaters to the best of our knowledge.

Acknowledgements

We would like to thank the 'Banque de l'Eau Rhin-Meuse - Réseau National des Données sur l'Eau' and 'Electricité De France - CNPE de Cattenom' for the physicochemical data. We gratefully acknowledge useful comments and linguistic corrections by Pr. E. Pattee.

References

ACKERMAN, J. D., SIM, B., NICHOLS, S.J. & RENATA, C. (1994): A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) : comparisons with marine bivalves. - Can. J. Zool. **72:** 1169-1179.

BACHMANN, V., CEGIELKA, E., WAGNER, P., USSEGLIO-POLATERA, P. & MORETEAU, J. C. (1995): Installation de l'Amphipode *Corophium curvispinum* et de la palourde asiatique *Corbicula* sp. dans la partie française de la Moselle. - Hydroécol. Appl. **7:** 185-190.

BACHMANN, V., USSEGLIO-POLATERA, P., CEGIELKA, E., WAGNER, P., POINSAINT, J. F. & MORETEAU, J. C. (1997): Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polymorpha, Corophium curvispinum* et *Corbicula* spp. dans la rivière Moselle. - Bull. Fr. Pêche Piscic. **344/345:** 373-384.

BACHMANN, V. & USSEGLIO-POLATERA, P. (1999): Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel. - Hydrobiol. **410:** 39-46.

BASTVIKEN, D. T. E., CARACO, N. F. & COLE, J. J. (1998): Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. - Freshw. Biol. **39:** 375-386.

BELANGER, S. E., FARRIS, J. L., CHERRY, D. S. & CAIRNS, J. J. (1985): Sediment preference of the freshwater Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. - Nautilus **99:** 66-73.

BOTTS, P. S., PATTERSON, B. A. & SCHLOESSER, D. W. (1996): Zebra mussel effects on benthic invertebrates: physical or biotic? - J. North Amer. Benthol. Soc. **15:** 179-184.

CARACO, N. F., COLE, J. J., RAYMOND, P. A., STRAYER, D. L., PACE, M. L., FINDLAY, S. E. G. & FISCHER, D. T. (1997): Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. - Ecology **78:** 588-602.

COTNER, J. B., GARDNER, W. S., JOHNSON, J. R., SADA, R. H., CAVALETTO, J. F. & HEATH, R. T. (1995): Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on bacterioplankton: evidence for both size-selective consumption and growth stimulation. - J. Gt. Lakes Res. **21:** 517-528.

DEN HARTOG, C., VAN DEN BRINK, F. W. B. & VAN DER VELDE, G. (1992): Why was the invasion of the River Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? - J. Nat. Hist. **26:** 1121-1129.

DHUR, G. & MASSARD, J. A. (1995): Etude historique et faunistique des invertébrés immigrés ou introduits dans la Moselle luxembourgeoise et ses affluents. - Bull. Soc. Nat. luxemb. **96:** 127-156.

EFFLER, S. W., BROOKS, C. M., WHITEHEAD, K., WAGNER, B., DOERR, S. M., PERKINS, M., SIEGFRIED, C. A., WALRATH, L. & CANALE, R. P. (1996): Impact of zebra mussel invasion on river water quality. - Water Environ. Res. **68:** 205-214.

EFFLER, S. W. & SIEGFRIED, C. (1998): Tributary water quality feedback from the spread of zebra mussels: Oswego River, New York. - J. Gt. Lakes Res. **24:** 453-463.

FAHNENSTIEL, G. L., BRIDGEMAN, T. B., LANG, G. A., MCCORMICK, M. J. & NALEPA, T. F. (1995): Phytoplankton productivity in Saginaw Bay, Lake Huron: effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization. - J. Gt. Lakes Res. **21:** 465-475.

FANSLOW, D. L., NALEPA, T. F. & LANG, G. A. (1995): Filtration rates of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on natural seston from Saginaw Bay, Lake Huron. - J. Gt. Lakes Res. **21:** 489-500.

FRENCH, J. R. P. I. & BUR, M. T. (1996): The effect of zebra mussel consumption on growth of freshwater drum in Lake Erie. - J. Freshw. Ecol. **11:** 283-289.

GILLIS, P. L. & MACKIE, G. L. (1994): Impact of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, on populations of Unionidae (Bivalvia) in Lake St. Clair. - Can. J. Zool. **72:** 1260-1271.

GRIFFITHS, R. W. (1993): Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on benthic fauna of Lake St. Clair. - In: NALEPA, T. F. & SCHLOESSER, D. W. (eds.): Zebra Mussels: biology, impacts and control. - - Lewis Publishers, Boca Raton, USA, pp. 414-437.

HAURY, J. & PATTEE, E. (1997): Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes : essai de synthèse. - Bull. Fr. Pêche Piscic. **344/345:** 455-470.

HAMILTON, D. J., ANKNEY, C. D. & BAILEY, R. C. (1994): Predation of Zebra mussels by diving ducks - An exclosure study. - Ecology **75:** 521-531.

HEBERT, P. D. N., WILSON, C. C., MURDOCH, M. H. & LAZAR, R. (1991): Demography and ecological impact of the invading mollusc *Dreissena polymorpha*. - Can. J. Zool. **69:** 405-409.

HORVATH, T. G. & LAMBERTI, G. A. (1999): Recruitment and growth of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in a coupled lake-stream system. - Arch. Hydrobiol. **145:** 197-217.

JOHNSON, L. E. & CARLTON, J. T. (1996): Post-establishment spread in large-scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. - Ecology **77:** 1686-1690.

KELLEHER, B., BERGERS, P. J. M., VAN DEN BRINK, F. W. B., GILLER, P. S., VAN DER VELDE, G. & BIJ DE VAATE, A. (1998): Effects of exotic amphipod invasions on fish diet in the Lower Rhine. - Arch. Hydrobiol. **143:** 363-382.

KHALANSKI, M. (1997): Conséquences industrielles et écologiques de l'introduction de nouvelles espèces dans les hydrosystèmes continentaux : la moule zébrée et autres espèces invasives. - Bull. Fr. Pêche Piscic. **344/345:** 385-404.

MACISAAC, H. J. (1996): Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. - Am. Zool. **36:** 287-299.

MCMAHON, R. F. (1983): Ecology of the invasive pest bivalve *Corbicula*. - In: RUSSEL-HUNTER, W. D. (ed.): The Mollusca. - Ecology, - Academic Press Inc., New York, Vol. 6, pp. 505-561.

MARGUILLER, S. (1998): Stable isotope ratios and food web structure of aquatic ecosystems. - Ph. D. Thesis, Vrije Universiteit Brussel, Belgium.

MELLINA, E., RASMUSSEN, J. B. & MILLS, E. L. (1995): Impact of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on phosphorus cycling and chlorophyll in lakes. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **52:** 2553-2573.

MORTON, B. (1997): The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. - In: D'ITRI, F. (ed.): Zebra mussels and aquatic nuisance species. - Ann Arbor Press, Chelsea, Mich., pp. 1-53.

NALEPA, T. F., HARTSON, D. J., FANSLOW, D. L., LANG, G. A. & LOZANO, S. J. (1998): Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980-1993. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **55:** 2402-2413.

NALEPA, T. F., HARTSON, D. J., GOSTENIK, G. W., FANSLOW, D. L. & LANG, G. A. (1996): Changes in the freshwater mussel community of Lake St Clair: From Unionidae to *Dreissena polymorpha* in eight years. - J. Gt. Lakes Res. **22:** 354-369.

PACE, M. L., FINDLAY, S. E. G. & FISCHER, D. (1998): Effects of an invasive bivalve on the zooplankton community of the Hudson River. - Freshw. Biol. **39:** 103-116.

PADILLA, D. K., CHOTKOWSKI, M. A. & BUCHAN, L. A. J. (1996): Predicting the spread of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) to inland waters using boater movement patterns. - Global Ecology and Biogeography Letters **5:** 353-359.

PARKER, B. C., PATTERSON, M. A. & NEVES, R. J. (1998): Feeding interactions between native freshwater mussels (Bivalvia : Unionidae) and zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Ohio River. - Am. Malacol. Bull. **14:** 173-179.

RAJAGOPAL, S., VAN DER VELDE, G., PAFFEN, B. G. P., VAN DEN BRINK, F. W. B. & BIJ DE VAATE, A. (1999): Life history and reproductive biology of the amphipod *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda) in the Lower Rhine. - Arch. Hydrobiol. **144:** 305-325.

RAMCHARAN, C. W., PADILLA, D. K. & DODSON, S. I. (1992): Models to predict potential and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **49:** 2611-2620.

RICCIARDI, A. & MACISAAC, H. J. (2000): Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. - TREE **15:** 62-65.

RICCIARDI, A. & RASMUSSEN, J. B. (1998): Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **55:** 1759-1765.

RICCIARDI, A., WHORISKEY, F. G. & RASMUSSEN, J. B. (1995): Predicting the intensity and impact of *Dreissena* infestation on native unionid bivalves from *Dreissena* field density. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **52:** 1449-1461.

RICCIARDI, A., WHORISKEY, F. G. & RASMUSSEN, J. B.(1996): Impact of the *Dreissena* invasion on native unionid bivalves in the upper St Lawrence River. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **53:** 1434-1444.

RICCIARDI, A., WHORISKEY, F. G. & RASMUSSEN, J. B.(1997): The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **54:** 2596-2608.

SCHLOESSER, D. W., NALEPA, T. F. & MACKIE, G. L. (1996): Zebra mussel infestation of unionid bivalves (Unionidae) in North America. - Am. Zool. **36:** 300-310.

SCHÖLL, F. (1990): Zur Bestandssituation von *Corophium curvispinum* Sars im Rheingebiet. - Lauterbornia **5:** 67-70.

SEED, R. (1996): Patterns of biodiversity in the macro-invertebrate fauna associated with mussel patches on rocky shores. - J. Mar. Biol. Ass. U. K. **76:** 203-210.

SMIT, H., BIJ DE VAATE, A., REEDERS, H. H., VAN NES, E. H. & NOORDHUIS, R. (1993): Colonization, ecology, and positive aspects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Netherlands. - In: NALEPA, T. F. & SCHLOESSER, D. W. (eds.): Zebra Mussels: biology, impacts and control. - Lewis Publishers, Boca Raton, USA, pp. 55-77.

SPRUNG, M. (1987): Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. - Arch. Hydrobiol. **79:** 69-86.

STRAYER, D. L., CARACO, N. F., COLE, J. J., FINDLAY, S. & PACE, M. L. (1999): Transformation of freshwater ecosystems by bivalves - A case study of zebra mussels in the Hudson River. - Biosci. **49:** 19-27.

STRAYER, D. L. & SMITH, L. C. (1996): Relationships between zebra mussels (Dreissena polymorpha) and Unionid clams during the early stage of the zebra mussel invasion of the Hudson River. - Freshw. Biol. **36:** 771-779.

STRAYER, D. L., SMITH, L. C. & HUNTER, D. C. (1998): Effects of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion on the macrobenthos of the freshwater tidal Hudson River. - Can. J. Zool. **76:** 419-425.

VAN DER VELDE, G., PAFFEN, B. G. P. & VAN DEN BRINK, F. W. B. (1994): Decline of zebra mussel population in the Rhine. Competition between two mass invaders (*Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*). - Naturwissenschaften **81:** 32-34.

WISENDEN, P. A. & BAILEY, R. C. (1995): Development of macroinvertebrate community structure associated with zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization of artificial substrates. - Can. J. Zool. **73:** 1438-1443.

WITT, J. D. S., HEBERT, P. D. N. & MORTON, W. B. (1997): *Echinogammarus ischnus*: another crustacean invader in the Laurentian Great Lakes basin. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **54:** 264-268.

7. CONCLUSION GENERALE

Ce travail nous a permis d'approfondir nos connaissances en définissant (1) les principaux traits biologiques et écologiques d'espèces exotiques à caractère invasif présentes dans la Moselle, principalement les Bivalves du genre *Corbicula*, et (2) la dynamique spatio-temporelle des populations introduites.

Différentes échelles d'observations ont été nécessaires et utilisées pour permettre la mise en évidence de ces caractéristiques : des peuplements à l'espèce.

L'étude biocénotique des communautés faunistiques de la Moselle réalisée au moyen de techniques de dragage nous a permis (1) de définir la répartition longitudinale de *Corbicula* et *Corophium curvispinum* dans la Moselle, et (2) de proposer une méthode originale d'évaluation des stocks de macroinvertébrés en terme de biomasse qui permet de se rendre compte de l'importance prise par les espèces introduites au sein des communautés benthiques.

Corbicula et *C. curvispinum* sont ainsi distribués à l'heure actuelle sur la totalité de la Moselle en aval de Dieulouard. *C. fluminea* et *C. curvispinum* ont colonisé une partie de la Moselle amont. *Corbicula* représente jusqu'à 67% de la biomasse de macroinvertébrés à l'échelle d'un secteur d'environ 30 km de cours en Moselle. La majorité de cette biomasse est en partie due à *C. fluminalis*. **La colonisation du cours ne se ferait pas exclusivement dans le sens amont aval mais serait plutôt à relier à des inoculations d'individus à différents endroits de la rivière par le biais d'introductions involontaires d'origine anthropique (transports fluviaux par exemple) ou non (oiseaux aquatiques, poissons...)**. Ainsi, des mouvements actifs des individus combinés à des processus de dévalaison permettraient l'extension plus localisée des populations.

La caractérisation du substrat par quantification de chaque fraction granulométrique constitutive d'un prélèvement et de la faune associée a permis de montrer que chacune des espèces étudiées présente un preferendum de substrat particulier allant des sables fins pour *C. fluminea* à graviers grossiers pour *C. fluminalis* et jusqu'aux granulométries les plus grossières pour *Corophium curvispinum*.

Les études allométriques et génétiques que nous avons réalisées sur des populations de *Corbicula* d'origine géographiques différentes (différentes stations de la Moselle, Loire, Garonne, Rhin, Meuse, Rhône) nous permettent de montrer la **présence dans la Moselle de deux espèces distinctes de *Corbicula* que nous dénommons *C. fluminea* et *C. fluminalis***. Ces analyses génétiques nous permettent aussi de proposer différentes hypothèses sur les voies de colonisation possibles des espèces exotiques. Les populations de *C. fluminalis* et *C. fluminea* seraient arrivées dans la Moselle par le Rhin. Une différence génétique nette est mise en évidence entre les différentes

populations de *C. fluminea* étudiées et la population du Rhône qui correspondrait alors à une population plus anciennement établie ou ayant une origine différente des autres, peut être asiatique, par le biais du transport maritime de la Méditerranée.

Nous proposons **un outil de détermination basé sur les grandeurs allométriques de la coquille permettant la distinction des deux espèces de *Corbicula***. Ce modèle permet de séparer avec une réussite de 100% les individus de *C. fluminalis* et *C. fluminea* testés.

Nous montrons que les deux espèces de *Corbicula* dans la Moselle incubent les larves dans les hémibranchies. L'autofécondation semble possible mais **il est nécessaire, pour l'infirmer ou l'affirmer d'approfondir nos connaissances histologiques sur le genre *Corbicula,* et l'identification génétique au niveau de l'individu (signature génétique individuelle grâce aux microsatellites)**. Cette nécessité est l'une des perspectives principale à envisager à la suite de notre travail.

Différentes périodes de reproduction sont mises en évidence pour chaque espèce au cours d'une année. La principale période de reproduction des deux espèces a lieu en automne.

Le suivi de la croissance individuelle des deux espèces de *Corbicula,* mais aussi de *Dreissena polymorpha,* nous permet de proposer deux types de modèles mathématiques de la vitesse de croissance maximale moyenne. Ces deux modèles ont des objectifs différents. L'un, à partir du temps, permet des prédictions globales à long terme, l'autre, à partir de la température, permet lui aussi des prédictions mais à plus court terme. En revanche, si l'on connaît la chronique des températures, ce dernier modèle doit être plus précis pour raconter l'histoire de l'individu. Les résultats ont été obtenus sur des individus placés en cage et l'effet de ce confinement sur la croissance doit être envisagé. Un suivi des cohortes en milieu naturel a d'ores et déjà été entrepris et **devra permettre une confrontation des résultats d'estimation de la croissance en cage et en milieu naturel**.

La vitesse de croissance de *C. fluminea* est environ deux fois plus élevée que celle de *C. fluminalis*. La durée de vie des individus est estimée à 5 ou 6 ans pour les deux espèces. On doit cependant noter que la récente installation de *C. fluminalis* doit nous inciter à quelque prudence concernant cette estimation. L'influence de différents facteurs sur la croissance de *Corbicula* tels que la reproduction ou la densité des individus a été démontrée, et nul doute que ces deux éléments doivent être pris en compte dans un modèle qui se voudrait plus analytique.

De nombreuses perturbations d'ordre écologique mais aussi économique peuvent être induites par le développement de masse d'espèces exotiques dans les hydrosystèmes naturels ou artificiels (centres industriels utilisant l'eau brute des rivières) nouvellement colonisés. Nous avons ainsi caractérisé le développement des espèces exotiques dans ces deux types d'hydrosystèmes. **Cette étude a permis de mettre en évidence la moindre importance actuelle du développement de *D. polymorpha* comparée au début des années 90'**. En revanche, nous avons caractérisé le développement des cortèges faunistiques que l'on peut rencontrer au sein de systèmes artificialisés (ouvrages de prise d'eau de centrales nucléaires).

Le spongiaire *Spongilla lacustris* et l'hydrozoaire *Cordylophora caspia* sont les deux espèces actuellement majoritaires au sein des circuits de Cattenom. Leur présence est bien plus épisodique

dans les circuits de Chooz B où les biosalissures les plus fréquemment rencontrées sont les bryozoaires *Plumatella emarginata, Plumatella fungosa, Cristatella mucedo* et l'amphipode *Corophium curvispinum*.

L'utilisation de pièges artificiels en milieu naturel (Moselle et Meuse) et artificialisé (circuits secondaires de Cattenom et Chooz B) nous a permis de caractériser et de comparer, non seulement les espèces présentes (mollusques, spongiaires, hydrozoaires, bryozoaires), mais aussi les différentes phases de leurs cycles biologiques. De plus, le protocole expérimental d'étude mis en place permet de caractériser l'influence potentielle de la période de mise en eau des circuits sur le développement des biosalissures en milieux artificialisé.

Nous montrons que :

(1) il existe un cycle saisonnier de colonisation du substrat avec une occupation rapide et maximale de l'espace disponible de la fin du printemps au début de l'automne (mai-septembre) quelles que soient les stations étudiées,

(2) la colonisation est d'autant plus ralentie que les dates de mises en eau s'éloignent de la période mai-septembre jusqu'à devenir quasi nulle dans la période ultérieure la plus défavorable (décembre-janvier),

(3) l'occupation de la surface potentiellement colonisable est plus importante dans les milieux artificialisés que naturels.

Une **évolution croissante des densités de *C. curvispinum* et *Corbicula* dans la Moselle** est mise en évidence entre 1994 et 1996 **parallèlement au déclin des populations de *D. polymorpha***. Si ce déclin semble à première vue lié de façon directe aux introductions récentes d'espèces, nous montrons l'importance que peuvent avoir certains facteurs abiotiques clés dans les étapes de ces invasions biologiques. Ainsi, une étude de l'évolution d'un large panel de facteurs abiotiques sur une période de 10 ans et encadrant notre période d'étude des populations macrobenthiques permet de mettre en évidence le rôle qu'ont pu avoir certains facteurs abiotiques (température de l'eau, [Chlorophylle –a] et pH en particulier) dans les phénomènes d'établissement des nouveaux arrivants et de déclin des populations de *D. polymorpha* alors en place.

Les espèces invasives ont, comme nous l'avons montré, des conséquences tant économiques qu'écologiques (évolution de la biodiversité des cours d'eau). La poursuite des travaux concernant ces espèces devrait s'articuler autour de trois grands thèmes qui ont trait à l'écologie des espèces exotiques à caractère proliférant ou non.

Tout d'abord, améliorer nos connaissances en ce qui concerne les processus d'installation, de développement et de régulation d'espèce exotique au sein d'un écosystème récepteur. L'identification des corridors biologiques qui amènent des espèces exotiques aux écosystèmes aquatiques du nord de l'Europe est nécessaire. Les mécanismes de dispersion mis en œuvre nécessitent le suivi temporel de milieux témoins dans le but de tester l'hypothèse de résistance

biotique par opposition à l'hypothèse de *l'invasional meltdown* de Simberloff & VonHoll (1999).

En deuxième lieu, il est nécessaire d'identifier les causes et les conséquences de l'installation de ces nouvelles espèces. Pour cela, il conviendra d'établir l'existence ou non d'une relation entre le caractère perturbé des écosystèmes récepteurs et les modalités de leur colonisation par des espèces exotiques, ainsi que de définir une métrique permettant de quantifier la vitesse de transformation d'une biocénose donnée par rapport à une situation originelle. L'analyse des conséquences de l'installation des ces espèces sur différents compartiment de l'écosystème et en particulier sur des espèces cibles autochtones en découlera très logiquement.

Enfin, la multiplication, établie ou à venir, du nombre d'espèce à caractère proliférant nécessite d'améliorer nos connaissances quand au traits biologiques de ces espèces. Ceci nécessitera d'analyser et de tester l'existence de différences biologiques, physiologiques ou écologiques entre ces espèces et des espèces congénériques non décrites comme proliférantes ; de mettre en évidence les processus de sélection progressive de populations le long de corridors biologiques connus ; de décrire l'état physiologique de ces espèces en conditions environnementales extrêmes.

Certes, nous sommes bien conscient de l'augmentation considérable des grands problèmes écologiques donc environnementaux qui requièrent toute notre vigilance, il n'en reste pas moins vrai que les espèces invasives ne doivent pas être considérées comme un épiphénomène mais bien comme un élément majeur dans l'évolution de nos écosystèmes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Aldridge D.W. & Mc Mahon R.F. (1978). Growth, fecundity and bioenergetics in a natural population of the Asiatic freshwater clam *Corbicula manilensis* Philippi, from North Central Texas. J. Moll. Stud. 44, 49-70.

Alf A. (1991). Neu- und wiedergefundene Arten des Macrozoobenthon im Neckar. Lauterbornia 8, 71-76.

Alf A. (1992). Ein bemerkenswerter Fundort von *Corbicula fluminalis* MÜLLER 1774 im Rhein - mit Anmerkungen zur Ökologie und zu weiteren Vorkommen der Art in Baden-Württemberg. Lauterbornia 9, 65-72.

Araujo R., Moreno D. & Ramos M.A. (1993). The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe. Am. Malacol. Bull. 10, 39-49.

Auer J.C. & Zumstein J.F. (1992). Codification hydrographique. Tome 1 : Présentation, 37 p.; Tome 2.2 : Bassin de la Moselle amont, pagination multiple.; Tome 2.3 : Bassin de la Moselle aval, pagination multiple. Agence de l'eau Rhin-Meuse, Moulins-lès-Metz.

Bachmann V., Cegielka E., Wagner P., Usseglio-Polatera P. & Moreteau J. C. (1995). Installation de l'Amphipode *Corophium curvispinum* et de la palourde asiatique *Corbicula* sp. dans la partie française de la Moselle. Hydroécol.e Appl. 7(1-2), 185-190.

Bachmann V., Usseglio-Polatera P., Cegielka E., Wagner P., Poinsaint J. F. & Moreteau J. C. (1997). Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polymorpha, Corophium curvispinum* et *Corbicula* spp. dans la rivière Moselle. Bull. Fr. Pêche Pisc. 344/345, 373-384.

Bachmann V., Usseglio-Polatera P., Moreteau J. C. & Wagner P. (1998). A new method to assess the contribution of the macrobenthic compartment to the dissolved oxygen budget of a large river. Advances in river bottom ecology. G. Bretschko and J. Helesic. Leiden, Backhuys Publishers, 143-153.

Bachmann V. & Usseglio-Polatera P. (1999). Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel. Hydrobiol. 410, 39-46.

Bachmann V., Beisel J. N., Usseglio-Polatera P. & Moreteau J. C. (2000). Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. Arch. Hydrobiol. (sous presse).

Baker P., Baker S. & Mann R. (1993). Criteria for predicting zebra mussel invasions in the Mid-Atlantic Region, Virginia Sea Grant's Marine Advisory Program, School of Marine Science, Virginia Institute of Marine Science, College of William & Mary, Gloucester Point, Virginia, 11 p.

Barbault R. (1992). Ecologie des peuplements - Structure, dynamique et évolution, Masson, Paris, 273 p.

Barbault R. (1994). Des baleines, des bactéries et des hommes, Editions Odile Jacob, Paris, 327 p.

Barton S.H. & Addis J.S. (1997). Freshwater sponges (Porifera: Spongillidae) of western Montana. Gt. Bas. Natural. 57, (2), 93-103.

Bastviken D.T.E., Caraco N.F. & Cole J.J. (1998). Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. Freshw. Biol. 39, (2), 375-386.

Bayliss D. & Harris R.R. (1988). Chloride ion regulation in the freshwater amphipod *Corophium curvispinum* and acclimatory effects of external Cl-. J. Comp. Physiol. 158, 81-90.

Beaumont A. & Cassier P. (1973). Biologie animale : "Des Protozoaires aux Métazoiaires épithélioneuriens", Bordas, Paris, 1, 449 p.

Belanger S.E. (1991). The effect of dissolved oxygen, sediment, and sewage treatment plant discharges upon growth, survival and density of Asiatic clams. Hydrobiol. 218, 113-126.

Belanger S.E., Cherry D.S. & Cairns J.J. (1986). Seasonal, behavioral and growth changes of juvenile *Corbicula fluminea* exposed to chrysotile asbestos. Water Res. 20, (10), 1243-1250.

Belanger S.E., Davidson D.H., Farris J.L., Reed D. & Cherry D.S. (1993). Effects of cationic surfactant exposure to a bivalve mollusc in stream mesocosms. Env. Toxicol. Chem. 12, 1789-1802.

Belanger S.E., Farris J.L., Cherry D.S. & Cairns J.J. (1985). Sediment preference of the freshwater Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. Nautilus 99, 66-73.

Benke A.C. & Jacobi D.I. (1994). Production dynamics and resource utilization of snag-dwelling mayflies in a blackwater river. Ecology 75, 1219-1232.

Berkman P.A., Haltuch M.A., Tichich E., Garton D.W., Kennedy G.W., Gannon J.E., Mackey S.D., Fuller J.A. & Liebenthal D.L. (1998). Zebra mussels invade Lake Erie muds. Nature 393, (6680), 27-28.

Berly A. (1989). Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône. Thèse de doctorat, Université de Lyon I, 309 p.

bij de Vaate A. & Greijdanus-Klaas M. (1990). The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands. Bul. Zool. Mus. Amsterdam 12, (12), 173-178.

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.

Boltovskoy D., Izaguirre I. & Correa N. (1995). Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. Hydrobiol. 312, (3), 171-182.

Bortkewitch L.W. (1987). Ecology and reproduction of *Corophium curvispinum* G. O. Sars in the estuary areas of rivers in the northwestern Black Sea area. Gidrobiol. Zh. 23, 91-93.

Botts P.S., Patterson B.A. & Schloesser D.W. (1996). Zebra mussel effects on benthic invertebrates: physical or biotic? J. North Amer. Benthol. Soc. 15, (2), 179-184.

Britton J.C. & Morton B.S. (1982). A dissection guide, field and laboratory manual for the introduced bivalve *Corbicula fluminea*. Malacol. Rev. (Suppl. 3), 1-82.

Britton J.C. & Morton B.S. (1986). Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoïdae) from North America. Malacol. Rev. 19, 1-43.

Britton J.C., Coldiron D.R., Evans L.P., Golightly C., O'Kane K.D. & Ten Eyck J.R. (1979). Reevaluation of the growth pattern in *Corbicula fluminea* (Müller). First International *Corbicula* Symposium, Texas Christian University Fort Worth, Texas USA, 177-192.

Buestel D. & Laurec A. (1975). Croissance de la coquille St. Jacques (*Pecten maximus*) en rade de Brest et en rade de St. Brieuc. Haliotis 5, 173-176.

Burlakova L. (1995). The relationship between *Dreissena polymorpha* and other benthic animals. Proceedings of the Fifth International zebra mussel and other aquatic nuisance organisms conference, Toronto, Canada, 23-29.

Buttner J.K. & Heidinger R.C. (1981). Rate of filtration in the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. Transact. Illinois State Acad. Sci. 74, (3-4), 13-15.

Byrne R.A., Dietz T.H. & McMahon R.F. (1991). Ammonia dynamics during and after prolonged emersion in the freshwater clam *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia: *Corbicula*cea). Can. J. Zool. 69, 676-680.

Cahoon L.B. & Owen D.A. (1996). Can suspension feeding by bivalves regulate phytoplankton biomass in Lake Waccamaw, North Carolina? Hydrobiol. 325, (3), 193-200.

Cairns J.J. & Cherry D.S. (1983). A site-specific field and laboratory evaluation of fish and Asiatic clam population responses to coal fired power plant discharges. Water Sci. Technol. 15, 31-58.

Caraco N.F., Cole J.J., Raymond P.A., Strayer D.L., Pace M.L., Findlay S.E.G. & Fischer D.T. (1997). Zebra mussel invasion in a large, turbid river: phytoplankton response to increased grazing. Ecology 78, (2), 588-602.

Carlton J.T. (1993). Dispersal mechanisms of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *In* T. F. Nalepa & D. W. Schloesser (eds), Zebra Mussels: biology, impacts and control, Lewis Publishers, Boca Raton, USA, 677-697.

Cataldo D. & Boltovskoy D. (1999). Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Parana River Delta (Argentina). Hydrobiol. 380, 153-163.

Cazzaniga N.J. (1997). Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, reaching Patagonia (Argentina). J. Freshw. Ecol. 12, (4), 629-630.

CIPM. (1997). La qualité de la Meuse en 1994, 114 p. , Commission Internationale pour la Protection de la Meuse, Liège.

Claudi R. & Mackie G.L. (1994). Practical manual for zebra mussel monitoring and control, Lewis Publishers, London, 227 p.

Cleland J.D., McMahon R.F. & Elick G. (1986). Physiological differences between two morphotypes of the Asiatic clam *Corbicula*. Am. Zool. 26, 103A (abstract).

Cloern J.E. & Nichols F.H. (1978). A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. J. Fish. Res. Board Can. 35, 1479-1482.

Cohen R.R.H., Dresler P.V., Phillips E.P.J. & Cory R.L. (1984). The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplakton of the Potamac River, Maryland. Limnol. Oceanogr. 25, 170-180.

Cotner J.B., Gardner W.S., Johnson J.R., Sada R.H., Cavaletto J.F. & Heath R.T. (1995). Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on bacterioplankton: evidence for both size-selective consumption and growth stimulation. J. Gt. Lakes Res. 21, (4), 517-528.

Cowx I.G. (1997). L'introduction d'espèces de poissons dans les eaux douces européennes : succés économiques ou désastres écologiques. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 57-77.

Crawford G.I. (1937). A review of the Amphipod genus *Corophium*, with notes on the British species. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 21, 589-630.

Cudney M.D. & Wallace J.B. (1980). Life cycles, microdistribution and production dynamics of six species of net-spinning caddisflies in a large southeastern (U.S.A.) river. Holarctic Ecol. 3, 169-182.

Cummins K.W., Minshall G.W., Sedell J.R., Cushing C.E. & Petersen R.C. (1984). Stream ecology theory. Verh. Int. Verein. Limnol. 20, 1818-1827.

De Santo E.M. & Fell P.E. (1996). Distribution and ecology of freshwater sponges in Connecticut. Hydrobiol. 341, (1), 81-89.

Delacoste M., Baran P., Lascaux J.M., Abad N. & Besson J.P. (1997). Bilan des introductions de salmonidés dans les lacs et ruisseaux d'altitude des Hautes-Pyrénées. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 205-219.

Den Hartog C., Van den Brink F.W.B. & Van der Velde G. (1989). Brackish water invaders in the River Rhine. A bioindication for increased salinity level over the years. Naturwiss. 76, 80-81.

Den Hartog C., Van den Brink F.W.B. & Van der Velde G. (1992). Why was the invasion of the River Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? J. Nat. Hist. 26, 1121-1129.

Dhur G. & Massard J.A. (1995). Etude historique et faunistique des invertébrés immigrés ou introduits dans la Moselle luxembourgeoise et ses affluents. Bull. Soc. Nat. luxemb. 96, 127-156.

Dhur G. (1993). Etude des espèces d'invertébrés immigrées ou introduites dans la Moselle luxembourgeoise et les écosystèmes aquatiques qui en dépendent. Historique et répartition actuelle, Mémoire de stage pédagogique - Lycée Classique d'Echternach, Echternach, 213 p.

D'Itri F.M. (ed.) (1997). Zebra mussels and aquatic nuisance species. Ann Arbor Press, Inc., Chelsea, Mich., 621 p.

Doherty F.G., Cherry D.S. & Cairns Jr J. (1987). Spawning periodicity of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* in the New River, Virginia. Am. Midl. Nat. 117, 71-82.

Dolédec S. & Chessel D. (1987). Rhytmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique, I. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. Acta Oecologia, Oecol. Gener. 10, 207-232.

Dolédec S. & Chessel D. (1989). Rhytmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique, II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. Acta Oecologia, Oecol. Gener. 10, (3), 207-232.

Dolédec S. & Chessel D. (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. Freshw. Biol. 31, 277-294.

Dreier H. & Tranquilli J.A. (1981). Reproduction, growth, distribution, and abundance of *Corbicula* in an Illinois cooling lake. Ilinois Nat History Survey Bull. 32, 378-393.

Dresler P.V. & Cory R.L. (1980). The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in the Tidal Potamac River, Maryland. Estuaries 3, (2), 150-151.

Dubois C. (1995). Biologie et démoécologie d'une espèce invasive, *Corbicula fluminea* (Mollusca : Bivalvia) originaire d'Asie : étude en milieu naturel (canal latéral à la Garonne, France) et en canal expérimental. Thèse de doctorat, Université de Paul Sabatier, Toulouse, 147 p.

D'udekem d'Acoz C. & Stoot P. (1988). Note sur l'expansion de *Corophium curvispinum* Sars, 1894 en Meuse (Crustacea, Amphipoda : Corophiidae). Ann. Soc. r. Belg. 118, (2), 171-175.

Dutartre A., Haury J. & Planty-Tabacchi A.M. (1997). Introductions de macrophytes aquatiques et riverains dans les écosystèmes français métropolitains : essai de bilan. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 407-426.

Effler S.W. & Siegfried C. (1998). Tributary water quality feedback from the spread of zebra mussels: Oswego River, New York. J. Gt. Lakes Res. 24, (2), 453-463.

Effler S.W., Brooks C.M., Whitehead K., Wagner B., Doerr S.M., Perkins M., Siegfried C.A., Walrath L. & Canale R.P. (1996). Impact of zebra mussel invasion on river water quality. Water Environ. Res. 68, (2), 205-214.

Ehler L.E. (1998). Invasion biology and biological control. Biol. Control 13, (2), 127-133.

Eng L.L. (1979). Population dynamics of the asian clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in the concrete-lined Delta-Mendota canal of central California. First International *Corbicula* Symposium, Texas Christian University Fort Worth, Texas USA, 39-68.

Fahnenstiel G.L., Bridgeman T.B., Lang G.A., McCormick M.J. & Nalepa T.F. (1995). Phytoplankton productivity in Saginaw Bay, Lake Huron: effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization. J. Gt. Lakes Res. 21, (4), 465-475.

Fanslow D.L., Nalepa T.F. & Lang G.A. (1995). Filtration rates of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on natural seston from Saginaw Bay, Lake Huron. J. Gt. Lakes Res. 21, (4), 489-500.

Foe C. & Knight A. (1985). The effect of phytoplankton and suspended sediment on the growth of *Corbicula fluminea* (Bivalvia). Hydrobiol. 127, 105-115.

Foe C. & Knight A. (1986). A thermal energy budget for juvenile *Corbicula fluminea*. Second International *Corbicula* Symposium, American Malacological Bulletin, Special publication n° 2, 143-150.

Franz H. & Jatzek J. (1985). Der Keulenpolyp *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) im Flusssystem des Rheins. Mainz Natwiss. Archiv 23, 109-118.

French J.R.P.I. & Bur M.T. (1996). The effect of zebra mussel consumption on growth of freshwater drum in Lake Erie. J. Freshw. Ecol. 11, (3), 283-289.

French J.R.P.I. & Schloesser D.W. (1991). Growth and overwinter of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in the St Clair River, Michigan. Hydrobiol. 219, (165-170),.

French J.R.P.I. & Schloesser D.W. (1996). Distribution and winter survival health of Asian clams, *Corbicula fluminea*, in the St Clair River, Michigan. J. Freshw. Ecol. 11, (2), 183-192.

Galland J.P. (1997). Les nouvelles dispositions du code rural sur les introductions d'espèces issues de la loi du 2 Février 1995 relative au renforcement de la protection de l'environnement. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344-345, 53-56.

Garnier J., Billen G. & Palfner L. (1995). Bilan d'oxygène et processus biologiques dans les rivières régulées Moselle et Sarre. Rapport de synthèse 1994. Commissions Internationales pour la Protection de la Moselle et de la Sarre contre la pollution, Université Paris VI, CNRS URA 1367, 45 p. .

Genin B. (1992). *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea, Amphipoda) dans la Saône. Bull. Sci. Bourg. 45, 27-32.

Gillis P.L. & Mackie G.L. (1994). Impact of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, on populations of Unionidae (Bivalvia) in Lake St. Clair. Can. J. Zool. 72, (7), 1260-1271.

Girardi H. (1989-1990). Deux bivalves d'eau douce récents pour la faune française (Mollusca, Bivalvia). Bull. Soc. Sc. Nat. Vaucluse 87-93.

Gledhill T., Sutcliffe W.D. & Williams W.D. (1976). Key to British freshwater Crustacea: Malacostraca, Freshwater Biological Association, 32, 1-71 p.

Grassé P.P. (1973). Traité de zoologie : Spongiaires : anatomie, physiologie, systématique, écologie..., Edition Masson, Paris, Tome III, 776 p.

Groves R.H. & Burdon J.J. (eds). (1986). Ecology of biological invasions. Cambridge University Press, Cambridge, 166 p.

Gruet Y. (1992). Un nouveau mollusque bivalve pour notre région : *Corbicula* sp. (Heterondonta : Sphaericea). Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France 14, 37-43.

Gulland J.A. & Holt S.J. (1959). Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. J. Cons. Int. Explor. Mer. 25, 47-49.

Haesloop U. (1992). Establishment of the Asiatic clam *Corbicula* cf. *fluminalis* in the Tidal Weser River (N. Germany). Arch. Hydrobiol. 126, (2), 175-180.

Hakenkamp C.C. & Palmer M.A. (1999). Introduced bivalves in freshwater ecosystems: the impact of *Corbicula* on organic matter dynamics in a sandy stream. Oecologia 119, 445-451.

Hamilton D.J., Ankney C.D. & Bailey R.C. (1994). Predation of Zebra mussels by diving ducks - An exclosure study. Ecology 75, (2), 521-531.

Harris R.R. (1991). Amphipoda also invades Britain. Nature 354, 194.

Haury J. & Pattee E. (1997). Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes : essai de synthèse. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 455-470.

Hebert P.D.N., Wilson C.C., Murdoch M.H. & Lazar R. (1991). Demography and ecological impact of the invading mollusc *Dreissena polymorpha*. Can. J. Zool. 69, 405-409.

Hildrew A.G. & Townsend C.R. (1987). 16. Organization in freshwater benthic communities. *In* J. H. R. Gee & P. S. Giller (eds), The 27th Symposium of the British Ecological Society, Blackwell Scientific Publication, Oxford, 347-371.

Hillis D.M. & Patton J.C. (1982). Morphological and electrophoretic evidence for two species of *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in North America. Am. Midl. Nat. 108, (1), 74-80.

Horvath T.G. & Lamberti G.A. (1999). Mortality of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, veligers during downstream transport. Freshw. Biol. 42, 69-76.

Hynes H.B.N. (1970). The ecology of running waters, Liverpool University Press, Liverpool, 555 p.

Ituarte C.F. (1985). Growth dynamics in a natural population of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Sphaeriacea) at Punta Atalaya, Rio de la Plata, Argentina. Stud. Neotrop. Fauna and Envir. 20, 217-225.

Ituarte C.F. (1994). *Corbicula* and *NeoCorbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Parana, Uruguay, and Rio de la Plata bassins. Nautilus 107, (4), 129-135.

Jazdzewski K. (1980). Range extension of some Gammaridean species in European inland waters caused by human activity. Crustaceana 6, 84-107.

Jenner H.A., Whitehouse J.W., Taylor C.J.L. & Khalanski M. (1998). Cooling water management in European power stations - Biology and control of fouling. Hydroécol. Appl. 10, (1-2), 225 p.

Johnson L.E. & Carlton J.T. (1996). Post-establishment spread in large-scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. Ecology 77, (6), 1686-1690.

Johnson P.D. & McMahon R.F. (1998). Effects of temperature and chronic hypoxia on survivorship of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, (7), 1564-1572.

Jolicoeur P. (1991). Introduction à la biométrie, Editions Masson, Paris, 300 p.

Jormalainen V., Honkanen T., Vuorisalo T. & Laihonen P. (1994). Growth and reproduction of an estuarine population of the colonial hydroid *Cordylophora caspia* (Pallas) in the northern Baltic Sea. Helgol. Meeresunters. 48, (4), 407-418.

Joy J.E. (1985). A 40 week study on growth of the asian clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in the Kanawha River, West Virginia. Nautilus 99, 110-116.

Karatayev A.Y., Burlakova L.E. & Padilla D.K. (1997). The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in eastern Europe. J. Shellfish Res. 16, (1), 187-203.

Kelleher B., Bergers P.J.M., Van den Brink F.W.B., Giller P.S., Van der Velde G. & bij de Vaate A. (1998). Effects of exotic amphipod invasions on fish diet in the Lower Rhine. Arch. Hydrobiol. 143, (3), 363-382.

Khalanski M. (1997). Conséquences industrielles et écologiques de l'introduction de nouvelles espèces dans les hydrosystèmes continentaux : la moule zébrée et autres espèces invasives. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 385-404.

Kinzelbach R. (1991). Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae). Mainz Natwiss. Archiv 29, 215-228.

Kinzelbach R. (1992). The main features of the phylogeny and dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *In* D. Neumann & H. A. Jenner (eds), The zebra mussel *Dreissena polymorpha*, Vol. 4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 5-17.

Klerks P.L., Fraleigh P.C. & Lawniczak J.E. (1996). Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on seston levels and sediment deposition in western Lake Erie. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, (10), 2284-2291.

Komaru A., Kawagishi T. & Konishi K. (1998). Cytological evidence of spontaneous androgenesis in the freshwater clam *Corbicula leana* Prime. Dev. Genes Evol. 208, 46-50.

Komaru A., Konishi K., Nakayama I., Kobayashi T., Sakai H. & Kawamura K. (1997). Hermaphroditic freshwater clams in the genus *Corbicula* produce non-reductional spermatozoa with somatic DNA content. Biol. Bull. 193, (3), 320-323.

Konishi K., Kawamura K., Furuita H. & Komaru A. (1998). Spermatogenesis of the freshwater clam *Corbicula* aff. *fluminea* Müller (Bivalvia: Corbiculidae). J. Shellfish Res. 17, (1), 185-189.

Kraemer L.R. & Galloway M.L. (1986). Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia: *Corbicula*cea): an appraisal of its heterochrony. Am. Malacol. Bull. 4, 61-71.

Kraemer L.R. (1978). *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Sphaeriacea): the functional morphology of its hermaphroditism. Am. Malacol. Bull. Union, Inc., 1798, 40-49.

Kreiser B.R. & Mitton J.B. (1995). The evolution of cold tolerance in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). Nautilus 109, (4), 111-112.

Kryger J. & Riisgard H.U. (1988). Filtration rate capacities in 6 species of european freshwater bivalves. Oecologia 77, 34-38.

Lauer T.E., Barnes D.K., Ricciardi A. & Spacie A. (1999). Evidence of recruitment inhibition of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) by a freshwater bryozoan (*Lophopodella carteri*). J. North Amer. Benthol. Soc. 18, (3), 406-413.

Lavandier, P. and R. Cereghino (1995). "Use and partition of space and resources by two coexisting *Rhyacophila* species (Trichoptera) in a high mountain stream." Hydrobiol., 157-162.

Lawrie S.M. & Raffaelli D.G. (1998). *In situ* swimming behaviour of the amphipod *Corophium volutator* (Pallas). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 224, (2), 237-251.

Lévêque C. (1971). Equation de Von Bertalanffy et croissance des Mollusques benthiques du lac Tchad. Cah. ORSTOM sér. Hydrobiol. 5, 263-283.

Lincoln R.J. (1979). British marine amphipoda: Gammaridae, British Museum (Natural History), London, pp. 520-535 p.

Lodge D.M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. Trends Ecol. Evol. 8, 133-137.

Lorenzen C.J. (1967). Determination of chlorophyll and phæopigments: spectrophotometric equations. Limnol. Oceanogr. 12, 343-346.

MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967). The theory of island biogeography, Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 p.

MacIsaac H.J. (1996). Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. Am. Zool. 36, (3), 287-299.

MacIsaac H.J., Grigorovich I.A., Hoyle J.A., Yan N.D. & Panov V.E. (1999). Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56, (1), 1-5.

MacIsaac H.J., Lonnee C.J. & Leach J.H. (1995). Suppression of microzooplankton by zebra mussels: importance of mussel size. Freshw. Biol. 34, (2), 379-387.

Madon S.P., Schneider D.W., Stoeckel J.A. & Sparks R.E. (1998). Effects of inorganic sediment and food concentrations on energetic processes of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: implications for growth in turbid rivers. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, (2), 401-413.

Malavoi J.R. (1988). Protocole de description des composantes morphodynamiques d'un cours d'eau - fond caillouteux. , CEMAGREF - Laboratoire d'hydroécologie quantitative, Lyon, 22p.

Marguillier S. (1998). Stable isotope ratios and food web structure of aquatic ecosystems. Thèse de doctorat, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles.

Marsh P.C. (1985). Secondary production of introduced asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in a central Arizona canal. Hydrobiol. 124, 103-110.

Martinez R.E. (1987). *Corbicula manilensis* molusco introducido en Venezula. Acta Cient. Venez. 38, 384-385.

Massard J.A. & Geimer G. (1987). Note sur la présence de l'Hydrozoaire *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) dans la Moselle allemande et luxembourgeoise. Bull. Soc. Nat. luxemb. 87, 75-83.

Massard J.A. & Geimer G. (1990). Notice sur les Bryozoaires du lac d'Echternach et du lac de la Haute-Sûre ainsi que sur la présence de l'Hydrozoaire *Cordylophora caspia* dans la Centrale nucléaire de Cattenom. Bull. Soc. Nat. luxemb. 90, 163-168.

Mattice J.S. & Wright L.L. (1986). Aspects of growth of *Corbicula fluminea*. *In* J. C. BRITTON (ed.), Proc. Second Int. *Corbicula* Symp. Am. Malacol. Bull. Spec. Publ. n°2, 167-178.

Mattice J.S. (1979). Interactions of *Corbicula* sp. with power plants. First International *Corbicula* Symposium, Texas Christian University Fort Worth, Texas USA, 119-138.

Maurin H. (1997). L'homme et les mammifères de France métropolitaine : évolution historique et introductions d'espèces dans les milieux humides et aquatiques. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 117-132.

McCloskey J.T., Neuwman N.C. & Dixon P.M. (1995). Effect of metal and metaloid contaminated sediment on the spatial ditribution of Asiatic clam (*Corbicula fluminea*). Arch. Environ. Contam. Toxicol. 28, 203-208.

McLeod M.J. (1986). Electrophoretic variation in North American *Corbicula*. Am. Malacol. Bull. Spec. Publ. n° 2, 125-132.

McMahon R.F. (1982). The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in North America: 1924-1982. Nautilus 96, (4), 134-141.

McMahon R.F. (1983). Ecology of the invasive pest bivalve *Corbicula*. *In* W. D. Russel-Hunter (ed.) The Mollusca, Vol. 6, Ecology. Academic Press Inc., New York, 505-561.

McMahon R.F. (1991). Mollusca: Bivalvia. *In* J. H. Thorp and A. P. Covich (eds), Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, 315-399.

McMahon R.F. & Williams C.J. (1986). A reassessment of growth rate, life span, life cycle, and population dynamics in a natural and field cage individuals of *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia: *Corbicula*cea). *In* : J. C. Britton (ed.), Proceedings of the Second International *Corbicula* Symposium. Am. Malacol. Bull. Spec.

Publ. n° 2, 151-166.

Mellina E., Rasmussen J.B. & Mills E.L. (1995). Impact of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on phosphorus cycling and chlorophyll in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52, (12), 2553-2573.

Menesguen A., Flassch J.P. & Nedelec J. (1984). Utilisation de l'analyse mathématique de la croissance dans la comparaison de diverses techniques d'élevage de la Palourde. Oceanol. Acta 7, 499-507.

Metcalfe-Smith J.L., Staton S.K., Mackie G.L. & Lane N.M. (1998). Changes in the biodiversity of freshwater mussels in the Canadian waters of the lower Great Lakes drainage basin over the past 140 years. J. Gt. Lakes Res. 24, (4), 845-858.

Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T. & Secor C.L. (1993). Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions. J. Gt. Lakes Res. 19, 1-54.

Minshall G.W. (1984). Aquatic insect substratum relationships. *In* V. H. Resh and D. M. Rosenberg (eds), The ecology of aquatic insects, Praeger, New York, 358-400.

Moreteau J.C. (1985). Croissance et cycle sexuel de deux espèces de Littorines (Mollusques : Gastéropodes : Prosobranches) : *Littorina rudis* (Madon) et *Littorina nigrolieata* (Gray) à Roscoff (Nord-Finistère). Thèse de doctorat, Université de Paris-Sud, Paris, pp. 157.

Moreteau J.C. (1987). Quelques modèles de croissance appliqués à des Mollusques. Haliotis 16, 439-451.

Moreteau J.C. & Khalanski M. (1994). Settlings and growth of *D. polymorpha* in the raw water circuit of the Cattenom nuclear power plant (Moselle, France). Proceedings of the 4th International zebra mussel conference, Madison, Wisconsin, 553-574.

Moreteau J.C. & Marini O. (1992). Analyse démographique de *Dreissena polymorpha* en Moselle, à Cattenom. Directeur Scientifique : J.C. Moreteau. Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de Metz, C.R.E.U.M. Rapport final 1992. Contrat n° 2J8488/AEE 1276 - EDF Etudes et Recherches, 6, quai Watier 78401 Chatou, 84 p. + annexes. .

Morton B. (1969). Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pallas. III Population dynamics. Proc. Malacol. Soc. Lond. 38, 471-482.

Morton B.S. (1977). Freshwater fouling bivalves. Proceedings of the first International *Corbicula* Symposium, Texas Christian Univ.,Fort Worth, Texas USA, 1-14.

Morton B.S. (1979). *Corbicula* in Asia. Proceedings of the first International *Corbicula* Symposium (1977), Texas Christian Univ.,Fort Worth, Texas USA, 15-38.

Morton B.S. (1986). *Corbicula* in Asia: an updated synthesis. in J. C. BRITTON (ed.), Proc. Second Int. *Corbicula* Symp. Am. Malacol. Bull. Spec. Publ. n°2, 113-124.

Morton B.S. (1987). Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidae) from Hong-Kong. Malacol. Rev. 20, 105-127.

Morton B. (1997). The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. *In* F. M. D'Itri (ed.) Zebra mussels and aquatic nuisance species, Ann Arbor Press, Inc., Chelsea, Mich., 1-53.

Mouritsen K.N., Mouritsen L.T. & Jensen K.T. (1998). Change of topography and sediment characteristics on an intertidal mud-flat following mass-mortality of the amphipod *Corophium volutator*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 78, (4), 1167-1180.

Mouthon J. (1981). Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculoïdae) originaire d'Asie. Basteria 45, 109-116.

Müller O.F. (1774). *Vermium terrestrium et fluviatilium, seu animalium infusoriorum, helminthicorum, et testaceorum, non marinorum succincta historia.* 1-214 (*Haviniae et Lipsiae*).

Mundy S.P. (1980). A key to the british and european freshwater bryozoans. Freshw. Biol. Assoc. 41, 1-27.

Musko I.B. (1989). Amphipoda (Crustacea) in the littoral zone of Lake Balaton (Hungary). Qualitative and quantitative studies. Int. Rev. gesamten Hydrobiol. 74, (2), 195-205.

Musko I.B. (1990). Qualitative and quantitative relationship of Amphipoda (Crustacea) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). Hydrobiol. 191, 269-274.

Musko I.B. (1992a). Amphipoda species found in Lake Balaton since 1987. Miscnea Zool. Hung. 7, 59-64.

Musko I.B. (1992b). Life history of *Corophium curvispinum* G. O. Sars (Crustacea, Amphipoda) living on macrophytes in Lake Balaton. Hydrobiol. 243/244, 197-202.

Musko I.B., Lakatos G., Biro P. & Zolyomi Z. (1998). Aspects of the population dynamics of *Corophium curvispinum* G.O. Sars in reed belts along a trophic gradient in Lake Balaton (Hungary). Int. Rev. Hydrobiol. 83, 5-6.

Nalepa T.F. & Schloesser D.W. (1993). Zebra Mussels: biology, impacts and control, Lewis Publishers, Boca Raton, USA, 810 p.

Nalepa T.F., Hartson D.J., Fanslow D.L., Lang G.A. & Lozano S.J. (1998). Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980-1993. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, (11), 2402-2413.

Nalepa T.F., Hartson D.J., Gostenik G.W., Fanslow D.L. & Lang G.A. (1996). Changes in the freshwater mussel community of Lake St Clair: From Unionidae to *Dreissena polymorpha* in eight years. J. Gt. Lakes Res. 22, (2), 354-369.

Neveu A. (1997). L'introduction d'espèces allochtones de grenouilles vertes en France, deux problèmes différents : celui de *R. Catesbeiana* et celui des taxons non présents du complexe *Esculenta*. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 165-171.

Newsome A.E. & Noble I.R. (1986). Ecological and physiological characters of invading species. *In* R. H. Groves and J. J. Burdon (eds), Ecology of biological invasions, Cambridge University Press, Cambridge, 1-20.

Nichols S.J. & Black M.G. (1993). Identification of larvae: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), Quagga mussel (*Dreissena rosteriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*). Can. J. Zool. 72, 406-417.

Northcote T.G. (1972). Some effects of mysid introduction and nutrient enrichment on an oligotrophic lake and its salmonids. Verh. Int. Verein. Limnol. 18, 1096-1106.

Okland K.A. & Okland J. (1996). Freshwater sponges (Porifera: Spongillidae) of Norway: distribution and ecology. Hydrobiol. 330, (1), 1-30.

Ostrovsky I., Gophen M. & Kalikhman I. (1993). Distribution, growth, production and ecological significance of the clam *Unio terminalis* in the lake Kinneret, Israel. Hydrobiol. 271, 49-63.

Pace M.L., Findlay S.E.G. & Fischer D. (1998). Effects of an invasive bivalve on the zooplankton community of the Hudson River. Freshw. Biol. 39, (1), 103-116.

Padilla D.K., Chotkowski M.A. & Buchan L.A.J. (1996). Predicting the spread of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) to inland waters using boater movement patterns. Global Ecology and Biogeography Letters 5, (6), 353-359.

Paduano G.M. & Fell P.E. (1997). Spatial and temporal distribution of freshwater sponges in Connecticut lakes based upon analysis of siliceous spicules in dated sediment cores. Hydrobiol. 350, 105-121.

Paffen B.G.P., Van den Brink F.W.B., Van der Velde G. & bij de Vaate A. (1994). The population explosion of the amphipod *Corophium curvispinum* in the Dutch Lower Rhine. Water Sci. Technol. 29, (3), 53-55.

Parker B.C., Patterson M.A. & Neves R.J. (1998). Feeding interactions between native freshwater mussels (Bivalvia : Unionidae) and zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Ohio River. Am. Malacol. Bull. 14, (2), 173-179.

Pauly D. & Gaschutz G. (1979). A simple method for fitting oscillating length growth data with a program for pocket calculators. ICES CM 1979 : G 24, 26 pp.

Phelps H.L. (1994). The Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) invasion and system-level ecological change in the Potomac River Estuary near Whashington D.C. Estuaries 17, (3), 614-621.

Pinkster S., Scheepmaker M., Platvoet D. & Broodbakker N. (1992). Drastic changes in the amphipod fauna (Crustacea) of Dutch inland waters during the last 25 years. Bijdragen tot de Dierkunde 61, 193-204.

Power M.E., Stout R.J., Cushing C.E., Harper P.P., Hauer F.R., Matthews W.J., Moyle P.B., Statzner B. & Wais de Badgen I.R. (1988). Biotic and abiotic controls in river and stream communities. J. North Amer. Benthol. Soc. 7, 456-479.

Pronzato R. & Manconi R. (1995). Long-term dynamics of a freshwater sponge population. Freshw. Biol. 33, (3), 485-495.

Pygott J.R. & Douglas S. (1989). Current distribution of *Corophium curvispinum* Sars var. devium Wundsch (Crustacea, Amphipoda) in Britain with notes on its ecology in the Shropshire Union Canal. Naturalist 114, 15-17.

Rajagopal S., Van der Velde G. & Jenner H.A. (1997). Response of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, to elevated temperatures in The Netherlands. *In* F. M. D'Itri (ed.) Zebra Mussels and Aquatic Nuisance Species, Ann Arbor Press, Inc, Chelsea, Mich., 257-273.

Rajagopal S., Van der Velde G., Paffen B.G.P., Van den Brink F.W.B. & bij de Vaate A. (1999). Life history and reproductive biology of the amphipod *Corophium curvispinum* (Crustacea: Amphipoda) in the Lower Rhine. Arch. Hydrobiol. 144, (3), 305-325.

Ramade F. (1984). Eléments d'écologie - écologie fondamentale, McGraw-Hill, Paris, 397 p.

Reeders H.H. & bij de Vaate A. (1990). Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management. Hydrobiol. 200/201, 437-450.

Reeders H.H. & bij de Vaate A. (1992). Bioprocessing of polluted suspended matter from the water column by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas). Hydrobiol. 239, 53-63.

Reeders H.H., bij de Vaate A. & Slim F.J. (1989). The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. Freshw. Biol. 22, 133-141.

Renard E., Bachmann V., Cariou M. L. & Moreteau J. C. (2000). Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidea) suggest the presence of three taxa in French rivers. Mol. Ecol. (sous presse).

Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P., Gurtz M.E., Li H.W., Minshall G.W., Reice S.R., Sheldon A.L., Wallace J.B. & Wissmar R.C. (1988). The role of disturbance in stream ecology. J. North Amer. Benthol. Soc. 7, 433-455.

Ricciardi A. & Rasmussen J.B. (1998). Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, (7), 1759-1765.

Ricciardi A., Whoriskey F.G. & Rasmussen J.B. (1996). Impact of the Dreissena invasion on native unionid bivalves in the upper St Lawrence River. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, (6), 1434-1444.

Ricciardi A., Whoriskey F.G. & Rasmussen J.B. (1997). The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, (11), 2596-2608.

Ricker W.E. (1958). Handbook of computation for biological statistic of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 119, 300 pp.

Robinson J.V. & Wellborn G.A. (1988). Ecological resistance to the invasion of a freshwater clam, *Corbicula fluminea*: fish predation effects. Oecologia 77, 445-452.

Roche B. & Mattei J. (1997). Les espèces animales introduites dans les eaux douces de Corse. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 233-239.

Rodgers Jr. J.H., Cherry D.S., Graney R.L., Dickson K.L. & Cairns Jr. J. (1980). Comparison of heavy metal interactions in acute and artificial stream bioassay techniques for the Asiatic clam (*Corbicula fluminea*). *In* J. G. Eaton, P. R. Parrish, and A. C. Hendricks (eds), Aquatic toxicology, ASTM STP 707, American Society for Testing and Materials, Philadelphia, 266-280.

Roditi H.A., Caraco N.F., Cole J.J. & Strayer D.L. (1996). Filtration of Hudson River water by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). Estuaries 19, (4), 824-832.

Romanova N.N. (1975). Quantitative distribution and ecology of corophiids of the Caspian Sea region. Bymoa 80, 51-63.

Rosecchi E., Poizat G. & Crivelli A.J. (1997). Introductions de poissons d'eau douce et d'écrevisses en Camargue : historique, origines et modifications des peuplements. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 221-232.

Saettem L.M. & Brittain J.E. (1993). Life cycles strategies of coexisting Ephemeroptera in an oligotrophic Norwegian Lake. Arch. Hydrobiol. 128, 401-408.

Sastre C. & Bentata V. (1997). Propositions de définitions pour les termes biogéographiques utilisés. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 111-114.

Sastre C. (1997). Les introductions d'espèces dans le milieu aquatique. Le contexte biogéographique : aspects généraux et paléohistoire. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 9-14.

Scherrer B. (1984). Biostatistique, Gaëtan Morin, 850 p.

Schloesser D.W. & bij de Vaate A. (1994). A bibliography of *Dreissena polymorpha* in European and Russian Waters, 1964 - 1993. J. Shellfish Res. 13, 243-267.

Schmitt M. & Moreteau J.C. (1992). Etude de la biologie de la moule zébrée en Moselle, croissance et reproduction. Directeur Scientifique : J.C. Moreteau. Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de Metz, C.R.E.U.M. Rapport final 1992. Contrat n° E31/2K4823 - EDF Etudes et Recherches, 6, quai Watier 78401 Chatou, 32 p. + annexes. .

Schöll F. (1990). Zur Bestandssituation von *Corophium curvispinum* Sars im Rheingebiet. Lauterbornia 5, 67-70.

Servan J. & Arvy C. (1997). Introduction de la tortue de Floride Trachemys scripta en France. Un nouveau compétiteur pour les espèces de tortues d'eau douce européennes. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345, 173-177.

Simberloff, D. & Von Holl, B., 1999 Positive interactions of nonindigenous species : invasional meltdown ? Biol. Invasions 1:21-32

Sinclair R.M. & Isom B.G. (1963). Further studies on the introduced Asiatic clam *Corbicula* in Tennessee, Tennessee Stream Poll. Control Bd., Tennessee Dept. Pub. Health, Nashville, U.S.A., 76 p.

Smith D.H., Britton J.C., Burke P., Cheeser R.K., Smith M.W. & Hagen J. (1979). Genetic variability in *Corbicula*, an invading species. the first Int. *Corbicula* Symp., Texas Christian University, Fort Worth, Texas USA, 243-248.

Sousa W.P. (1984). The role of disturbance in natural communities. An. Rev. Ecol. System. 15, 353-391.

Southwood T.R.E. (1988). Tactics, strategies and templets. Oikos 52, 3-18.

Sprung M. (1987). Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. Arch. Hydrobiol. Suppl. 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. & Rose U. (1988). Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*. Oecologia 77, 526-532.

Statsoft I. (1995). STATISTICA for Windows, release 5.0 (computer program/manual). Statsoft, Inc.: 2325 East 13th Street, Tusla, USA.

Statzner B. (1987). Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research directions. *In* E. D. Schulze and H. Zwölfer (eds), Potentials and limitations of ecosystem analysis, Ecological Studies 61, Springer-Verlag, New-York, 365-390.

Statzner B., Gore J.A. & Resh V.H. (1988). Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. J. North Amer. Benthol. Soc. 7, 307-360.

Stewart T.W., Miner J.G. & Lowe R.L. (1998). Macroinvertebrate communities on hard substrates in western Lake Erie: Structuring effects of Dreissena. J. Gt. Lakes Res. 24, (4), 868-879.

Stites D.L., Benke A.C. & Gillespie D.M. (1995). Population dynamics, growth, and production of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in a blackwater river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52, (2), 425-437.

Strayer D.L. (1999). Effects of alien species on freshwater mollusks in North America. J. North Amer. Benthol. Soc. 18, (1), 74-98.

Strayer D.L., Caraco N.F., Cole J.J., Findlay S. & Pace M.L. (1999). Transformation of freshwater ecosystems by bivalves - A case study of zebra mussels in the Hudson River. Biosci. 49, (1), 19-27.

Strayer D.L., Powell J., Ambrose P., Smith L.C., Pace M.L. & Fischer D.T. (1996). Arrival, spread, and early dynamics of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population in the Hudson river estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, (5), 1143-1149.

Strayer D.L., Smith L.C. & Hunter D.C. (1998). Effects of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion on the macrobenthos of the freshwater tidal Hudson River. Can. J. Zool. 76, (3), 419-425.

Swinnen F., Leynen M., Sablon R., Duvivier L. & Vanmaele R. (1998). The Asiatic clam *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in Belgium. Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belgique 68, 47-53.

Thayer S.A., Haas R.C., Hunter R.D. & Kushler R.H. (1997). Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) effects on sediment, other zoobenthos, and the diet and growth of adult yellow perch (Perca flavescens) in pond enclosures. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, (8), 1903-1915.

Theisen B.F. (1973). The growth of Mytilus edulis L. (Bivalvia) from Disko and Thule district, Greenland. Ophelia 12, 59-77.

Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S. & Olivier J.M. (1997). ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. Stat. Comput 7, 75-83.

Tomassone R. (1988). Comment interpréter les résultats d'une analyse discriminante ?, Institut Technique des Céréales et des Fourrages, Paris, 56 p.

Torres-Orozco R. & Revueltas-Valle E. (1996). New southernmost record of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae), in Mexico. Southwest. Nat. 41, (1), 60-61.

Tourenq J.N. & Pujol J.L. (1991). Recherches sur la bio-écologie de *Corbicula fluminea*. Etude bibliographique et observations dans la Garonne. Moyen de lutte pour en limiter les nuisances dans les circuits d'irrigation du Sud-Ouest. , DDA du Lot et Garonne : 312 p.

Townsend C.R. & Hildrew A.G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. Freshw. Biol. 31, 265-275.

Townsend C.R. (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. J. North Amer. Benthol. Soc. 8, 36-50.

Tsoi S.C.M., Lee S.C., Wu W.L. & Morton B. (1991). Genetic variation in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from Hong-Kong. Malacol. Rev. 24, 25-34.

Ursin E. (1963). On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. Madd. Danm. Fisk. Havunders. 4, 1-16.

Usseglio-Polatera P., Bachmann V. & Moreteau J.C. (1997). Oxygen budget and biological processes in the regulated rivers Mosel and Saar - Contribution of the benthic compartment. Directeur Scientifique : P. Usseglio-Polatera. Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de Metz, C.R.E.U.M. Rapport final 1997. Commissions Internationales pour la Protection de la Moselle et de la Sarre contre la pollution, Université Paris VI, CNRS URA 1367, 112 p.

Ussery T., Miller A.C. & Payne B.S. (1998). Effects of forced hot air on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) survival. J. Freshw. Ecol. 13, (3), 365-367.

Van den Brink F.W.B. (1995). Biodiversity as affected by invader species. Econieuws 26, 17-18.

Van den Brink F.W.B., Van der Velde G. & bij de Vaate A. (1989). A note on the immigration of *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda) into the Netherlands via the River Rhine. Bul. Zool. Mus. Amsterdam 11, 211-213.

Van den Brink F.W.B., Van der Velde G. & bij de Vaate A. (1991). Amphipod invasion on the Rhine. Nature 352, 576.

Van den Brink F.W.B., Van der Velde G. & bij de Vaate A. (1993). Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea : Amphipoda), in the Lower Rhine (The Netherlands). Oecologia 93, 224-232.

Van der Velde G., Paffen B.G.P. & Van den Brink F.W.B. (1994). Decline of zebra mussel populations in the Rhine: competition between two mass invaders (*Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*). Naturwiss. 81, 32-34.

Vannote R.L. & Sweeney B.W. (1980). Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. Am. Nat. 115, (5), 667-695.

Vermeij G.J. (1996). An agenda for invasion biology. Biol. Conserv. 78, 3-9.

von Bertalanffy L. (1938). A quantitative theory of organic growth. II Inguiries on growth laws. Human Biol. 10, 181-213.

Walford L.A. (1946). A new graphix method of describing the growth of animals. Biol. Bull. 90, 141-147.

Ward J.L. & Hodgson J.R. (1997). The presence of the Asiatic clam, *Corbicula* sp., from Lake Superior. J. Freshw. Ecol. 12, (1), 167-169.

Ward J.V. & Palmer M.A. (1994). Distribution patterns of interstitial freshwater meiofauna over a range of spatial scales, with emphasis on alluvial river-aquifer systems. Hydrobiol. 287, 147-156.

Way C.M., Hornbach D.J., Miller-Way C.A., Payne B.S. & Miller A.C. (1990). Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). Can. J. Zool. 68, 115-120.

Welker M. & Walz N. (1998). Can mussels control the plankton in rivers? - A planktological approach applying a Lagrangian sampling strategy. Limnol. Oceanogr. 43, (5), 753-762.

Williams C.J. & McMahon R.F. (1986). Power station entrainment of *Corbicula fluminea* (Müller) in relation to population dynamics, reproductive cycle and biotic and abiotic variables. Am. Malacol. Bull. Special Edition 2, 99-111.

Williams C.J. & McMahon R.F. (1989). Annual variation of soft tissue biomass and carbon and nitrogen content in the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* relative to downstream dispersal. Can. J. Zool. 67, 82-90.

Williamson M. (1996). Biological invasions, Chapman and Hall, London,p.

Wisenden P.A. & Bailey R.C. (1995). Development of macroinvertebrate community structure associated with zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization of artificial substrates. Can. J. Zool. 73, (8), 1438-1443.

Witt J.D.S., Hebert P.D.N. & Morton W.B. (1997). *Echinogammarus ischnus*: another crustacean invader in the Laurentian Great Lakes basin. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, (2), 264-268.

Wood T.S. (1998). Reappraisal of Australian freshwater bryozoans with two new species of *Plumatella* (*Ectoprocta* : *Phylactolaemata*). Invertebr. Taxon. 12, (2), 257-272.

Wouters K.A. (1985). *Corophium curvispinum* SARS, 1895 (Amphipoda) in the River Meuse, Belgium. Crustaceana 48, (2), 218-220.

Zadhin V.I. (1965). Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR [translated from Russian]. , Academy of Science of the USSR: 368 p.

ANNEXES

Annexe 1 : Macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Grevenmacher (GR)

Classes d'abondance	GR1,0RG7.94	GR1,2CH7.94	GR1,2RD7.94	GR1,2CH9.94	GR1,2RD9.94	GR1,2RG6.95	GR1,2CH6.95	GR1,2RD6.95	GR1,2RG4.96	GR1,2CH4.96	GR1,2RD4.96	GR1,2RG7.96	GR1,2CH7.96	GR1,2RD7.96
TRICLADES	**1**	**3**	**1**	**5**	**4**	**3**	**3**	**3**	**3**	**1**	**3**	**3**	**4**	**3**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris	1	3	3	5	4	1	3	3	3	1	3	3	4	3
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1
OLIGOCHETES	**5**	**3**	**1**	**3**	**3**	**4**	**5**	**4**	**4**	**1**	**4**	**5**	**1**	**4**
ACHETES	**5**	**3**	**1**	**1**	**3**	**4**	**3**	**3**	**3**	**1**	**1**	**3**	**3**	**3**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	4	3	3	1	3	4	3	3	3	1	1	1	3	3
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	4	1	3	1	1	3	1	3	1	1	1	3	1	1
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis	4	3	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3
Piscicolidae Piscicola geometra	3	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MOLLUSQUES	**6**	**6**	**1**	**6**	**6**	**5**	**5**	**5**	**6**	**4**	**5**	**5**	**4**	**5**
Ancylidae Acroloxus lacustris	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
Ancylidae Ancylus fluviatilis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bithyniidae Bithynia tentaculata	3	4	4	3	4	1	3	1	4	1	1	4	3	4
Bythinellidae Bythinella sp.	3	3	1	1	1	1	1	3	4	1	4	4	4	4
Corbiculidae Corbicula fluminalis	3	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	4	3	3
Corbiculidae Corbicula fluminea	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3
Dreissenidae Dreissena polymorpha	6	6	6	6	6	5	5	5	6	4	5	5	4	5
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides	1	1	1	1	1	4	4	1	1	1	1	1	1	1
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lymnaeidae Lymnaea ovata	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
Neritidae Theodoxus fluviatilis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Planorbidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Sphaeridae Pisidium sp.	1	1	3	1	4	3	1	1	3	1	1	1	1	1
Sphaeridae Sphaerium sp.	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1	3
Unionidae Anodonta anatina	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Unionidae Anodonta cygnea	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Unionidae Unio pictorum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
Viviparidae Viviparus viviparus	3	1	1	1	1	4	3	1	1	1	1	1	1	1
CRUSTACES	**6**	**5**	**1**	**6**	**6**	**6**	**6**	**5**	**6**	**5**	**6**	**6**	**6**	**6**
Asellidae Asellus aquaticus	5	4	4	3	1	4	4	1	4	1	4	5	3	4
Astacidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Corophidae Corophium curvispinum	6	5	6	6	6	6	6	5	6	5	6	6	5	6
Gammaridae	5	5	5	5	5	5	5	5	5	3	5	6	5	6
EPHEMEROPTERES	**4**	**3**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**4**	**1**	**3**	**4**	**1**	**3**
Baetidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Caenidae Caenis luctuosa	4	3	3	1	1	1	1	1	4	1	3	4	1	3
Polymitarcidae Ephoron	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pothamanthidae Pothamanthus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PLECOPTERES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Leuctridae Leuctra sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ODONATES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**3**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
COLEOPTERES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Haliplidae Haliplus sp. (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydrophilidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
TRICHOPTERES	**4**	**4**	**1**	**1**	**1**	**3**	**4**	**1**	**4**	**3**	**3**	**4**	**1**	**3**
Beraeidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	4	3	4	1	1	3	4	1	4	3	3	4	1	3
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Hydroptilidae sp.(l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	4	3	3	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Psychomiidae sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
DIPTERES	**6**	**5**	**1**	**4**	**4**	**4**	**5**	**4**	**5**	**4**	**4**	**5**	**4**	**4**
Chironomidae Chironomini (l)	6	5	5	4	4	4	5	4	4	3	4	5	4	4
Chironomidae Corinoneurinae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Chironomidae Orthocladiinae (l)	4	3	1	1	1	3	4	4	4	4	3	1	1	3
Chironomidae Tanypodinae (l)	4	3	1	1	1	1	1	1	3	3	3	4	1	3
Chironomidae Tanytarsini (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3
Chironomidae Chironomini (n)	1	3	1	1	1	1	1	3	4	1	3	4	3	1
Chironomidae Tanytarsini (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
Empididae Hemerodromiinae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Limoniidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Psychodidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1
Simulidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Simulidae (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nombre total d'individus.m^{-2}	**166551**	**19821**	**69147**	**93543**	**55472**	**81162**	**86414**	**9870**	**52018**	**2396**	**22000**	**56933**	**14724**	**85667**

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Classes d'abondance (nombre d'individus.m^{-2}): 1: absent ; 2: [1-10[; 3: [10-100[; 4: [100-1000[; 5: [1000-10000[; 6: >10000

Classes d'abondance	SK1RG6.95	SK1CH6.95	SK1RD6.95	SK1RG9.95	SK1CH9.95	SK1RD9.95	SK1RG4.96	SK1CH4.96	SK1RD4.96	SK1RG7.96	SK1CH7.96	SK1RD7.96	CT1RG4.96	CT1CH4.96	CT1RD4.96	CT1RG7.96	CT1CH7.96	CT1RD7.96
TRICLADES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**3**	**1**	**1**	**1**	**3**	**1**	**1**	**1**	**1**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	3	1	1	1	1
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
OLIGOCHETES	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**	**4**	**5**	**4**	**5**	**5**	**5**	**5**	**4**	**5**	**5**	**4**	**4**
ACHETES	**4**	**3**	**3**	**1**	**5**	**3**	**4**	**3**	**3**	**4**	**4**	**3**	**4**	**5**	**4**	**5**	**5**	**4**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	3	1	1	1	4	3	3	3	1	4	4	3	3	4	4	4	4	4
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	3	3	1	1	4	1	4	3	3	3	4	1	3	4	4	4	4	4
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis	3	1	3	1	4	3	3	1	1	4	3	3	3	4	4	5	4	4
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.	1	1	1	1	4	1	1	1	1	3	3	1	3	3	1	4	4	4
Piscicolidae Piscicola geometra	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	1	1
MOLLUSQUES	**5**	**4**	**5**	**4**	**6**	**5**	**5**	**5**	**1**	**5**	**5**	**5**	**4**	**5**	**4**	**5**	**4**	**5**
Ancylidae Acroloxus lacustris	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Ancylidae Ancylus fluviatilis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	3	1	1
Bithyniidae Bithynia tentaculata	1	1	1	1	4	1	3	1	1	4	4	1	1	3	1	4	3	4
Bythinellidae Bythinella sp.	1	1	1	1	1	1	1	3	1	3	1	1	1	3	1	3	1	1
Corbiculidae Corbicula fluminalis	1	3	5	3	3	5	4	4	1	4	5	5	3	4	3	3	4	4
Corbiculidae Corbicula fluminea	1	1	3	1	1	3	1	3	1	3	4	3	1	1	3	3	3	3
Dreissenidae Dreissena polymorpha	5	4	4	1	6	4	1	5	1	5	5	4	1	4	4	5	3	5
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lymnaeidae Lymnaea ovata	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Neritidae Theodoxus fluviatilis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Planorbidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Sphaeridae Pisidium sp.	3	3	1	1	1	1	4	1	1	4	1	1	1	1	1	1	4	1
Sphaeridae Sphaerium sp.	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	3	1	3	4	1	3	1	4
Unionidae Anodonta anatina	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Unionidae Anodonta cygnea	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	3	1	1
Unionidae Unio pictorum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis	1	1	1	4	1	1	1	1	1	4	1	1	4	4	4	1	3	4
Viviparidae Viviparus viviparus	4	1	1	1	1	1	3	3	1	3	1	1	1	3	1	1	3	3
CRUSTACES	**5**	**4**	**4**	**5**	**6**	**5**	**4**	**4**	**1**	**5**	**5**	**5**	**3**	**5**	**4**	**5**	**5**	**4**
Asellidae Asellus aquaticus	5	1	4	1	4	1	4	3	1	4	4	3	3	4	3	4	5	4
Astacidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Corophidae Corophium curvispinum	1	3	4	1	3	1	1	1	1	3	3	4	1	3	3	1	3	1
Gammaridae	1	4	4	5	6	5	4	3	1	5	5	5	3	4	3	4	4	4
EPHEMEROPTERES	**1**	**3**	**3**	**1**	**3**	**3**	**1**	**1**	**1**	**3**	**1**	**3**	**3**	**4**	**3**	**4**	**3**	**3**
Baetidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Caenidae Caenis luctuosa	1	3	3	1	3	3	1	1	1	3	1	3	3	4	3	4	3	3
Polymitarcidae Ephoron	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Pothamanthidae Pothamanthus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PLECOPTERES	**1**	**3**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Leuctridae Leuctra sp.	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ODONATES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
COLEOPTERES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Haliplidae Haliplus sp. (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydrophilidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
TRICHOPTERES	**1**	**1**	**3**	**3**	**3**	**1**	**3**	**1**	**1**	**3**	**3**	**3**	**3**	**3**	**3**	**4**	**3**	**4**
Beraeidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	1	1	1	3	3	1	3	1	1	3	3	3	3	3	3	4	3	4
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydroptilidae sp.(l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Psychomiidae sp.	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DIPTERES	**5**	**4**	**5**	**5**	**5**	**4**	**5**	**4**	**3**	**5**	**4**	**4**	**4**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**
Chironomidae Chironomini (l)	5	4	5	4	5	4	5	4	3	5	4	4	4	5	5	5	5	5
Chironomidae Corinoneurinae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Chironomidae Orthocladiinae (l)	1	1	3	4	1	1	3	1	1	3	1	1	3	3	3	4	3	1
Chironomidae Tanypodinae (l)	1	1	3	4	1	1	4	3	1	4	1	1	3	3	1	1	3	3
Chironomidae Tanytarsini (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Chironomidae Chironomini (n)	1	3	1	1	1	1	3	1	1	3	3	1	1	1	3	3	3	3
Chironomidae Tanytarsini (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Empididae Hemerodromiinae (l)	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Limoniidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Psychodidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Simulidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Simulidae (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nombre total d'individus.m^{-2}	**9658**	**6358**	**7720**	**9333**	**42889**	**4431**	**5305**	**5733**	**458**	**15916**	**11100**	**8733**	**3020**	**6685**	**8396**	**14844**	**5200**	**6842**

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Classes d'abondance (nombre d'individus.m^{-2}): 1: absent ; 2: [1-10[; 3: [10-100[; 4: [100-1000[; 5: [1000-10000[; 6: >10000

Annexe 3 : Macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Bousse (BS)

Classes d'abondance	BS1RG4.96	BS1CH4.96	BS1RD4.96	BS1RG7.96	BS1CH7.96	BS1RD7.96
TRICLADES	**1**	**1**	**1**	**3**	**4**	**3**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum	1	1	1	1	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala	1	1	1	1	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris	1	1	1	3	4	3
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra	1	1	1	1	1	1
OLIGOCHETES	**4**	**5**	**5**	**4**	**4**	**5**
ACHETES	**1**	**4**	**3**	**4**	**4**	**4**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	1	4	3	4	3	4
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	1	1	1	1	1	3
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis	1	1	1	1	3	4
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.	1	1	1	1	1	1
Piscicolidae Piscicola geometra	1	1	1	1	3	3
MOLLUSQUES	**4**	**5**	**5**	**5**	**5**	**5**
Ancylidae Acroloxus lacustris	1	1	1	1	1	1
Ancylidae Ancylus fluviatilis	1	1	1	1	1	3
Bithyniidae Bithynia tentaculata	1	3	1	3	4	3
Bythinellidae Bythinella sp.	1	1	1	1	1	1
Corbiculidae Corbicula fluminalis	4	5	5	5	5	4
Corbiculidae Corbicula fluminea	1	1	3	1	3	1
Dreissenidae Dreissena polymorpha	3	4	4	4	3	4
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides	1	1	1	1	1	1
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus	1	1	1	1	1	1
Lymnaeidae Lymnaea ovata	1	1	1	1	1	1
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra	1	1	1	1	1	1
Neritidae Theodoxus fluviatilis	3	4	4	4	4	4
Planorbidae	1	1	1	1	1	1
Sphaeridae Pisidium sp.	1	1	3	3	1	3
Sphaeridae Sphaerium sp.	1	1	1	1	4	1
Unionidae Anodonta anatina	1	1	1	1	1	1
Unionidae Anodonta cygnea	1	1	1	1	1	1
Unionidae Unio pictorum	1	1	1	1	1	1
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis	1	3	3	3	3	4
Viviparidae Viviparus viviparus	1	3	1	1	1	3
CRUSTACES	**3**	**5**	**3**	**5**	**5**	**5**
Asellidae Asellus aquaticus	1	3	1	1	4	5
Astacidae	1	1	1	1	1	1
Corophidae Corophium curvispinum	3	4	1	4	5	4
Gammaridae	3	4	3	4	5	4
EPHEMEROPTERES	**1**	**3**	**3**	**3**	**3**	**5**
Baetidae	1	1	1	1	1	3
Caenidae Caenis luctuosa	1	3	3	3	3	5
Polymitarcidae Ephoron	1	1	1	1	3	1
Pothamanthidae Pothamanthus	1	1	1	1	1	1
PLECOPTERES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Leuctridae Leuctra sp.	1	1	1	1	1	1
ODONATES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus	1	1	1	1	1	1
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis	1	1	1	1	1	1
COLEOPTERES	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**	**1**
Haliplidae Haliplus sp. (l)	1	1	1	1	1	1
Hydrophilidae (l)	1	1	1	1	1	1
TRICHOPTERES	**3**	**4**	**3**	**4**	**4**	**4**
Beraeidae (l)	1	1	1	1	1	1
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	1	3	1	3	3	4
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	1	4	3	3	3	1
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)	1	3	3	1	3	1
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)	1	1	1	1	1	1
Hydroptilidae sp.(l)	1	3	1	3	3	3
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	1	1	1	1	1	1
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)	1	1	1	1	1	1
Psychomiidae sp.	1	1	1	1	1	1
DIPTERES	**4**	**5**	**5**	**4**	**5**	**5**
Chironomidae Chironomini (l)	4	5	4	4	5	5
Chironomidae Corinoneurinae (l)	1	1	1	1	3	1
Chironomidae Orthocladiinae (l)	1	4	4	1	1	1
Chironomidae Tanypodinae (l)	1	3	3	1	3	4
Chironomidae Tanytarsini (l)	1	1	1	1	1	3
Chironomidae Chironomini (n)	1	3	3	1	3	3
Chironomidae Tanytarsini (n)	1	1	1	1	1	1
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)	1	1	1	1	1	1
Empididae Hemerodromiinae (l)	1	1	1	1	1	1
Limoniidae (l)	1	1	1	1	1	1
Psychodidae (l)	1	1	1	1	1	1
Simulidae (l)	1	1	1	1	1	1
Simulidae (n)	1	1	1	1	1	1
Nombre total d'individus.m^{-2}	**1529**	**10076**	**4017**	**7226**	**7565**	**9393**

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Classes d'abondance (nombre d'individus.m^{-2}): 1: absent ; 2: [1-10[; 3: [10-100[; 4: [100-1000[; 5: [1000-10000[; 6: >10000

Annexe 4 : Macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Hauconcourt (HT)

Classes d'abondance	HT1CH7 94	HT4RG7 94	HT5RG7 94	HT6RG7 94	HT6RD7 94	HT2RC9 94	HT3RD9 94	HT4RC9 94	HT6RD9 94	HT7RD9 94	HT3RC6 95	HT3CH6 95	HT3RD6 95	HT3RC9 95	HT3CH9 95	HT3RD9 95	HT3RG4 96	HT3CH4 96	HT3RD4 96	HT3RG7 96	HT3CH7 96	HT3RD7 96
TRICLADES	1	1	1	1	1	3	3	1	1	3	4	1	1	3	4	3	1	1	1	5	4	4
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris	1	1	1	1	1	3	3	1	1	3	4	1	1	3	4	3	1	1	1	5	4	4
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
OLIGOCHETES	5	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	5	6	5	5	4	4	5	5	5
ACHETES	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	3	4	4	4	3	4	3	3	4	4	4
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	4	4	4	4	4	3	4	4	4	4	4	3	3	4	4	3	4	3	3	4	4	4
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	4	3	3	3	3	1	3	3	1	3	4	1	3	1	1	1	3	1	1	3	3	3
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis	1	1	3	1	4	1	3	1	1	1	3	1	3	1	1	1	1	1	1	3	1	4
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Piscicolidae Piscicola geometra	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1
MOLLUSQUES	6	6	5	5	6	5	5	5	6	5	6	4	5	5	6	5	5	5	5	6	6	5
Ancylidae Acroloxus lacustris	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ancylidae Ancylus fluviatilis	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Bithyniidae Bithynia tentaculata	4	4	3	3	4	3	3	3	3	3	1	1	1	1	4	3	1	3	1	4	4	3
Bythinellidae Bythinella sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Corbiculidae Corbicula fluminalis	4	5	4	5	5	5	4	5	6	5	5	3	4	5	5	5	5	5	4	6	5	4
Corbiculidae Corbicula fluminea	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	3	3	1	1	3	3	3	3
Dreissenidae Dreissena polymorpha	6	6	5	4	5	5	5	5	5	5	5	4	4	5	6	4	5	5	4	5	5	4
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1	3	1	1	4	1	1	1	1	4	3
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus	3	3	3	1	4	1	3	1	1	3	4	1	1	3	1	1	1	1	1	4	4	1
Lymnaeidae Lymnaea ovata	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	1	1
Neritidae Theodoxus fluviatilis	4	3	3	1	4	4	3	3	3	3	3	1	1	4	1	3	1	3	3	4	4	3
Planorbidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Sphaeriidae Pisidium sp.	4	4	4	3	4	4	1	4	3	4	4	3	3	3	3	1	4	1	1	5	4	1
Sphaeriidae Sphaerium sp.	1	1	1	1	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	1	1
Unionidae Anodonta anatina	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Unionidae Anodonta cygnea	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	3	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	1
Unionidae Unio pictorum	1	1	1	1	3	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	3
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis	1	4	3	1	4	1	3	1	4	3	3	1	3	3	3	3	1	3	3	1	4	3
Viviparidae Viviparus viviparus	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1
CRUSTACES	5	5	4	5	5	5	4	5	5	5	5	4	4	5	6	4	4	4	3	6	5	4
Asellidae Asellus aquaticus	3	1	1	1	3	1	1	1	1	1	4	1	1	1	4	1	3	1	1	4	3	3
Astacidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Corophiidae Corophium curvispinum	4	3	3	3	4	4	3	1	3	3	4	3	3	3	5	1	3	1	1	5	4	4
Gammaridae	5	5	4	5	5	5	4	5	5	5	5	4	4	5	6	4	3	4	3	5	5	4
EPHEMEROPTERES	1	4	4	1	4	3	4	1	3	1	3	1	1	1	1	1	3	1	1	3	3	1
Baetidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Caenidae Caenis luctuosa	1	4	4	1	4	3	4	1	3	1	3	1	1	1	1	1	3	1	1	3	3	1
Polymitarcidae Ephoron	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Potamanthidae Potamanthus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PLECOPTERES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leuctridae Leuctra sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ODONATES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1
COLEOPTERES	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Haliplidae Haliplus sp. (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydrophilidae (l)	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
TRICHOPTERES	5	4	3	4	4	4	4	3	3	4	5	4	4	3	4	3	3	1	1	3	3	1
Beraeidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	1	1	1	1	3	1	4	1	3	3	1	1	1	1	4	3	3	1	1	3	3	1
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	5	1	3	4	4	4	1	3	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)	4	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)	1	4	1	1	1	1	1	1	3	1	5	4	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1
Hydroptilidae sp.(l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Psychomiidae sp.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
DIPTERES	6	5	5	5	5	5	5	4	4	4	5	4	5	3	5	4	4	4	4	5	5	5
Chironomidae Chironomini (l)	5	5	5	4	5	5	5	4	4	4	5	4	5	3	5	4	4	4	4	5	5	5
Chironomidae Corynoneurinae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Chironomidae Orthocladiinae (l)	5	3	3	3	1	4	4	1	1	1	5	3	3	1	1	1	3	3	3	4	1	3
Chironomidae Tanypodinae (l)	5	4	1	1	3	3	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	3	3	1
Chironomidae Tanytarsini (l)	1	1	1	3	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	1
Chironomidae Chironomini (n)	3	3	3	3	3	4	3	3	1	1	3	1	1	1	4	1	3	1	1	3	1	1
Chironomidae Tanytarsini (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Empididae Hemerodromiinae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Limoniidae (l)	1	1	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Psychodidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Simulidae (l)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Simulidae (n)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Nombre total d'individus.m^{-2}	**44188**	**36251**	**7258**	**17354**	**38458**	**20452**	**21157**	**13398**	**22712**	**14894**	**26936**	**1970**	**5879**	**9054**	**185043**	**5441**	**6867**	**4478**	**2010**	**49785**	**25852**	**9262**

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Classes d'abondance (nombre d'individus.m^{-2}): 1: absent ; 2: [1-10[; 3: [10-100[; 4: [100-1000[; 5: [1000-10000[; 6: >10000

Annexe 5 : Abondances relatives (%) des macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Grevenmacher (GR)

Abondance relative (%)	GR1,2RD7.94	GR1,0RG7.94	GR1,2CH7.94	GR1,2CH9.94	GR1,2RD9.94	GR1,2RG6.95	GR1,2CH6.95	GR1,2RD6.95	GR1,2RG4.96	GR1,2CH4.96	GR1,2RD4.96	GR1,2RG7.96	GR1,2CH7.96	GR1,2RD7.96
TRICLADES	**0,0**		**0,3**	**1,5**	**0,2**	**0,1**	**0,0**	**0,7**	**0,1**		**0,2**	**0,1**	**0,8**	**0,1**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum						0,0								
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala						0,0								
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris	0,0		0,3	1,5	0,2	0,0	0,0	0,7	0,1		0,2	0,1	0,8	0,1
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra						0,0								
OLIGOCHETES	**0,0**	**0,7**	**0,1**	**0,1**	**0,1**	**0,5**	**4,1**	**2,2**	**1,4**		**0,8**	**6,4**		**0,5**
ACHETES	**0,1**	**0,7**	**0,3**		**0,0**	**0,3**	**0,0**	**0,4**	**0,0**			**0,1**	**0,2**	**0,0**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	0,0	0,2	0,1		0,0	0,2	0,0	0,2	0,0				0,1	0,0
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	0,0	0,2	0,0		0,0	0,1		0,2				0,1		
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis		0,3	0,1			0,0	0,0						0,1	
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.		0,0				0,0								0,0
Piscicolidae Piscicola geometra	0,0	0,0	0,0											
MOLLUSQUES	**24,4**	**21,4**	**60,1**	**70,5**	**32,4**	**11,2**	**8,4**	**10,6**	**26,1**	**14,4**	**19,6**	**6,6**	**2,7**	**5,8**
Ancylidae Acroloxus lacustris			0,0						0,0					
Ancylidae Ancylus fluviatilis														
Bithyniidae Bithynia tentaculata	0,2	0,0	0,6	0,1	0,5		0,0		0,4			0,4	0,1	0,2
Bythinellidae Bythinella sp.		0,0	0,1					0,2	0,3		1,3	0,6	0,9	0,2
Corbiculidae Corbicula fluminalis		0,0							0,0			0,2	0,2	0,0
Corbiculidae Corbicula fluminea														0,0
Dreissenidae Dreissena polymorpha	24,1	21,2	59,2	70,5	31,7	9,8	8,2	10,4	25,2	14,4	18,3	5,2	1,3	5,4
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides						0,8	0,1							
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus		0,0												
Lymnaeidae Lymnaea ovata														
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra									0,0					
Neritidae Theodoxus fluviatilis														
Planorbidae														
Sphaeridae Pisidium sp.	0,0				0,2	0,0			0,0		0,0		0,1	
Sphaeridae Sphaerium sp.		0,1	0,1		0,0	0,0						0,2		0,0
Unionidae Anodonta anatina														
Unionidae Anodonta cygnea		0,0												
Unionidae Unio pictorum														
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis									0,1				0,1	
Viviparidae Viviparus viviparus		0,0				0,6	0,0							
CRUSTACES	**64,9**	**61,3**	**24,2**	**27,6**	**66,6**	**86,7**	**81,4**	**77,5**	**67,3**	**76,4**	**76,6**	**78,6**	**94,0**	**92,3**
Asellidae Asellus aquaticus	0,2	0,7	1,4	0,0		0,9	0,8		1,2	0,3	0,5	4,9	0,1	0,2
Astacidae														
Corophidae Corophium curvispinum	60,7	58,0	14,9	21,4	64,2	83,7	70,5	63,9	63,8	73,4	64,7	28,4	43,3	69,0
Gammaridae	4,1	2,6	7,8	6,2	2,4	2,1	10,1	13,7	2,3	2,6	11,4	45,3	50,6	23,1
EPHEMEROPTERES	**0,1**	**0,5**	**0,1**						**0,5**		**0,1**	**0,6**		**0,0**
Baetidae														
Caenidae Caenis luctuosa	0,1	0,5	0,1						0,5		0,1	0,6		0,0
Polymitarcidae Ephoron														
Pothamanthidae Pothamanthus														
PLECOPTERES														
Leuctridae Leuctra sp.														
ODONATES														**0,0**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus														0,0
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis														
COLEOPTERES														
Haliplidae Haliplus sp. (l)														
Hydrophilidae (l)														
TRICHOPTERES	**0,4**	**0,3**	**1,3**			**0,0**	**0,2**		**1,2**	**0,5**	**0,3**	**1,1**		**0,0**
Beraeidae (l)														
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	0,4	0,3	0,4			0,0	0,1		1,1	0,5	0,3	1,1		0,0
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)														
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)														
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)							0,0							
Hydroptilidae sp.(l)											0,0			
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	0,0	0,1	0,2						0,1					
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)			0,7											
Psychomiidae sp.									0,0					
DIPTERES	**10,1**	**14,2**	**13,5**	**0,3**	**0,6**	**1,2**	**5,9**	**8,6**	**2,4**	**8,8**	**2,2**	**5,3**	**2,3**	**1,1**
Chironomidae Chironomini (l)	9,6	13,5	12,8	0,3	0,6	1,1	5,8	5,7	1,0	1,5	1,3	4,3	2,1	1,0
Chironomidae Corinoneurinae (l)														
Chironomidae Orthocladiinae (l)	0,3	0,5	0,4			0,1	0,1	2,4	0,9	5,9	0,4			0,1
Chironomidae Tanypodinae (l)		0,2	0,2						0,1	0,9	0,1	0,7		0,1
Chironomidae Tanytarsini (l)														0,0
Chironomidae Chironomini (n)	0,2		0,1					0,4	0,3	0,3	0,3	0,2	0,2	
Chironomidae Tanytarsini (n)														
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)									0,0	0,2				
Empididae Hemerodromiinae (l)														
Limonitidae (l)														
Psychodidae (l)									0,1					
Simulidae (l)														
Simulidae (n)														

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Annexe 6 : Abondances relatives (%) des macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Sierck-lès-Bains (SK) et Cattenom (CT)

Abondance relative (%)	SK1RG6.95	SK1CH6.95	SK1RD6.95	SK1RG9.95	SK1CH9.95	SK1RD9.95	SK1RG4.96	SK1CH4.96	SK1RD4.96	SK1RG7.96	SK1CH7.96	SK1RD7.96	CT1RG4.96	CT1CH4.96	CT1RD4.96	CT1RG7.96	CT1CH7.96	CT1RD7.96
TRICLADES										**0,1**				**0,6**				
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum																		
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala																		
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris										0,1				0,6				
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra																		
OLIGOCHETES	**33,3**	**69,4**	**23,1**	**64,9**	**18,0**	**38,5**	**17,9**	**26,8**	**75,9**	**10,1**	**15,7**	**27,1**	**55,6**	**8,5**	**42,3**	**21,3**	**16,1**	**13,5**
ACHETES	**1,5**	**0,2**	**0,3**		**3,6**	**0,7**	**4,8**	**1,5**	**3,4**	**2,3**	**2,6**	**0,6**	**5,9**	**16,9**	**5,8**	**12,9**	**23,3**	**10,9**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	0,8				1,7	0,3	1,6	0,7		0,8	1,2	0,3	2,6	7,5	1,9	1,2	4,1	2,2
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	0,4	0,2			1,2	0,1	2,0	0,5	2,6	0,2	0,9	0,1	1,3	4,2	2,0	2,5	5,4	2,1
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis	0,2		0,3		0,3	0,3	1,2	0,1	0,9	0,8	0,1	0,3	1,3	4,3	1,9	7,1	5,6	4,7
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.					0,5			0,2		0,3	0,2		0,7	0,9		2,2	8,2	1,9
Piscicolidae Piscicola geometra										0,2	0,1					0,0		0,1
MOLLUSQUES	**25,2**	**11,7**	**18,9**	**8,7**	**38,6**	**27,0**	**19,4**	**61,0**		**28,7**	**49,4**	**25,7**	**10,5**	**18,2**	**9,3**	**19,9**	**9,0**	**37,2**
Ancylidae Acroloxus lacustris				0,4	0,1			0,1			0,1					0,0		
Ancylidae Ancylus fluviatilis										0,1						0,1		
Bithyniidae Bithynia tentaculata					1,1		0,4			3,0	3,7			0,6		0,7	1,7	3,2
Bythinellidae Bythinella sp.								0,9		0,2				0,9		0,1		
Corbiculidae Corbicula fluminalis		0,5	15,0	0,9	0,2	24,0	15,1	11,3		3,5	16,6	18,7	2,0	2,0	0,7	0,5	2,8	2,1
Corbiculidae Corbicula fluminea			0,2			0,3		0,4		0,1	1,0	0,4			0,2	0,2	0,4	0,2
Dreissenidae Dreissena polymorpha	23,5	9,9	3,6		37,3	2,6		47,5		15,6	27,5	6,6		10,1	6,2	17,9	0,9	25,9
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides																		
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus																		
Lymnaeidae Lymnaea ovata																		
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra																		
Neritidae Theodoxus fluviatilis																		0,1
Planorbidae														0,1				
Sphaeridae Pisidium sp.	0,2	1,3					2,4			3,5							2,0	
Sphaeridae Sphaerium sp.								0,5			0,3		1,3	2,4		0,2		2,6
Unionidae Anodonta anatina			0,2			0,1												
Unionidae Anodonta cygnea										0,1						0,1		0,1
Unionidae Unio pictorum																		
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis				7,4				0,1		2,2			7,2	2,0	2,2		1,1	2,8
Viviparidae Viviparus viviparus	1,5						1,6	0,2		0,5	0,1			0,2	0,1		0,2	0,3
CRUSTACES	**10,4**	**6,1**	**8,3**	**13,4**	**36,4**	**26,1**	**7,1**	**2,0**		**41,8**	**24,5**	**35,5**	**2,0**	**16,4**	**1,5**	**7,0**	**25,4**	**10,0**
Asellidae Asellus aquaticus	10,4		2,4		1,7	0,1	5,2	1,2		2,6	3,1	0,2	1,3	4,9	0,4	4,1	20,5	6,4
Astacidae											0,1							
Corophidae Corophium curvispinum		1,3	1,7		0,1	0,1				0,1	0,7	6,9		0,2	0,3		0,2	
Gammaridae		4,8	4,1	13,4	34,7	25,9	2,0	0,8		39,1	20,6	28,4	0,7	11,4	0,7	2,9	4,7	3,7
EPHEMEROPTERES		**0,3**	**0,2**		**0,1**	**0,3**				**0,4**	**0,1**	**0,4**	**0,7**	**2,0**	**0,6**	**0,7**	**0,2**	**0,2**
Baetidae																		
Caenidae Caenis luctuosa		0,3	0,2		0,1	0,3				0,4	0,1	0,4	0,7	2,0	0,6	0,7	0,2	0,2
Polymitarcidae Ephoron																		
Pothamanthidae Pothamanthus																		
PLECOPTERES		**0,2**																
Leuctridae Leuctra sp.		0,2																
ODONATES														**0,1**				**0,1**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus																		0,1
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis														0,1				
COLEOPTERES																		
Haliplidae Haliplus sp. (l)																		
Hydrophilidae (l)																		
TRICHOPTERES			**0,2**	**0,9**	**0,1**		**0,8**			**0,5**	**0,4**	**0,7**	**1,3**	**0,9**	**0,6**	**2,1**	**0,4**	**1,8**
Beraeidae (l)														0,1				
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)				0,9	0,1		0,8			0,5	0,4	0,7	1,3	0,6	0,6	2,1	0,4	1,8
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)														0,2				
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)																		
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)																		
Hydroptilidae sp.(l)																		
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)																		
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)																		
Psychomiidae sp.			0,2															
DIPTERES	**29,6**	**11,5**	**48,7**	**12,1**	**3,1**	**6,9**	**50,0**	**8,6**	**20,7**	**15,4**	**7,2**	**9,2**	**22,9**	**32,2**	**38,7**	**34,5**	**25,1**	**25,8**
Chironomidae Chironomini (l)	29,6	11,2	48,2	1,7	3,1	6,9	46,8	7,9	20,7	13,9	7,1	9,2	20,9	30,9	37,9	32,8	22,5	25,3
Chironomidae Corinoneurinae (l)																		
Chironomidae Orthocladiinae (l)			0,2	2,2			0,8			0,3			1,3	0,3	0,5	1,4	1,1	
Chironomidae Tanypodinae (l)			0,3	8,2			2,0	0,7		0,8			0,7	0,9	0,1		0,5	0,2
Chironomidae Tanytarsini (l)								0,1						0,1			0,1	
Chironomidae Chironomini (n)		0,2					0,4			0,3	0,1			0,1	0,2	0,4	1,0	0,2
Chironomidae Tanytarsini (n)																		
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)																		
Empididae Hemerodromiinae (l)		0,2																
Limoniidae (l)																		
Psychodidae (l)																		
Simulidae (l)																		
Simulidae (n)																		

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Annexe 7 : Abondances relatives (%) des macroinvertébrés dans la Moselle au niveau Bousse (BS)

Abondance relative (%)	BS1RG4 96	BS1CH4 96	BS1RD4 96	BS1RG7 96	BS1CH7 96	BS1RD7 96
TRICLADES		**0,1**		**0,6**	**2,1**	**0,2**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum						
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala		0,1				
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris				0,6	2,1	0,2
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra						
OLIGOCHETES	**47,3**	**23,8**	**29,2**	**4,3**	**8,4**	**9,2**
ACHETES	**0,4**	**1,8**	**1,7**	**2,7**	**1,4**	**6,5**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	0,4	1,6	1,7	2,4	1,1	2,0
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata		0,1		0,1		0,1
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis				0,1	0,2	4,3
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.				0,1		
Piscicolidae Piscicola geometra		0,1		0,1	0,2	0,2
MOLLUSQUES	**20,3**	**29,9**	**33,5**	**60,1**	**24,7**	**17,2**
Ancylidae Acroloxus lacustris						
Ancylidae Ancylus fluviatilis						0,1
Bithyniidae Bithynia tentaculata	0,4	0,4	0,1	0,8	2,9	0,3
Bythinellidae Bythinella sp.						
Corbiculidae Corbicula fluminalis	16,0	20,1	26,1	46,9	17,1	5,8
Corbiculidae Corbicula fluminea			0,4		0,5	
Dreissenidae Dreissena polymorpha	1,3	3,8	2,5	5,9	1,1	1,2
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides						
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus						
Lymnaeidae Lymnaea ovata						
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra						
Neritidae Theodoxus fluviatilis	2,1	5,2	2,6	5,5	1,5	1,0
Planorbidae						
Sphaeridae Pisidium sp.	0,4		1,0	0,6		0,4
Sphaeridae Sphaerium sp.					1,4	
Unionidae Anodonta anatina						
Unionidae Anodonta cygnea						
Unionidae Unio pictorum						
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis		0,2	0,7	0,4	0,3	8,3
Viviparidae Viviparus viviparus		0,2				0,1
CRUSTACES	**1,7**	**9,8**	**1,0**	**20,2**	**44,0**	**15,7**
Asellidae Asellus aquaticus		0,4	0,1		1,7	8,8
Astacidae						
Corophidae Corophium curvispinum	0,8	3,3	0,2	11,6	19,1	3,6
Gammaridae	0,8	6,2	0,7	8,6	23,2	3,3
EPHEMEROPTERES		**0,6**	**2,1**	**1,0**	**1,1**	**11,0**
Baetidae						0,1
Caenidae Caenis luctuosa		0,6	2,1	1,0	0,9	10,9
Polymitarcidae Ephoron					0,2	
Pothamanthidae Pothamanthus						
PLECOPTERES						
Leuctridae Leuctra sp.						
ODONATES		**0,1**				**0,1**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus		0,1				
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis						0,1
COLEOPTERES						
Haliplidae Haliplus sp. (l)						
Hydrophilidae (l)						
TRICHOPTERES	**0,8**	**3,0**	**1,3**	**2,2**	**2,0**	**3,4**
Beraeidae (l)						
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)		0,4	0,1	1,1	0,2	2,7
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	0,4	1,9	0,6	0,5	0,8	0,1
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)		0,5	0,6		0,3	
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)						
Hydroptilidae sp.(l)	0,4	0,3		0,5	0,8	0,7
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)						
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)						
Psychomiidae sp.						
DIPTERES	**29,5**	**29,8**	**26,9**	**6,7**	**14,5**	**14,8**
Chironomidae Chironomini (l)	29,5	27,3	21,5	6,6	13,7	9,6
Chironomidae Corinoneurinae (l)					0,2	
Chironomidae Orthocladiinae (l)		1,6	2,7			
Chironomidae Tanypodinae (l)		0,2	1,5		0,3	4,7
Chironomidae Tanytarsini (l)						0,2
Chironomidae Chironomini (n)		0,7	1,1		0,3	0,3
Chironomidae Tanytarsini (n)						
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)		0,1				
Empididae Hemerodromiinae (l)						
Limoniidae (l)						
Psychodidae (l)						
Simulidae (l)						
Simulidae (n)				0,1		

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Annexe 8 : Abondances relatives (%) des macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Hauconcourt (HT)

Abondance relative (%)	HT1CH7.94	HT4RG7.94	HT5RG7.94	HT6RG7.94	HT6RD7.94	HT2RG9.94	HT3RD9.94	HT4RG9.94	HT6RD9.94	HT7RD9.94	HT3RG6.95	HT3CH6.95	HT3RD6.95	HT3RG9.95	HT3CH9.95	HT3RD9.95	HT3RG4.96	HT3CH4.96	HT3RD4.96	HT3RG7.96	HT3CH7.96	HT3RD7.96
TRICLADES	**0,0**	**0,0**				**0,1**	**0,2**	**0,1**	**0,0**	**0,1**	**0,5**	**0,2**		**0,3**	**0,5**	**0,8**				**3,4**	**0,7**	**1,8**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum																				0,1		
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala	0,0										0,0											
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris		0,0				0,1	0,2	0,1	0,0	0,1	0,5	0,2		0,3	0,5	0,8				3,4	0,7	1,8
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra																						
OLIGOCHETES	**2,6**	**2,3**	**17,1**	**18,8**	**15,0**	**15,6**	**42,7**	**32,3**	**7,9**	**18,3**	**16,1**	**35,8**	**32,4**	**25,0**	**12,7**	**34,8**	**20,1**	**17,7**	**7,8**	**11,4**	**21,1**	**42,6**
ACHETES	**1,9**	**0,5**	**2,1**	**1,4**	**2,6**	**0,3**	**1,6**	**1,7**	**1,1**	**4,8**	**1,8**	**3,8**	**1,9**	**2,6**	**0,3**	**1,5**	**2,8**	**1,5**	**0,7**	**1,5**	**2,0**	**4,3**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	1,6	0,4	1,7	1,2	1,7	0,3	1,1	1,4	1,0	4,4	1,3	3,8	0,8	2,6	0,2	1,4	2,6	1,5	0,7	1,3	1,8	2,1
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	0,3	0,0	0,2	0,2	0,1		0,1	0,3	0,0	0,3	0,4		0,8				0,2			0,2	0,1	0,2
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis			0,2		0,8		0,4				0,1		0,3			0,1				0,0	0,0	1,9
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.	0,0				0,0										0,0							
Piscicolidae Piscicola geometra		0,0			0,0								0,1							0,0	0,1	0,1
MOLLUSQUES	**46,8**	**77,5**	**25,8**	**55,2**	**41,6**	**42,7**	**42,2**	**51,6**	**78,2**	**55,2**	**41,3**	**17,7**	**17,1**	**47,7**	**66,9**	**47,7**	**67,8**	**61,8**	**66,4**	**42,6**	**46,3**	**15,9**
Ancylidae Acroloxus lacustris																						
Ancylidae Ancylus fluviatilis							0,2				0,0											
Bithyniidae Bithynia tentaculata	1,6	1,0	0,5	0,2	0,9	0,1	0,1	0,3	0,1	0,3					0,1	0,2		0,3		0,8	1,8	0,1
Bythinellidae Bythinella sp.											0,1							0,1				
Corbiculidae Corbicula fluminalis	0,3	25,6	4,8	50,5	5,5	27,0	2,5	25,2	55,9	33,7	8,8	3,8	9,8	14,6	3,1	31,4	47,1	27,4	48,6	28,8	19,2	10,4
Corbiculidae Corbicula fluminea													0,2		0,0	0,4			0,7	0,2	0,1	0,5
Dreissenidae Dreissena polymorpha	43,8	48,9	17,2	4,0	31,7	13,0	34,5	22,9	21,0	18,9	30,4	12,1	5,6	29,7	63,4	7,4	18,4	28,8	5,0	9,8	13,6	3,3
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides										0,1	0,3	0,2	0,4			6,4					0,4	0,7
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus	0,1	0,2	0,7		1,6		0,1			0,3	0,5			0,7		0,1				0,3	3,9	
Lymnaeidae Lymnaea ovata										0,1											0,0	
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra							0,1												8,3			
Neritidae Theodoxus fluviatilis	0,5	0,1	0,2		0,4	1,3	0,2	0,2	0,2	0,3	0,2	0,4	0,2	1,4		0,9		2,0	0,9	0,7	2,0	0,4
Planorbidae																						
Sphaeridae Pisidium sp.	0,5	1,1	1,7	0,5	0,7	1,3		2,8	0,3	1,2	0,8	0,9	0,4	0,2	0,0		2,4			2,0	3,4	
Sphaeridae Sphaerium sp.							3,8				0,0		0,1					1,0	0,7	0,0		
Unionidae Anodonta anatina																				0,0	0,0	0,1
Unionidae Anodonta cygnea		0,0					0,0	0,1	0,2		0,1				0,0	0,3						0,1
Unionidae Unio pictorum					0,0		0,1	0,1			0,0		0,1			0,1		0,1	0,9	0,0		0,1
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis		0,6	0,7		0,8		0,4	0,1	0,5	0,3	0,1	0,2	0,4	1,0	0,0	0,5		2,1	1,2		1,5	0,2
Viviparidae Viviparus viviparus							0,1						0,1								0,2	
CRUSTACES	**17,7**	**4,6**	**7,8**	**16,9**	**11,6**	**32,5**	**1,9**	**11,3**	**10,7**	**18,4**	**17,8**	**8,6**	**7,7**	**22,6**	**16,9**	**10,7**	**2,2**	**7,9**	**1,4**	**34,9**	**9,8**	**4,6**
Asellidae Asellus aquaticus	0,2	0,0	0,1		0,1						1,2		0,1		0,5		0,5	0,1	0,2	0,4	0,1	0,4
Astacidae																						
Corophidae Corophium curvispinum	2,1	0,3	0,2	0,2	0,5	1,2	0,1		0,2	0,3	3,3	0,9	0,2	0,2	3,8		0,7	0,1	0,2	18,2	0,8	1,2
Gammaridae	15,4	4,3	7,5	16,7	10,9	31,3	1,7	11,3	10,4	18,0	13,3	7,7	7,4	22,4	12,5	10,7	1,0	7,7	0,9	16,2	8,0	3,0
EPHEMEROPTERES	**0,8**	**0,4**	**2,3**		**0,6**	**0,1**	**0,8**	**0,1**	**0,1**		**0,2**	**0,4**	**0,2**				**0,4**	**0,2**		**0,1**	**0,1**	
Baetidae																						
Caenidae Caenis luctuosa	0,0	0,4	2,3		0,6	0,1	0,8	0,1	0,1		0,2		0,1				0,4	0,2		0,1	0,1	
Polymitarcidae Ephoron													0,1									
Pothamanthidae Pothamanthus												0,4										
PLECOPTERES										**0,1**												
Leuctridae Leuctra sp.										0,1												
ODONATES					**0,0**				**0,0**						**0,0**							
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus					0,0				0,0													
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis															0,0							
COLEOPTERES						**0,1**					**0,0**											
Haliplidae Haliplus sp. (l)											0,0											
Hydrophilidae (l)						0,1																
TRICHOPTERES	**6,7**	**1,9**	**0,2**	**1,4**	**1,0**	**0,6**	**0,5**	**0,1**	**0,4**	**1,7**	**5,8**	**11,9**	**3,7**	**0,9**	**0,5**	**0,5**	**0,3**	**0,2**		**0,1**	**0,2**	
Beraeidae (l)																	0,1					
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	0,0	0,0			0,1		0,5		0,1	0,4				0,1	0,5	0,4	0,2			0,0	0,2	
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	6,3		0,2	1,4	0,9	0,6		0,1		1,2								0,1		0,0		
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)	0,3																	0,1				
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)		1,9							0,3		5,8	11,9	3,6	0,8		0,1						
Hydroptilidae sp.(l)					0,0								0,1					0,1				
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	0,0																					
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)																						
Psychomiidae sp.																						
DIPTERES	**24,2**	**12,0**	**40,3**	**6,2**	**26,6**	**7,8**	**8,5**	**2,7**	**1,4**	**1,6**	**16,2**	**21,6**	**36,9**	**0,9**	**2,2**	**4,0**	**5,5**	**10,3**	**23,7**	**5,8**	**20,4**	**38,8**
Chironomidae Chironomini (l)	17,6	11,4	39,5	4,3	26,2	6,0	6,3	2,6	1,4	1,6	11,8	19,6	35,0	0,9	2,1	4,0	4,0	9,2	20,4	5,3	20,1	30,4
Chironomidae Corinoneurinae (l)																						
Chironomidae Orthocladiinae (l)	3,7	0,1	0,5	0,5		1,1	0,8				4,1	1,8	1,5				0,9	0,9	2,8	0,3		0,4
Chironomidae Tanypodinae (l)	2,8	0,4			0,1	0,1	1,0				0,0						0,3	0,1		0,0	0,1	
Chironomidae Tanytarsini (l)				0,5		0,1					0,0	0,2								0,1	0,1	
Chironomidae Chironomini (n)	0,1	0,2	0,3	0,2	0,3	0,5	0,4	0,1	0,0		0,2		0,1		0,1		0,2	0,1	0,5		0,1	
Chironomidae Tanytarsini (n)					0,0																	
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)							0,0										0,1					
Empididae Hemerodrominae (l)	0,0																					
Limoniidae (l)				0,7			0,0															
Psychodidae (l)							0,0															
Simulidae (l)	0,0												0,2									
Simulidae (n)													0,1									

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Annexe 9 : Biomasses relatives (%) des macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Grevenmacher (GR)

Biomasses relatives (%)	GR1,0RG7.94	GR1,2CH7.94	GR1,2RD7.94	GR1,2CH9.94	GR1,2RD9.94	GR1,2RG6.95	GR1,2CH6.95	GR1,2RD6.95	GR1,2RG4.96	GR1,2CH4.96	GR1,2RD4.96	GR1,2RG7.96	GR1,2CH7.96	GR1,2RD7.96
TRICLADES		**0,5**	**0,0**	**0,9**	**0,2**	**0,0**	**0,0**	**0,3**			**0,0**	**0,0**	**0,2**	**0,0**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum						0,0								
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala						0,0								
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris		0,5	0,0	0,9	0,2	0,0	0,0	0,3			0,0	0,0	0,2	0,0
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra						0,0								
OLIGOCHETES	**0,1**	**0,1**	**0,0**	**0,0**	**0,1**	**0,1**	**0,5**	**0,5**	**0,2**		**0,2**	**0,7**		**0,2**
ACHETES	**2,4**	**2,3**	**1,1**		**0,4**	**0,4**	**0,0**	**1,0**				**0,2**	**0,0**	**0,0**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	0,6	1,7	0,5		0,3	0,3	0,0	0,6					0,0	0,0
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	1,1	0,1	0,5		0,1	0,1		0,4				0,2		
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis	0,6	0,4				0,0	0,0						0,0	
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.	0,0					0,0								0,0
Piscicolidae Piscicola geometra	0,0	0,1	0,1											
MOLLUSQUES	**68,0**	**43,0**	**63,0**	**71,2**	**63,1**	**87,6**	**88,7**	**77,3**	**89,0**	**67,5**	**87,3**	**41,3**	**12,0**	**61,4**
Ancylidae Acroloxus lacustris		0,1												
Ancylidae Ancylus fluviatilis														
Bithyniidae Bithynia tentaculata	0,1	3,6	0,7	0,4	6,7		0,0					1,7	0,5	0,7
Bythinellidae Bythinella sp.	0,0	0,2						0,1			3,7	0,1	0,5	0,0
Corbiculidae Corbicula fluminalis	0,5											1,5	2,7	0,3
Corbiculidae Corbicula fluminea														0,3
Dreissenidae Dreissena polymorpha	39,9	38,8	62,2	70,8	55,3	87,5	88,6	77,2	88,9	67,5	83,6	37,7	8,2	60,0
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides						0,1	0,0							
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus	0,0													
Lymnaeidae Lymnaea ovata														
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra														
Neritidae Theodoxus fluviatilis														
Planorbidae														
Sphaeridae Pisidium sp.			0,1		1,0	0,0							0,1	
Sphaeridae Sphaerium sp.	0,4	0,3			0,2	0,0						0,4		0,0
Unionidae Anodonta anatina														
Unionidae Anodonta cygnea	26,2													
Unionidae Unio pictorum														
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis									0,0				0,1	
Viviparidae Viviparus viviparus	0,9					0,0	0,1							
CRUSTACES	**23,9**	**37,3**	**29,3**	**27,9**	**35,8**	**11,6**	**9,7**	**18,3**	**10,7**	**31,3**	**12,2**	**57,1**	**87,2**	**38,1**
Asellidae Asellus aquaticus	0,3	1,4	0,3	0,0		0,2	0,1		0,5	0,1	0,2	0,5	0,0	0,0
Astacidae														
Corophidae Corophium curvispinum	22,7	12,8	27,6	12,7	28,6	10,8	7,2	12,1	8,9	27,7	12,0	7,4	14,8	15,9
Gammaridae	0,9	23,1	1,4	15,2	7,2	0,6	2,4	6,1	1,2	3,4		49,2	72,3	22,2
EPHEMEROPTERES	**0,3**	**0,4**	**0,4**						**0,0**			**0,0**		**0,0**
Baetidae														
Caenidae Caenis luctuosa	0,3	0,4	0,4						0,0			0,0		0,0
Polymitarcidae Ephoron														
Pothamanthidae Pothamanthus														
PLECOPTERES														
Leuctridae Leuctra sp.														
ODONATES														**0,1**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus														0,1
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis														
COLEOPTERES														
Haliplidae Haliplus sp. (l)														
Hydrophilidae (l)														
TRICHOPTERES	**0,3**	**6,5**	**0,9**			**0,0**	**0,1**		**0,0**		**0,0**	**0,0**		**0,0**
Beraeidae (l)														
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	0,2	0,8	0,9			0,0	0,0		0,0		0,0	0,0		0,0
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)														
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)														
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)							0,0							
Hydroptilidae sp.(l)														
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	0,1	0,8												
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)		4,9	0,0											
Psychomiidae sp.														
DIPTERES	**5,0**	**9,9**	**5,3**	**0,1**	**0,4**	**0,3**	**1,0**	**2,7**	**0,1**	**1,3**	**0,3**	**0,6**	**0,6**	**0,1**
Chironomidae (l)	5,0	9,8	5,3	0,1	0,4	0,3	1,0	2,5	0,1	1,3	0,3	0,3	0,3	0,1
Chironomidae (n)		0,1										0,3	0,3	
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)														
Empididae Hemerodromiinae (l)														
Limoniidae (l)								0,2						
Psychodidae (l)														
Simulidae (l)														
Simulidae (n)														

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'éc

Annexe 10 : Biomasses relatives (%) des macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Sierck-lès-Bains (SK) et Cattenom (CT)

Biomasses relatives (%)	SK1RG6.95	SK1CH6.95	SK1RD6.95	SK1RG9.95	SK1CH9.95	SK1RD9.95	SK1RG4.96	SK1CH4.96	SK1RD4.96	SK1RG7.96	SK1CH7.96	SK1RD7.96	CT1RG4.96	CT1CH4.96	CT1RD4.96	CT1RG7.96	CT1CH7.96	CT1RD7.96
TRICLADES										**0,0**				**0,1**				
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum																		
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala																		
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris										0,0				0,1				
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra																		
OLIGOCHETES	**1,1**	**6,3**	**0,3**	**29,1**	**0,4**	**0,5**	**2,2**	**4,0**	**40,0**	**0,3**	**1,1**	**0,8**	**23,0**	**3,5**	**16,4**	**0,7**	**35,9**	**0,5**
ACHETES	**0,5**	**0,1**	**0,0**		**1,5**	**0,1**	**6,5**	**1,6**	**44,2**	**0,3**	**0,8**	**0,4**	**58,0**	**43,6**	**18,4**	**1,8**	**6,5**	**1,5**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	0,4				0,9	0,1	0,9	1,0		0,1	0,3	0,2	52,2	36,6	13,6	0,2	1,5	0,3
Glossiphonidae Glossiphonia complanata	0,1	0,1			0,5	0,0	4,8	0,5	38,2	0,0	0,3	0,0	5,8	4,9	3,8	0,5	2,5	0,4
Glossiphonidae Helobdella stagnalis	0,0		0,0		0,0	0,0	0,8		6,0	0,1	0,0	0,2		1,9	1,1	0,9	1,4	0,5
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.					0,1			0,1		0,0	0,1			0,2		0,2	1,1	0,2
Piscicolidae Piscicola geometra										0,0	0,0					0,0		0,0
MOLLUSQUES	**96,4**	**90,9**	**98,7**	**47,5**	**95,8**	**98,3**	**85,9**	**92,8**		**88,9**	**91,7**	**90,0**	**11,9**	**38,6**	**45,7**	**94,3**	**49,0**	**95,7**
Ancylidae Acroloxus lacustris				0,2	0,0			0,0			0,0					0,0		
Ancylidae Ancylus fluviatilis										0,0						0,4		
Bithyniidae Bithynia tentaculata					0,9		0,4			1,1	1,9			0,5		2,1	2,1	2,1
Bythinellidae Bythinella sp.								2,5		0,0				0,2		0,1		
Corbiculidae Corbicula fluminalis		6,1	74,1	0,0	1,1	52,7	7,3	23,2		4,5	40,7	70,1	0,9	6,8	14,6	1,0	8,0	4,3
Corbiculidae Corbicula fluminea			0,0			0,8		3,2		0,9	4,0	1,6			5,8	0,4	2,0	0,5
Dreissenidae Dreissena polymorpha	92,7	84,6	10,6		93,8	2,3	43,9	43,1		25,6	43,7	18,3		11,4	20,1	45,9	3,9	41,6
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides																		
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus																		
Lymnaeidae Lymnaea ovata																		
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra																		
Neritidae Theodoxus fluviatilis																		0,1
Planorbidae																		
Sphaeridae Pisidium sp.	0,0	0,3					1,6			0,2							0,2	
Sphaeridae Sphaerium sp.											0,0			4,6		0,1		2,7
Unionidae Anodonta anatina			14,1			42,5												
Unionidae Anodonta cygnea										50,0						44,3		39,9
Unionidae Unio pictorum																		
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis				47,3						0,1			11,0	1,0	1,1		0,3	0,3
Viviparidae Viviparus viviparus	3,8						32,5	20,8		6,6	1,4			14,1	4,0		32,5	4,1
CRUSTACES	**0,4**	**1,0**	**0,2**	**18,3**	**2,2**	**1,0**	**2,0**	**1,1**		**10,1**	**6,2**	**8,4**	**0,9**	**10,6**	**2,7**	**1,2**	**4,9**	**1,3**
Asellidae Asellus aquaticus	0,4		0,0		0,0	0,0	1,1	0,4		0,1	0,1	0,0	0,9	3,4	0,5	0,1	1,9	0,1
Astacidae											0,6							
Corophidae Corophium curvispinum		0,1	0,0		0,0	0,0				0,0	0,0	0,5		0,0	1,3		0,0	
Gammaridae		0,9	0,1	18,3	2,2	1,0	0,9	0,7		10,0	5,5	7,9		7,1	0,9	1,1	3,0	1,2
EPHEMEROPTERES		**0,1**	**0,0**		**0,0**	**0,0**				**0,0**	**0,0**	**0,1**		**0,2**	**0,0**	**0,0**		**0,0**
Baetidae																		
Caenidae Caenis luctuosa		0,1	0,0		0,0	0,0				0,0	0,0	0,1		0,2	0,0	0,0		0,0
Polymitarcidae Ephoron																		
Pothamanthidae Pothamanthus																		
PLECOPTERES		**0,0**																
Leuctridae Leuctra sp.		0,0																
ODONATES																		**0,2**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus																		0,2
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis																		
COLEOPTERES																		
Haliplidae Haliplus sp. (l)																		
Hydrophilidae (l)																		
TRICHOPTERES				**0,4**	**0,0**		**0,8**			**0,0**	**0,0**	**0,0**	**0,5**	**0,4**	**0,1**	**0,1**	**0,0**	**0,1**
Beraeidae (l)																		
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)				0,4	0,0		0,8			0,0	0,0	0,0	0,5	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)														0,3				
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)																		
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)																		
Hydroptilidae sp.(l)																		
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)																		
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)																		
Psychomiidae sp.																		
DIPTERES	**1,5**	**1,5**	**0,8**	**4,7**	**0,1**	**0,1**	**2,7**	**0,5**	**15,8**	**0,3**	**0,1**	**0,3**	**5,6**	**3,0**	**16,7**	**1,8**	**3,6**	**0,8**
Chironomidae (l)	1,5	1,5	0,8	4,7	0,1	0,1	2,7	0,5	15,8	0,3	0,1	0,3	5,6	3,0	16,7	1,8	3,6	0,8
Chironomidae (n)		0,0								0,1	0,0					0,0	0,1	0,0
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)																		
Empididae Hemerodromiinae (l)		0,0																
Limonidae (l)																		
Psychodidae (l)																		
Simulidae (l)																		
Simulidae (n)																		

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Annexe 11 : Biomasses relatives (%) des macroinvertebres dans la Moselle au niveau de Bousse (BS)

Biomasses relatives (%)	BS1RG4.96	BS1CH4.96	BS1RD4.96	BS1RG7.96	BS1CH7.96	BS1RD7.96
TRICLADES				**0,0**	**0,1**	**0,0**
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum						
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala						
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris				0,0	0,1	0,0
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra						
OLIGOCHETES	**14,6**	**8,6**	**1,3**	**0,0**	**0,5**	**4,6**
ACHETES	**6,3**	**5,6**	**0,1**	**0,2**	**0,6**	**5,2**
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	6,3	4,7	0,1	0,2	0,5	3,5
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata		0,1		0,0		0,1
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis				0,0	0,1	1,5
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.				0,0		
Piscicolidae Piscicola geometra		0,8		0,0		0,1
MOLLUSQUES	**66,9**	**74,2**	**97,2**	**97,7**	**79,2**	**77,3**
Ancylidae Acroloxus lacustris						
Ancylidae Ancylus fluviatilis						0,0
Bithyniidae Bithynia tentaculata	0,3	0,3	0,0	0,3	1,7	0,6
Bythinellidae Bythinella sp.						
Corbiculidae Corbicula fluminalis	55,6	57,7	82,3	82,2	64,7	49,2
Corbiculidae Corbicula fluminea			7,6	1,2	3,3	
Dreissenidae Dreissena polymorpha	6,2	6,2	4,9	11,4	4,9	17,6
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides						
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus						
Lymnaeidae Lymnaea ovata						
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra						
Neritidae Theodoxus fluviatilis	4,8	8,5	0,3	2,6	4,3	4,6
Planorbidae						
Sphaeridae Pisidium sp.				0,0		0,1
Sphaeridae Sphaerium sp.					0,2	
Unionidae Anodonta anatina						
Unionidae Anodonta cygnea						
Unionidae Unio pictorum						
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis		1,2	2,0	0,0	0,1	3,4
Viviparidae Viviparus viviparus		0,3				1,7
CRUSTACES	**2,6**	**2,2**	**0,2**	**1,8**	**18,1**	**7,2**
Asellidae Asellus aquaticus		0,3	0,0		0,1	2,4
Astacidae						
Corophidae Corophium curvispinum	0,2		0,2	0,4	3,0	1,0
Gammaridae	2,3	1,9	0,0	1,3	15,1	3,9
EPHEMEROPTERES		**0,0**	**0,1**	**0,0**	**0,1**	**1,9**
Baetidae						0,0
Caenidae Caenis luctuosa		0,0	0,1	0,0	0,0	1,9
Polymitarcidae Ephoron					0,0	
Pothamanthidae Pothamanthus						
PLECOPTERES						
Leuctridae Leuctra sp.						
ODONATES						**0,0**
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus						
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis						0,0
COLEOPTERES						
Haliplidae Haliplus sp. (l)						
Hydrophilidae (l)						
TRICHOPTERES	**6,3**	**8,1**	**0,7**	**0,2**	**0,9**	**1,3**
Beraeidae (l)						
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)		0,0		0,0	0,0	0,9
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	3,2	6,2	0,4	0,2	0,8	0,3
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)		1,8	0,3			
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)						
Hydroptilidae sp.(l)	3,1	0,0		0,0	0,1	0,0
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)						
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)						
Psychomiidae sp.						
DIPTERES	**3,4**	**1,3**	**0,4**	**0,1**	**0,6**	**2,4**
Chironomidae (l)	3,4	1,3	0,4	0,1	0,5	2,4
Chironomidae (n)		0,0			0,1	0,0
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)						
Empididae Hemerodromiinae (l)						
Limoniidae (l)						
Psychodidae (l)						
Simulidae (l)						
Simulidae (n)				0,0		

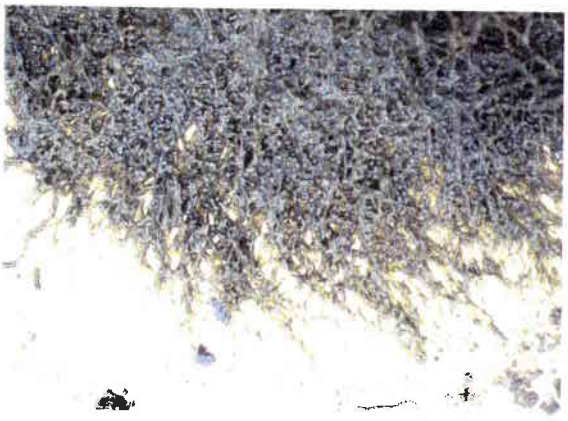
Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

Annexe 12 : Biomasses relatives (%) des macroinvertébrés dans la Moselle au niveau de Hauconcourt (HT)

Biomasses relatives (%)	HT1CH7 94	HT4RG7 94	HT5RG7 94	HT6RG7 94	HT6RD7 94	HT2RG9 94	HT3RD9 94	HT4RG9 94	HT6RD9 94	HT7RD9 94	HT3RG6 95	HT3CH6 95	HT3RD6 95	HT3RG9 95	HT3CH9 95	HT3RD9 95	HT3RG4 96	HT3CH4 96	HT3RD4 96	HT3RG7 96	HT3CH7 96	HT3RD7 96
TRICLADES	0,0	0,0				0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0	0,0				0,1	0,0	0,1
Dendrocoelidae Dendrocoelum lacteum																				0,0		
Dugesiidae Dugesia gr. gonocephala	0,0										0,0											
Dugesiidae Dugesia gr. polychroa/lugubris		0,0				0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0	0,0				0,1	0,0	0,1
Planariidae Polycelis gr. tenuis/nigra																						
OLIGOCHETES	1,0	0,1	3,5	1,3	6,5	0,7	0,7	0,9	0,7	1,2	0,2	1,6	0,9	1,9	0,2	0,2	0,9	1,7	2,8	0,6	1,6	2,7
ACHETES	5,5	0,4	8,9	1,5	6,1	0,3	1,3	0,5	0,9	5,7	0,3	2,1	0,5	5,1	0,1	0,2	0,5	1,4	2,0	0,6	1,2	1,6
Erpobdellidae Erpobdella octoculata	4,4	0,4	8,5	1,3	4,9	0,3	1,2	0,4	0,8	5,6	0,2	2,1	0,3	5,1	0,1	0,2	0,4	1,4	2,0	0,6	1,2	1,2
Glossiphoniidae Glossiphonia complanata	0,8	0,0	0,2	0,2	0,2		0,1	0,1	0,0	0,1	0,0		0,2				0,1			0,0	0,0	0,0
Glossiphoniidae Helobdella stagnalis			0,2		1,0		0,1				0,0		0,0			0,0				0,0	0,0	0,4
Glossiphoniidae Hemiclepsis sp.	0,3				0,0										0,0							
Piscicolidae Piscicola geometra		0,0			0,0								0,0							0,0	0,0	0,0
MOLLUSQUES	64,7	97,3	59,1	94,2	70,6	96,3	97,7	98,2	97,3	89,8	98,4	92,5	97,6	87,5	99,2	99,4	98,0	96,6	94,5	94,0	93,7	93,9
Ancylidae Acroloxus lacustris																						
Ancylidae Ancylus fluviatilis							0,0				0,0							0,1				
Bithyniidae Bithynia tentaculata	4,4	0,1	0,3	0,5	3,8	0,1	0,1	0,5	0,4	0,5					0,1	0,0		0,1		0,5	1,6	0,1
Bythinellidae Bythinella sp.											0,0											
Corbiculidae Corbicula fluminalis	12,9	32,8	50,2	92,6	47,8	81,9	18,9	15,0	25,3	51,5	18,3	22,6	71,1	31,8	1,4	32,5	81,4	22,5	76,5	67,1	33,0	41,1
Corbiculidae Corbicula fluminea													0,7		0,0	1,4			1,7	1,0	0,5	7,5
Dreissenidae Dreissena polymorpha	45,7	55,8	5,7	1,1	14,1	13,4	17,8	4,8	5,3	36,9	65,2	69,5	25,5	51,8	82,6	4,5	16,3	14,8	10,0	22,8	47,0	17,8
Hydrobiidae Lithoglyphus naticoides										0,0	0,0	0,0	0,0			0,0					0,0	0,0
Hydrobiidae Potamopyrgus jenkinsi aculeatus	0,2	0,0	0,2		1,3		0,0			0,2	0,0			0,3		0,0				0,0	0,4	
Lymnaeidae Lymnaea ovata										0,0											0,0	
Lymnaeidae Lymnaea radix peregra							0,1												4,6			
Neritidae Theodoxus fluviatilis	1,2	0,1	1,0		1,5	0,9	0,1	0,1	0,3	0,4	0,0	0,3	0,1	2,4		0,1	0,2	3,1	0,3	0,3	1,2	0,2
Planorbidae																						
Sphaeridae Pisidium sp.	0,3	0,1	1,0	0,1	0,3	0,0		0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0		0,1			0,1	0,3	
Sphaeridae Sphaerium sp.							0,0				0,0		0,0					1,2		0,0		
Unionidae Anodonta anatina																				1,3	3,8	6,7
Unionidae Anodonta cygnea		8,3					37,5	8,0	65,9		5,3				15,0	38,9						10,1
Unionidae Unio pictorum					0,0		18,8	69,6			9,4		0,0			21,9		54,3		0,8		10,4
Valvatidae Valvata piscinalis piscinalis			0,7		1,8		0,1	0,0		0,2	0,0	0,1	0,1	1,1	0,0	0,0		0,2	1,4		0,2	0,0
Viviparidae Viviparus viviparus							4,4						0,2								5,6	
CRUSTACES	10,1	0,5	5,9	1,4	7,2	2,5	0,0	0,4	1,1	2,8	0,5	0,8	0,5	5,2	0,5	0,2	0,3	0,3	0,6	4,6	2,7	0,9
Asellidae Asellus aquaticus	0,1	0,0	0,0		0,0						0,0		0,0		0,0		0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Astacidae																						
Corophidae Corophium curvispinum	0,7	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0		0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0			1,0	0,1	0,1
Gammaridae	9,3	0,5	5,8	1,4	7,1	2,4	0,0	0,4	1,1	2,8	0,4	0,7	0,5	5,2	0,5	0,2	0,1	0,3	0,6	3,6	2,6	0,8
EPHEMEROPTERES	0,0	0,0	0,9		0,3	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0	0,0	0,0				0,0	0,0		0,0	0,0	
Baetidae																						
Caenidae Caenis luctuosa	0,0	0,0	0,9		0,3	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0		0,0				0,0	0,0		0,0	0,0	
Polymitarcidae Ephoron													0,0									
Pothamanthidae Pothamanthus												0,0										
PLECOPTERES										0,0												
Leuctridae Leuctra sp.										0,0												
ODONATES					0,0				0,0						0,0							
Anisoptera Gomphidae Gomphus pulchellus					0,0				0,0													
Zygoptera Platycnemididae Platycnemis															0,0							
COLEOPTERES						0,0					0,0											
Haliplidae Haliplus sp. (l)											0,0											
Hydrophilidae (l)						0,0																
TRICHOPTERES	12,9	0,7	0,0	0,2	1,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,3	2,0	0,4	0,2	0,0	0,0	0,0			0,0	0,0	
Beraeidae (l)																						
Ecnomidae Ecnomus tenellus (l)	0,0	0,0			0,1		0,0		0,0	0,0				0,0	0,0	0,0	0,0			0,0	0,0	
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (l)	10,7		0,0	0,2	1,0	0,0		0,0		0,3										0,0		
Hydropsychidae Hydropsyche contubernalis (n)	2,2																					
Hydropsychidae Hydropsyche sp.(l)		0,7							0,1		0,3	2,0	0,4	0,1		0,0						
Hydroptilidae sp.(l)					0,0								0,0									
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (l)	0,0																					
Leptoceridae Ceraclea dissimilis (n)																						
Psychomiidae sp.																						
DIPTERES	5,2	1,0	21,7	1,4	8,2	0,3	0,2	0,0	0,0	0,1	0,3	1,0		0,1	0,0	0,0	0,2	0,2	0,1	0,1	0,7	0,9
Chironomidae (l)	5,7	1,0	21,7	1,2	8,2	0,3	0,2	0,0	0,0	0,1	0,3	1,0		0,1	0,0	0,0	0,2	0,2	0,1	0,1	0,7	0,9
Chironomidae (n)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0												0,0	
Ceratopogonidae "Dasyhelea" (l)							0,0															
Empididae Hemerodromiinae (l)	0,0																					
Limonitidae (l)				0,1			0,0				0,0				0,0							
Psychodidae (l)							0,0															
Simulidae (l)	0,0																					
Simulidae (n)																						

Codification des points échantillonnés : station - n° point dans le sens amont/aval - localisation transverse - mois d'échantillonnage - année d'échantillonnage

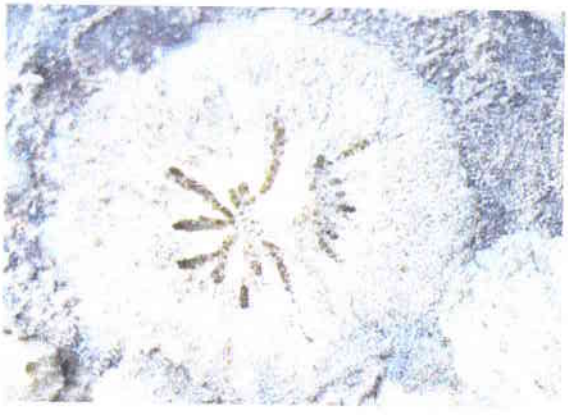
Annexe 13 : Illustration de quatre espèces typiques récoltées sur les pièges artificiels



Plumatella emarginata

Plumatella fungosa

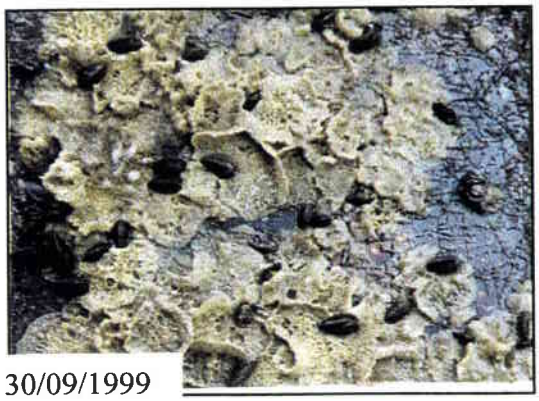
Cordylophora caspia



Spongilla lacustris

Annexe 14 : Suivi temporel de la colonisation d'une plaque PVC du piège artificiel placé sur le site de Cattenom de mai 1999 à février 2000

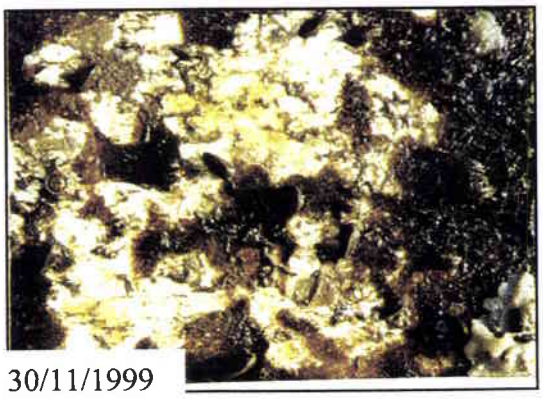
27/05/1999


30/09/1999

24/06/1999

27/10/1999

30/07/1999


30/11/1999

27/08/1999

03/02/2000

RESUME

La Moselle se situe au sein d'un réseau hydrographique complexe de part la multitude de ses connexions avec un nombre important de rivières françaises et européennes (Marne, Saône, Rhin, Danube...) de bassins biogéographiques distincts via les canaux de navigation. Ces connexions sont autant de voies de colonisation possibles de ou vers la Moselle que peuvent emprunter certaines espèces aquatiques. De plus, l'ouverture du Rhin sur la mer et l'existence à cet endroit d'une plaque tournante du commerce maritime international soumettent ce réseau complexe aux risques d'introductions d'espèces provenant des différents continents. Nous avons mis en évidence la présence dans la Moselle de deux bivalves du genre *Corbicula* et d'un crustacé amphipode, *Corophium curvispinum*, espèces exotiques jamais encore signalées auparavant dans cette rivière. L'objet de ce travail est d'approfondir nos connaissances (1) sur les caractéristiques bio-écologiques de ces espèces, et (2) sur la dynamique spatio-temporelle des populations introduites. Différentes échelles d'observations ont été nécessaires et utilisées pour permettre la mise en évidence de ces caractéristiques : des peuplements à l'espèce.

Une étude biocénotique des communautés faunistiques de la Moselle a été réalisée au moyen de techniques originales de dragage et grâce à la mise au point d'une méthode originale d'évaluation des stocks de macroinvertébrés. La caractérisation du substrat par quantification de chaque fraction granulométrique constitutive d'un prélèvement et de la faune associée a permis de montrer que chacune des espèces étudiées présente un preferendum de substrat particulier allant des sables pour *Corbicula* aux granulométries les plus grossières pour *Corophium curvispinum*.

Des études allométriques et génétiques réalisées sur des populations de *Corbicula* d'origine géographiques différentes (différentes stations de la Moselle, Loire, Garonne, Rhin, Meuse, Rhône) nous permettent de montrer la présence dans la Moselle de deux espèces distinctes de *Corbicula* que nous dénommons *C. fluminea* et *C. fluminalis*. Les résultats des analyses génétiques nous conduisent à proposer différentes hypothèses sur les voies de colonisation possibles des espèces exotiques.

Nous proposons un outil de détermination basé sur les grandeurs allométriques de la coquille permettant la distinction des deux espèces. Nous montrons que les deux espèces de *Corbicula* dans la Moselle incubent les larves dans les hémibranchies. Différentes périodes de reproduction sont mises en évidence pour chaque espèce au cours d'une année. La principale période de reproduction des deux espèces a lieu en automne. Le suivi de la croissance individuelle des deux espèces de *Corbicula*, mais aussi de *Dreissena polymorpha*, nous permet de proposer deux types de modèles mathématiques de croissance en milieu naturel. La vitesse de croissance de *C. fluminea* est environ deux fois plus élevée que celle de *C. fluminalis*. La durée de vie des individus est estimée à 5 ou 6 ans pour les deux espèces. L'influence de différents facteurs sur la croissance de *Corbicula* tels que la reproduction ou la densité des individus est démontrée.

De nombreuses perturbations d'ordre écologique mais aussi économique peuvent être induites par le développement de masse d'espèces exotiques dans les hydrosystèmes naturels ou artificiels (centres industriels utilisant l'eau brute des rivières) nouvellement colonisés. Nous avons ainsi caractérisé le développement des espèces exotiques dans ces deux types d'hydrosystèmes. Cette étude a permis de mettre en évidence la moindre importance actuelle du développement de *D. polymorpha* comparée au début des années 90'. De plus, une évolution croissante des densités de *C. curvispinum* et *Corbicula* dans la Moselle est mise en évidence entre 1994 et 1996 parallèlement au déclin des populations de *D. polymorpha*. Si ce déclin semble à première vue lié de façon directe aux introductions récentes d'espèces, nous montrons l'importance que peuvent avoir certains facteurs abiotiques clés dans les étapes de ces invasions biologiques. Ainsi, une étude de l'évolution d'un large panel de facteurs abiotiques sur une période de 10 ans et encadrant notre période d'étude des populations macrobenthiques permet de mettre en évidence le rôle qu'ont pu avoir certains facteurs abiotiques (température de l'eau, [Chlorophylle –a] et pH en particulier) dans les phénomènes d'établissement des nouveaux arrivants et de déclin des populations de *D. polymorpha* alors en place.

La rapidité du phénomène de colonisation de la Moselle par *Corbicula* et *C. curvispinum* permet de justifier le caractère invasif de ces espèces.

Mots-clés : espèces exotiques, salissures biologiques, Moselle, croissance