



HAL
open science

Effets de l'échauffement des eaux sur le cycle de reproduction de la moule d'eau douce dreissena polymorpha (Bivalve dreissanidae) : étude in situ et en laboratoire aspects histologiques, histochimiques et biochimiques

Abdellatif Tourari

► **To cite this version:**

Abdellatif Tourari. Effets de l'échauffement des eaux sur le cycle de reproduction de la moule d'eau douce dreissena polymorpha (Bivalve dreissanidae) : étude in situ et en laboratoire aspects histologiques, histochimiques et biochimiques. Biologie animale. Université Paul Verlaine - Metz, 1988. Français. NNT : 1988METZ017S . tel-01775759

HAL Id: tel-01775759

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01775759>

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>

*** REMERCIEMENTS ***

Au terme de ce travail, réalisé au Laboratoire d'Ecologie de la Faculté des Sciences de l'Université de Metz, qu'il me soit permis d'exprimer mes sincères remerciements et ma profonde gratitude à Monsieur Jean-Claude PIHAN. Il a participé à ma formation scientifique, m'a initié par la suite à la recherche. Il a assuré la direction de ce travail, m'a fait bénéficier de ses qualités scientifiques, pédagogiques et humaines, a fait preuve de compréhension pour guider mes recherches et m'a aidé par ses conseils pour la mise en forme de ce manuscrit.

Je tiens à exprimer ma vive reconnaissance à Monsieur Michel NOURISSON qui m'a accueilli dans son Laboratoire, pour ses conseils et son expérience. Je suis très sensible à l'honneur qu'il me fait en jugeant ce travail et en présidant mon jury de thèse.

Mes vifs remerciements et ma profonde estime vont à Monsieur Claude CROCHARD pour m'avoir accueilli dans son équipe d'histopathologie, son aide constante, ses critiques constructives tout au long de mes recherches et ses conseils bienveillants dans l'élaboration et la réalisation finale de ce rapport.

C'est un grand honneur pour moi que Monsieur Henri MASSÉ, de l'Université d'Aix-Marseille II, ait bien voulu marquer son intérêt pour ce travail et accepter de le juger; il m'a permis d'effectuer un stage d'analyse biochimique dans son Laboratoire. Je le prie ainsi que toute son équipe de trouver ici l'expression de ma profonde reconnaissance.

Que Monsieur Claude CHAISEMARTIN de l'Université de Limoges soit assuré ici de ma haute considération pour l'honneur qu'il me fait en acceptant de juger le présent travail.

J'exprime toute ma gratitude à Monsieur Jacques DUPOUY de l'Université de Perpignan qui a bien voulu examiner ce mémoire.

Je suis très reconnaissant à Monsieur Lionel LEGLIZE pour son aide, tant pour les renseignements sur l'écologie de la Moselle que pour la bibliographie et la discussion de certains résultats.

Je tiens à remercier Madame Marie Noëlle BEAUVAIS qui m'a fait bénéficier de son expérience technique et Monsieur Marc GIGLEUX qui a bien voulu me fournir avec gentillesse les résultats des analyses hydrobiologiques et leur discussion.

Je garderai de bons souvenirs des compagnons qui m'ont apporté main-forte pour la bonne marche des opérations sur le terrain et n'ont jamais économisé leur effort malgré des conditions souvent difficiles: Philippe WAGNER et Jean François POINSAINT.

Monsieur Michel RIBETTE a droit à toute ma reconnaissance amicale pour m'avoir guidé dans la réalisation technique des graphismes et des photographies qui illustrent ce mémoire.

Je voudrais associer à mes remerciements Madame Danielle BEAUFILS et Madame Mireille OLLIVIER pour la documentation.

Je ne saurais oublier mes Collègues du Laboratoire dont l'aide morale m'a soutenu dans les moments difficiles et qui m'ont, à différents titres, facilité la tâche.

Enfin, je dédie bien affectueusement ce travail à mes parents, à mes frères et soeurs et à tous les miens.

Ce travail a été réalisé grâce à une bourse du gouvernement marocain et au soutien financier des contrats EDF-Cattenom, EDF-Mirgenbach et l'ATP-PIREN écotoxicologie 86/88

SOMMAIRE

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	1
AVANT-PROPOS	7
INTRODUCTION	9
MATERIEL ET METHODES	
I. LA DREISSENE: matériel biologique	14
I.1. Présentation systématique	14
I.2. Origine et répartition géographique	14
I.2.1. <u>Origine</u>	14
I.2.2. <u>Répartition</u>	14
I.3. Données sur la biologie de <i>D. polymorpha</i>	16
I.3.1. <u>Morphologie</u>	16
I.3.2. <u>Anatomie</u>	19
I.3.3. <u>Ecologie</u>	19
I.3.4. <u>Reproduction et cycle de développement</u>	21
I.3.5. <u>Rôles et nuisances de <i>D. polymorpha</i></u>	29
I.3.6. <u>Méthodes de lutte contre <i>D. polymorpha</i></u>	34
* Considérations écologiques	35
II. APPROCHE BIBLIOGRAPHIQUE SUR LES CYCLES DE REPRODUCTION DES BIVALVES: INFLUENCE DU MILIEU ET ETUDE EXPERIMENTALE	36
II.1. Introduction	36
II.2. Etude comparative de la biologie de reproduction de certains bivalves	37
II.3. Facteurs influençant le cycle de reproduction	41
II.3.1. <u>Introduction</u>	41
II.3.2. <u>Action des facteurs exogènes sur le cycle sexuel</u>	42
II.3.3. <u>Action des facteurs endogènes sur le cycle sexuel</u>	47
II.3.4. <u>Conclusions sur les facteurs déterminants dans le cycle sexuel des bivalves</u>	48
III. LES SITES D'ETUDE	50
III.1. Site de La Maxe	50
III.1.1. <u>Situation géographique</u>	50
III.1.2. <u>Caractéristiques de la centrale</u>	50
III.1.3. <u>Choix et caractéristiques des stations</u>	51
III.1.4. <u>Calendrier des campagnes de prélèvements</u>	51

III.2. Site de Cattenom	53
III.2.1. <u>Cadre de l'étude</u>	53
III.2.2. <u>Situation géographique</u>	53
III.2.3. <u>Caractéristiques du site</u>	53
III.2.4. <u>Choix et caractéristiques des stations</u>	56
III.2.5. <u>Campagnes de mesures et de prélèvements</u>	60
IV. METHODES D'ETUDE	61
IV.1. Expérimentation <i>in situ</i>	61
IV.1.1. <u>Préparation des animaux</u>	61
IV.1.2. <u>Lots témoins et lots expérimentés</u>	63
IV.1.3. <u>Traitements des prélèvements</u>	63
IV.1.4. <u>Techniques de microscopie optique</u>	64
IV.2. Expérimentation en laboratoire	66
IV.2.1. <u>Choix des chocs thermiques</u>	66
IV.2.2. <u>Dispositif expérimental</u>	68
IV.2.3. <u>Tolérance thermique</u>	68
IV.3. Etudes pondérales et biochimiques	68
IV.3.1. <u>Glucides totaux</u>	71
IV.3.2. <u>Protéines totales</u>	72
IV.3.3. <u>Lipides totaux</u>	74
IV.3.4. <u>Valeur énergétique</u>	74

RESULTATS ET DISCUSSION

Première partie

ETUDE SUR LE SITE DE LA MAXE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE SEXUEL DE *D. POLYMORPHA*. APPROCHE EXPERIMENTALE DE LA TOLERANCE THERMIQUE

I. CONDITIONS DU MILIEU	76
I.1. La température	76
I.2. Données sur le potentiel nutritif des stations d'étude	78
I.2.1. <u>Matière en suspension et turbidité</u>	78
I.2.2. <u>L'oxygène dissous</u>	78
I.2.3. <u>Les pigments chlorophylliens</u>	80
II. CYCLE SEXUEL DE REFERENCE DE <i>D. POLYMORPHA</i>	82
II.1. Position du problème	82
II.2. La gonade adulte	84

II.3. Description du cycle annuel de <i>D. polymorpha</i> dans les conditions de la station témoin de La Maxe	84
II.3.1. <u>Stade 0: "stade de repos sexuel"</u>	84
II.3.2. <u>Stade IA: "Initiation de la gamétogénèse"</u>	88
II.3.3. <u>Stade IB: "la méiose"</u>	90
II.3.4. <u>Stade II: "spermiogénèse"</u>	90
II.3.5. <u>Stade III: "état de maturité"</u>	92
II.3.6. <u>Stade IA de présynthèse (IA Pr S)</u>	94
II.3.7. <u>Stade IA de synthèse (IA S)</u>	94
II.3.8. <u>Stade IA de postsynthèse (IA Post S)</u>	96
II.3.9. <u>Stade E d'émission des gamètes</u>	100
II.4. Discussion et conclusions	100
II.5. Histochimie	105
II.5.1. <u>Gonades mâles</u>	105
II.5.2. <u>Gonades femelles</u>	105
II.5.3. <u>Discussion</u>	109
III. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE SEXUEL DE <i>D. POLYMORPHA</i>	113
III.1. Etude de l'évolution de la gamétogénèse en pourcentages des stades sexuels	113
III.1.1. <u>Lot témoin</u>	113
III.1.2. <u>Lot immergé dans le canal froid</u>	113
III.2. Appréciation par l'indice gonadique de l'influence de la température sur le cycle	115
III.2.1. <u>Indice gonadique</u>	116
III.2.2. <u>Principe</u>	117
III.2.3. <u>Indice gonadique chez les témoins</u>	117
III.2.4. <u>Indice gonadique chez les individus se développant en eau échauffée</u>	119
III.3. Manifestations histopathologiques	120
III.4. Discussion	120
III.5. Tolérance thermique	122
III.6. Etude expérimentale de l'influence des chocs thermiques sur le cycle sexuel de <i>D. polymorpha</i>	124
III.6.1. <u>Chocs thermiques appliqués en hiver</u>	124
III.6.2. <u>Chocs thermiques appliqués en début du printemps</u>	126
III.6.3. <u>Chocs thermiques appliqués en fin du printemps</u>	126
III.6.4. <u>Chocs thermiques appliqués en été</u>	128
III.7. Histopathologie	128
III.8. Discussion	128
III.9. Corrélation indice gonadique-température	131
III.10. Conclusion partielle	133

Deuxième partie

**INCIDENCES DES CONDITIONS DU MILIEU SUR LE CYCLE SEXUEL ET
SUR LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE CORPORELLE DE
D. POLYMORPHA.
ETUDE *IN SITU* EN MOSELLE (CATTENOM) ET DANS LA RETENUE
DU MIRGENBACH**

I. CONDITIONS HYDROBIOLOGIQUES	133
I.1. Paramètres physico-chimiques	133
I.1.1. <u>Evolution de la température</u>	133
I.1.2. <u>Evolution de l'oxygène dissous</u>	138
I.1.3. <u>Matières en suspension totales et turbidité</u>	140
I.2. Paramètres biologiques de l'eau	143
I.2.1. <u>Pigments chlorophylliens</u>	143
I.2.2. <u>Production primaire journalière</u>	145
I.3. Conclusions sur le potentiel trophique des secteurs étudiés	147
II. CYCLE SEXUEL DE <i>D. POLYMORPHA</i> SUR LE SITE DE CATTENOM	147
II.1. Comparaison de l'indice gonadique des individus des stations CAT 1, CAT 2 et CAT 3	147
II.2. Cycle sexuel des dreissènes transplantées dans le retenue du Mirgenbach	152
II.3. Discussion	154
III. EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DU POIDS CORPOREL, DE LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE GLOBALE ET DE LA VALEUR ENERGETIQUE DE <i>D. POLYMORPHA</i> EN RELATION AVEC LE CYCLE DE REPRODUCTION: ETUDE SUR LE SITE DE CATTENOM	156
III.1. Introduction	156
III.2. Paramètres pondéraux	156
III.2.1. <u>Variations temporelles</u>	156
III.2.2. <u>Variations spatiales</u>	159
III.2.3. <u>Discussion</u>	159
III.3. Variations spatio-temporelles de la composition biochimique globale	161
III.4. Valeur énergétique de la chair sèche estimée par la méthode indirecte	165
III.5. Discussion	167

CONCLUSION GENERALE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	181
BIBLIOGRAPHIE	191
ANNEXES	192
TABLE DES MATIERES	220

AVANT-PROPOS

Cette recherche s'inscrit dans la ligne des travaux du Laboratoire d'Ecologie de l'Université de Metz ayant pour objet de valider l'utilisation de la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha* comme organisme bioindicateur des micropolluants présents dans les eaux douces superficielles. Une étude *in situ* de la contamination métallique a déjà été réalisée et poursuivie par plusieurs recherches expérimentales en cours. Il est apparu indispensable de mener parallèlement une recherche ayant pour objectif une meilleure connaissance du matériel biologique et particulièrement la reproduction et l'influence sur celle-ci de certains facteurs du milieu pouvant agir en synergie avec les micropolluants. Compte tenu des données du terrain concernant un site industrialisé, le facteur température a été retenu en priorité.

Après une introduction précisant l'importance du facteur température, en liaison avec la pollution thermique et ses conséquences globales sur l'écosystème aquatique, le mémoire traite successivement du matériel biologique *Dreissena polymorpha*, de la méthodologie utilisée *in situ* et *in vitro*, des résultats concernant l'influence de la température sur le cycle de la reproduction (Histologie, histochimie, biochimie). L'acquisition de ces données doivent permettre une meilleure compréhension des modifications observées *in situ* en situation de complexité plurifactorielle.

D'autres recherches se poursuivent actuellement sur les fonctions de respiration et de filtration. Ainsi les connaissances acquises sur la physiologie de *Dreissena polymorpha* se renforcent en fonction de l'objectif choisi, tout en permettant l'ouverture de nouvelles et nécessaires recherches fondamentales finalisées.

INTRODUCTION

INTRODUCTION

La température est un facteur climatique fondamental, si l'on tient compte du fait qu'elle est reliée de manière directe à tous les autres facteurs du milieu, et que l'organisme vivant est une "machine thermique" (SACCHI et TESTARD, 1971 ; DREUX, 1974).

* Température et organisme :

Quel que soit l'intervalle de température à l'intérieur duquel un organisme peut vivre, il se conformera à la simple loi thermodynamique qui exprime que la vitesse d'une réaction (chimique ou métabolique) croît avec la température. Ainsi une élévation thermique augmente la vitesse des processus biologiques, ce qui se traduit par l'augmentation des besoins en oxygène.

La physiologie des organismes vivants est liée aux conditions de leur biotope. Les changements de ces conditions, qu'elles soient naturelles ou liées à l'activité humaine, peuvent altérer leur métabolisme. Pour ce qui est de la reproduction, les facteurs du milieu, parmi lesquels la température, (CRAVENS, 1981 ; HARRELSON et CRAVENS, 1986) sont susceptibles de déterminer des modifications affectant les cellules germinales et/ou les modalités du cycle sexuel (durée et rendement).

Mis à part les vertébrés supérieurs qui sont des "homéothermes", la majorité des animaux aquatiques sont des "poïkilothermes", ils sont incapables de réguler leur température interne au delà d'un intervalle limité de la température extérieure. La température centrale de ces organismes subit alors passivement les fluctuations thermiques du milieu.

* Pollution thermique :

Dans les écosystèmes perturbés, les organismes peuvent être soumis à des modifications de facteurs physiques (pollution thermique par exemple).

La pollution thermique est liée à la demande croissante en énergie. KERAMBRUN (1983) la définit comme étant liée à

L'influence des températures élevées sur le milieu récepteur intéresse le phytoplancton, le benthos et le necton. Pour ce qui est du plancton, les effets déterminent un changement de la structure des populations phyto et zooplanctoniques à la sortie des circuits (KERAMBRUN, 1983). En ce qui concerne le phytoplancton, à ces effets, s'ajoute une sélection des Dinoflagellés au détriment des Diatomés, donnant naissance à des eaux colorées dangereuses au plan écologique (LEYNAUD, 1968). Pour le zooplancton, on observe une accélération de la succession des générations avec une sélection des espèces thermophiles (KERAMBRUN, 1983).

La précocité et l'intensification de la reproduction ont été constatées pour de nombreuses espèces macrobenthiques animales et végétales. Concernant le zoobenthos, la précocité de la maturité sexuelle peut conduire à une variation saisonnière du sex-ratio et à une diminution de la longévité; comme c'est le cas pour la crevette d'eau douce: la caridine *Atyaephyra desmarestii* et le mollusque prosobranch *Bythinia tentaculata* (PACKA-TCHISSAMBOU et al., 1980). Ces auteurs observent de plus que la période de reproduction de la caridine se trouve avancée et réduite avec suppression du repos hivernal. A Martigues-Ponteau, PARACHE (1985) constate un avancement de la période de reproduction consécutive à la maturité précoce de *Mytilus galloprovincialis* dans le secteur soumis aux rejets thermiques. Il résulte de cette accélération des processus sexuels une fréquence élevée de stades juvéniles dans les populations.

L'impact de la pollution thermique vis-à-vis de l'ichtyofaune se matérialise par l'accroissement de l'intensité du métabolisme entraînant des besoins trophiques plus grands et l'altération du processus de reproduction (KERAMBRUN, 1983). Les espèces thermophiles se trouvent aussi favorisées. Toutefois, il faut souligner que par leur grande mobilité, les poissons sont capables de rechercher des zones correspondant à leur préférendum thermique.

- Incidences indirectes: en modifiant les caractéristiques physico-chimiques de l'eau comme la solubilité de l'oxygène qui

l'utilisation de l'eau de mer ou continentale comme fluide caloporteur et "trouve sa définition dans l'échauffement de cette eau lors de son passage dans les circuits de réfrigération d'installations industrielles. Parmi ces dernières les centrales électriques classiques et électronucléaires utilisent d'énormes volumes d'eau.

L'évolution de la demande en énergie pose des problèmes actuels de rejet de quantités considérables d'eau chaude. Si l'on prend le cas de la France, les rejets annuels de chaleur liés à la production d'électricité correspondaient à 12.400 Mégawatt(MW) en 1970. Ils étaient estimés à 61.000 MW pour 1985 et à 167.000 MW pour l'an 2000 (ANONYME, 1975 *in* KERAMBRUN, 1983)

Les volumes d'eau utilisés augmentent avec la puissance développée. La quantité de chaleur évacuée par une centrale nucléaire est plus importante que celle rejetée par une centrale classique; le rapport correspond à un facteur de 1,7 (KERAMBRUN, 1983). D'où les conséquences écotoxicologiques des chocs thermiques que sont amenés ainsi à subir de nombreux organismes animaux et végétaux (CRAVENS, 1981 ; GRAS, 1983).

* Conséquences :

Souvent la pollution thermique proprement dite se trouve associée à une pollution chimique. Les anticorrosifs et la chloration sont en effet utilisés pour remédier aux corrosions des circuits des condenseurs et à la pullulation d'organismes sessiles. Ce qui conduit à envisager des problèmes de synergie entre la température et la pollution chimique (en particulier les métaux lourds et les PCB) qui se posent dans des sites industrialisés. La toxicité de nombreux polluants augmente avec la température.

Les incidences de cet apport de calories exogènes concernent les organismes vivant dans les milieux récepteurs. Elles sont soit directes ou indirectes:

- Incidences directes: par l'augmentation de la mortalité, la diminution de la durée de vie et par les modifications physiologiques qui entraînent des perturbations du développement et de la croissance ainsi que des changements dans la diversité et la composition faunistique.

décroît lorsque la température augmente, ce qui change la sensibilité des organismes vis-à-vis des substances toxiques (LEYNAUD, 1968). En outre, AVARGUES et al. (1971) soulignent la diminution du pouvoir autoépurateur du milieu par l'abaissement du taux d'oxygène dissous et la modification du processus biologique installé.

Par ailleurs il convient de signaler l'influence des chocs thermiques sur la biologie des organismes aquatiques, selon qu'ils sont positifs ou négatifs.

Ainsi BILLARD et GILLET (1981) ont testé l'effet de la température sur la survie des ovules de la truite arc-en-ciel *Salmo gairdneri* et de la truite fario *Salmo trutta*. Ils ont conclu que chez ces deux espèces, l'augmentation de la température réduit la durée de vie fertile de l'ovule. Chez la truite fario, une température de 15°C est très vite létale pour les ovules, la perte de fécondabilité est plus rapide et plus importante à 15°C qu'à 10°C à nombre égal de degrés-jours. Chez la truite arc-en-ciel, elle ne fait apparemment qu'augmenter les phénomènes métaboliques et les ovules conservent la même fécondabilité pour le même nombre de degrés-jours (10°C ou 20°C).

Après conditionnement à des températures de 7, 15, 20 et 25°C, des carpes ont subi un choc thermique de +8°C étalé sur 24 heures ou une semaine; MURAT et PARENT (1974) ont noté que ce choc thermique provoque une accumulation du glycogène cardiaque pour les températures les plus élevées (25°C, +8°C) et généralement des différences dans l'évolution des réserves glucidiques selon la température de base de l'eau.

Il ressort nettement que les chocs thermiques sont susceptibles de déterminer des altérations biochimiques profondes (KERAMBRUN et GUERIN, 1984), ainsi que des modifications métaboliques (CRĂCIUN, 1980); leur importance est fonction de l'amplitude thermique et de sa durée.

*** But du travail et perspectives :**

Divers critères d'ordre physiologique ou biochimique ont été recherchés pour appréhender les effets de la pollution thermique sur la biologie des invertébrés aquatiques, utilisés comme bioindicateurs.

Une étude bibliographique sur la biologie de la dreissène et sur les cycles de reproduction de certains lamellibranches a été nécessaire pour être confrontée aux résultats de ce travail. Les données sur les bivalves marins l'emportent largement sur celles des bivalves d'eau douce, sans doute du fait de leur intérêt moindre en aquaculture, même si actuellement il existe une proposition d'utilisation des dreissènes pour l'alimentation avicole (STANSZYKOWSKA, communication orale).

En première partie de ce travail, j'ai établi la chronologie de référence *in situ* du cycle de reproduction de *D. polymorpha* en me basant sur l'examen histologique et histochimique du tissu gonadique. L'étude est réalisée sur le site de La Maxe abritant une centrale thermo-électrique EDF implantée sur la rivière Moselle. Le cycle sexuel témoin est ensuite comparé à celui des mollusques subissant une élévation thermique par le rejet d'eau échauffée, rejet qui varie avec le régime d'exploitation de la centrale.

Constatant des chocs thermiques *in situ*, j'ai étudié expérimentalement l'action de ces derniers sur le cycle génital et j'ai défini la température causant la mortalité de 50% de la population après 24 heures. (0L 50/24h).

La deuxième partie du mémoire concerne l'étude de l'influence des facteurs du milieu liés à la température sur les variations pondérales et la composition biochimique en relation avec le cycle de reproduction. Cette étude est entreprise sur le site de la centrale électronucléaire de Cattenom, sur la Moselle et sur le lac de sécurité de cette centrale: la retenue du Mirgenbach. Ce changement de site a été nécessité par le relais pris par le nucléaire comme source d'énergie. La mise en route progressive des quatre groupes de 1300MW a permis d'assister à une montée progressive en débit et température des rejets transitant dans la retenue. Actuellement deux groupes fonctionnent et l'équipement

complet est prévu pour 1992. Le suivi hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach assuré par le Laboratoire d'Ecologie permettra de poursuivre l'application de l'indice gonadique de *D. polymorpha* défini dans ce mémoire comme moyen d'évaluation globale de l'impact des rejets d'eau échauffée. L'étude du modèle thermique prévisionnel montre l'intérêt de cette approche car les températures maximales d'été seront peu éloignées de la $\theta_{L50/24}$ heures. Le facteur température pourrait alors devenir le facteur principal d'écotoxicité vis-à-vis de la population implantée naturellement lors de la mise en eau à partir des populations de la Moselle.

MATERIEL ET METHODES

MATERIEL ET METHODES

I. LA DREISSENE : Matériel biologique.

C'est un mollusque dulcicole connu pour être le vecteur d'une maladie piscicole parasitaire : la bucéphalose. A côté de cet aspect sanitaire, la lutte contre les dreissènes peut revêtir un intérêt économique lorsque l'on cherche à prévenir l'invasion des canalisations d'eau douce par ces moules. Enfin ce lamellibranche, de par sa faible taille est d'une utilisation commode dans les tests de toxicité ; par contre c'est un matériel qui se prête difficilement à certaines études physiologiques (excrétion ; filtration...). Ce chapitre présente les principales caractéristiques morphologiques, anatomiques et écologiques de l'animal, nécessaires à la compréhension du sujet.

I.1. Présentation systématique :

La systématique de cette espèce est rappelée dans le tableau ci-dessous :

EMBRANCHEMENT :	MOLLUSQUES
CLASSE :	BIVALVES (BIVALVIA : LINNE 1758)
ORDRE :	EULAMELLIBRANCHES, WOODWARD 1892
SOUS ORDRE :	HETERODONTA, NEUMAYR, 1883
SUPER FAMILLE :	DREISSENOIDEA, GRAY, 1840
FAMILLE :	DREISSENIDAE, GRAY, 1840
GENRE :	DREISSENA, VANBENEDEN, 1835
ESPECE :	<i>D. polymorpha</i> (PALLAS, 1771).

I.2. Origine et Répartition Géographique :

I.2.1. Origine :

Ce mollusque, originaire de la mer Caspienne et de la mer Noire (HOESTLANDT, 1968), a été découvert en 1754 en Russie par PALLAS. Il s'est propagé vers l'ouest depuis la fin du siècle

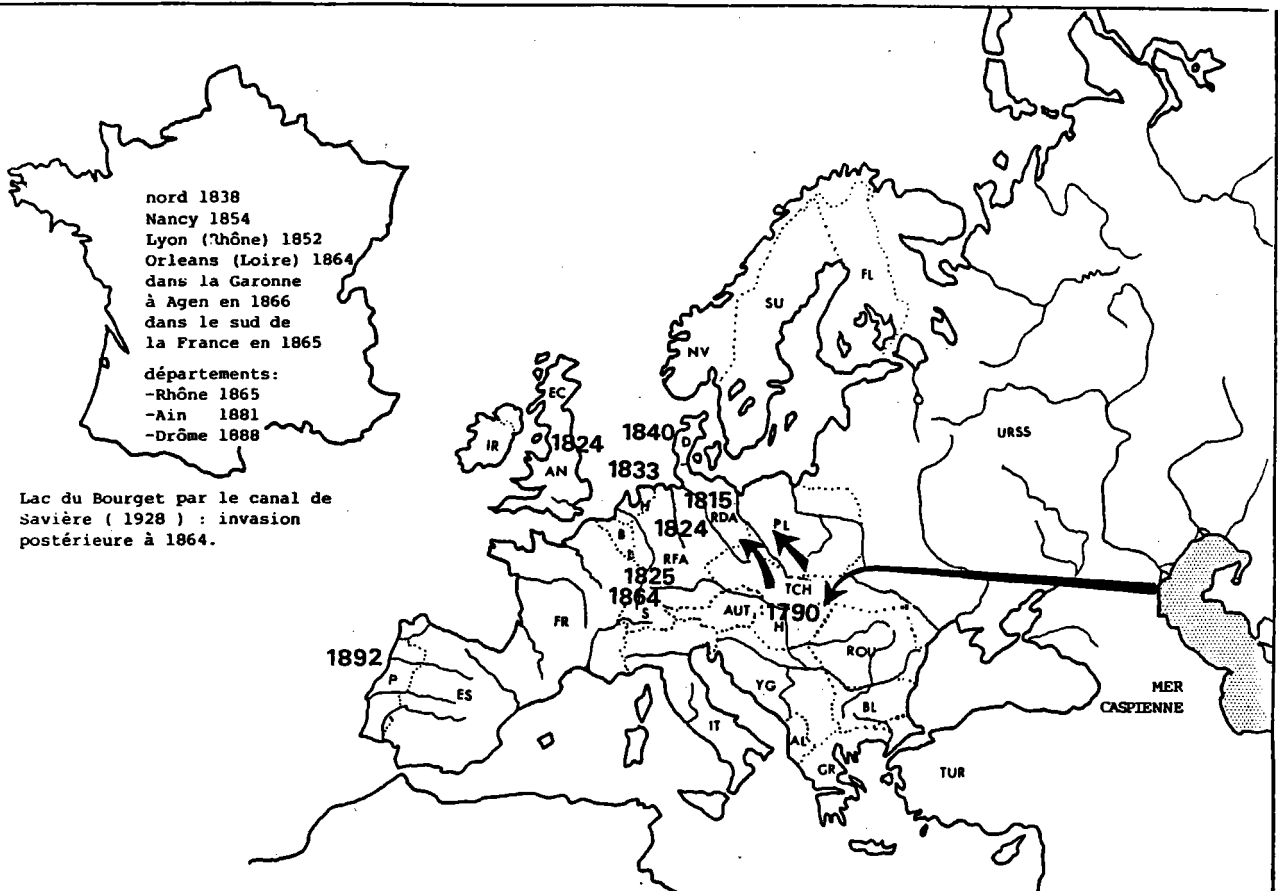


Figure 1 : Etapes de l'expansion de *Dreissena polymorpha* en Europe et en particulier en France (d'après TUFFERY, 1981)

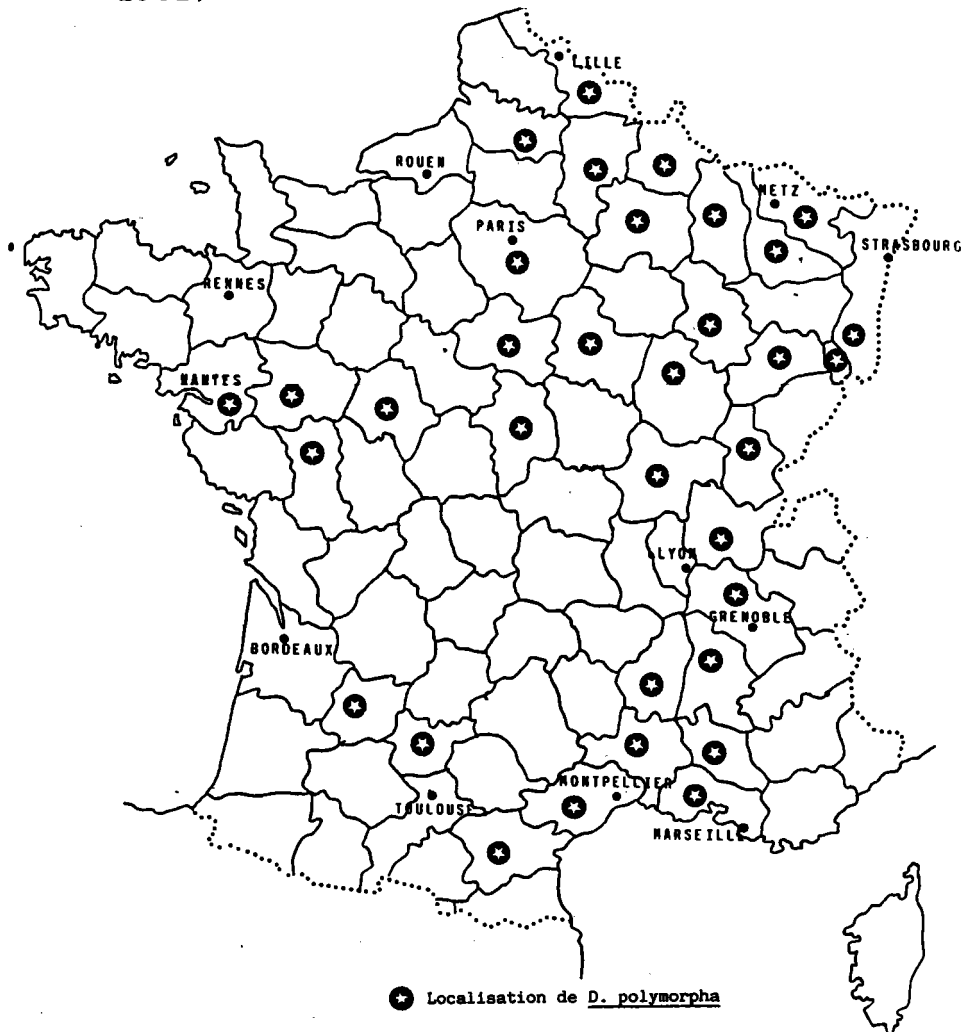


Figure 2 : Répartition de *D. polymorpha* en France (d'après TUFFERY, 1978)

dernier et a connu une expansion rapide, ce qui lui a permis de coloniser toute l'Europe centrale et occidentale.

Cette propagation très rapide de *Dreissena polymorpha* est due en grande partie à l'Homme du fait de la construction d'importants réseaux de canaux et de plus à l'intensification de la navigation fluviale (DEGRANGE et SEASSU, 1971 ; MORTON, 1969a ; MOUTHON, 1980). Cependant, il faut signaler les grandes capacités d'adaptation de cette espèce qui constituent un élément fondamental de sa propagation.

I.2.2. Répartition :

La répartition géographique de cette espèce pionnière est très étendue de la Norvège au sud de l'Europe comme le montre la figure 1.

La répartition de *D. polymorpha* en France est visualisée par la figure 2. Elle se base sur les résultats obtenus à partir de l'enquête de TUFFERY (1978) sur la répartition de la bucéphalose ainsi que sur les résultats partiels de l'enquête lancée par le Laboratoire d'Ecologie en 1981.

I.3. Données sur la biologie de *D. polymorpha* :

I.3.1. Morphologie :

D. polymorpha est un bivalve lamelibranche (fig. 3 et 5). La coquille adulte de taille moyenne (inférieure à 30mm) est triangulaire, mytiliforme ou très globuleuse à sommets subterminaux. Les valves carénées, zébrées, de dessin noirâtre ont une face interne bleuâtre non nacrée. La charnière ne comporte pas de dents cardinales ni de dents latérales (fig. 4).

C'est le seul mollusque bivalve des eaux douces françaises qui ait conservé une grande ressemblance avec la moule marine *Mytilus edulis*, ressemblance tant morphologique (MORTON, 1969b) que biologique (Reproduction selon DEGRANGE et SEASSU, 1971), ce qui implique soit un ancêtre commun, soit des phénomènes de convergence.

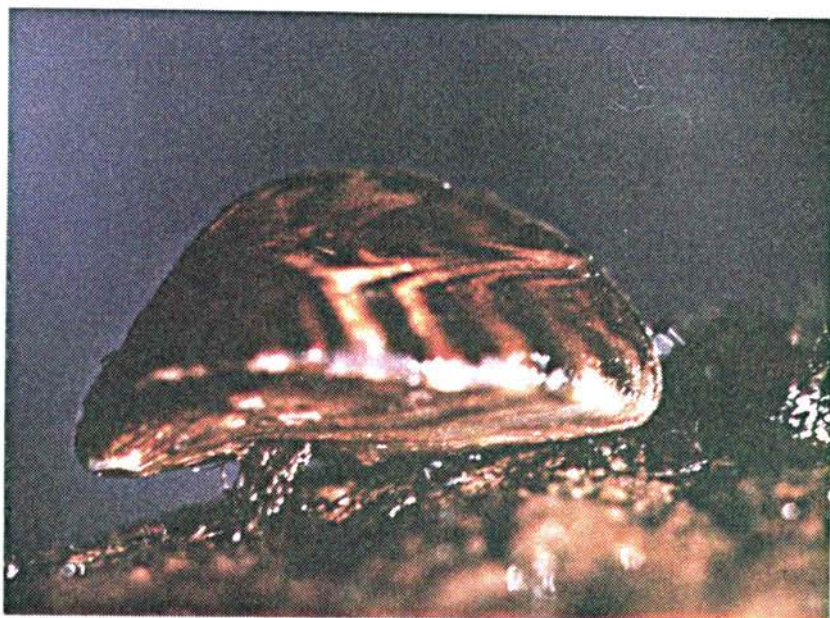


Figure 3 : La dreissène: aspect extérieur. Vue par la valve gauche

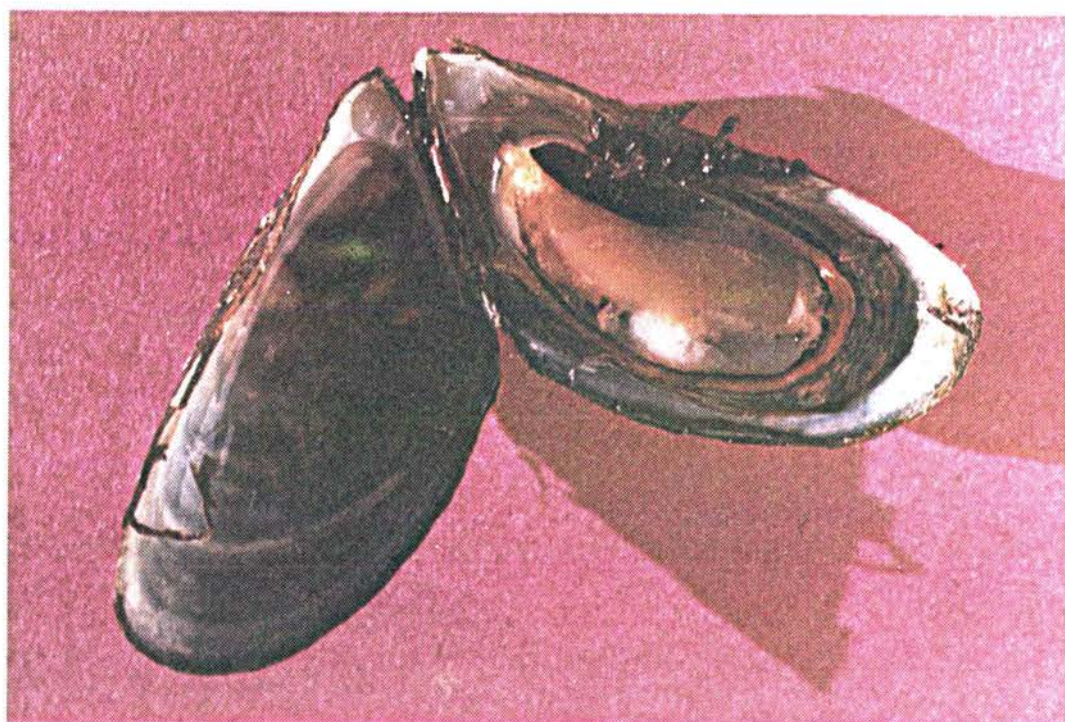


Figure 4 : Dreissène après ouverture de la coquille. Remarquer le septum différenciant les Dreissenidae et les Mytilidae.

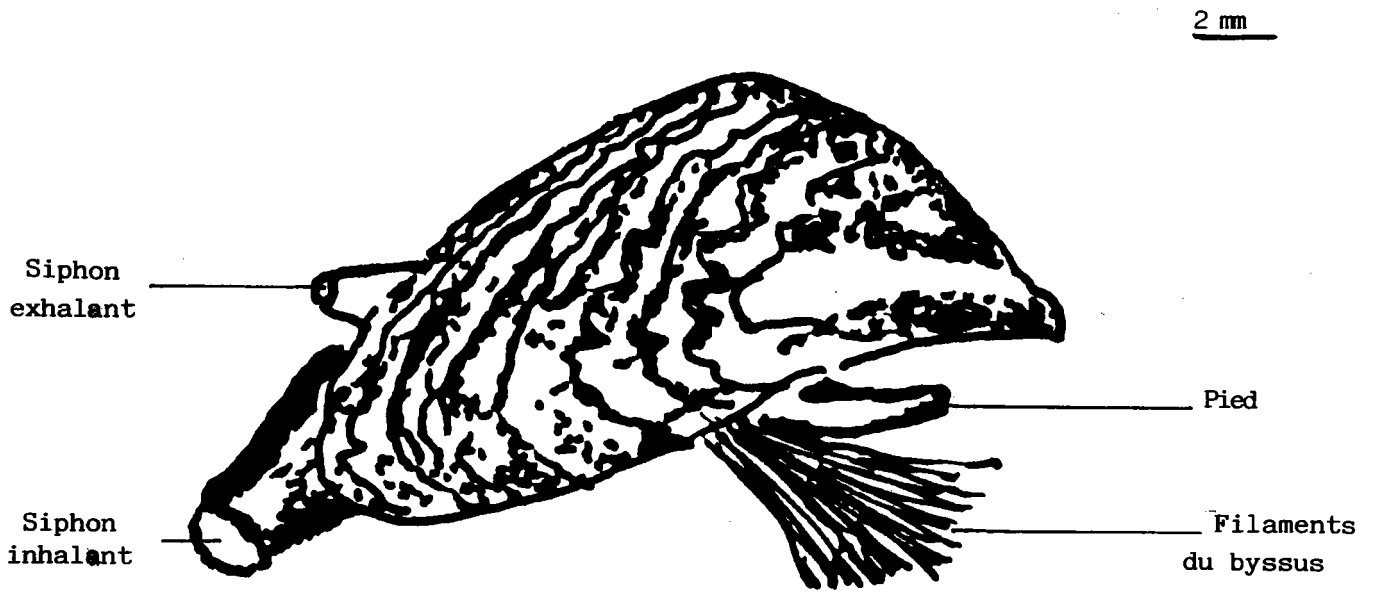


Figure 5 : Morphologie externe de la dreissène

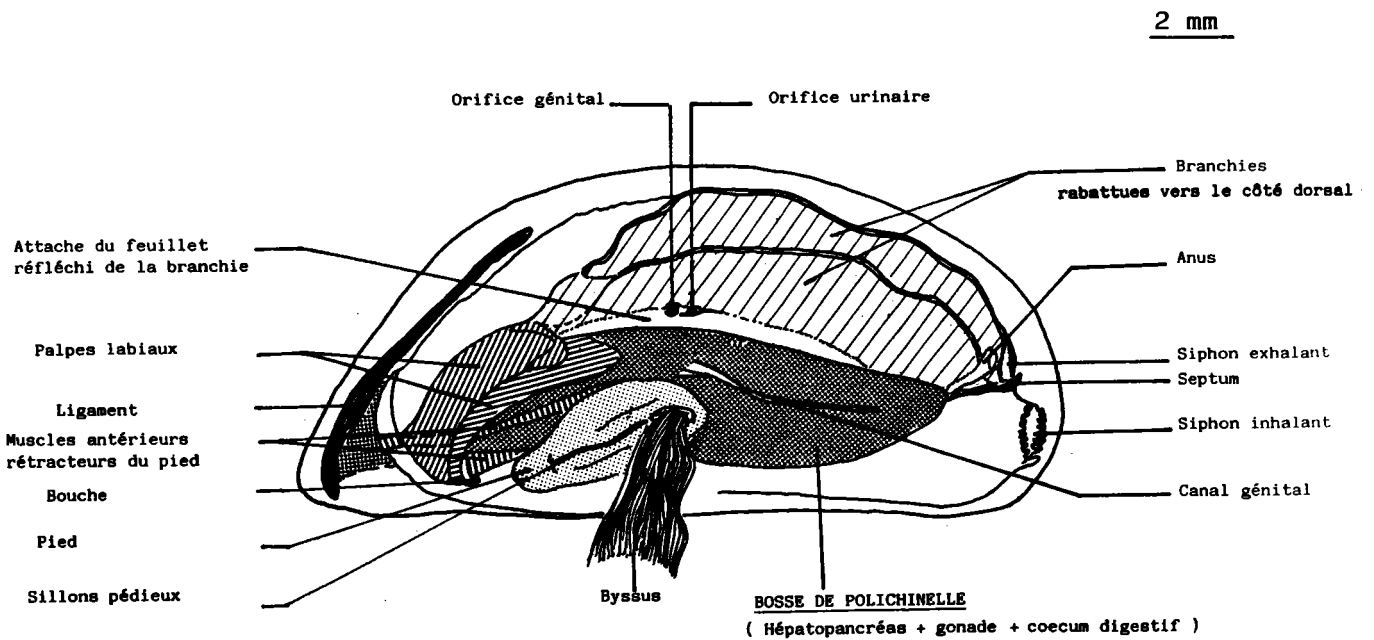


Figure 6 : Anatomie interne de *Dreissena polymorpha*, valve gauche enlevée

I.3.2. Anatomie : (fig. 4 et 6)

Elle est conforme à l'organisation générale des lamelli-branches. Cependant *D. polymorpha* présente des différences anatomiques, telles que les bords du manteau qui sont soudés à l'exception d'une ouverture pédieuse qui sert également de passage au byssus assurant la fixation au substrat, et deux courts siphons nettement séparés : le siphon branchial "inhalant" et le siphon anal "exhalant" plus court (fig. 5 et 6).

I.3.3. Ecologie :

I.3.3.1. Régime alimentaire, digestion, excrétion, respiration:

Par leur mode de nutrition, les filtreurs et plus particulièrement les bivalves, jouent un rôle non négligeable dans les processus d'accélération de la sédimentation (VERWEY, 1952). L'importance des populations de *Dreissena* dans les milieux qu'elles occupent et leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques, ont amené plusieurs auteurs à étudier le comportement filtreur de ce mollusque. Il possède un système de pompage de l'eau associant les fonctions de nutrition et de respiration.

- Composition de la nourriture :

Les travaux sur la filtration ont montré que cet organisme a un régime dominant mixte à tendance détritivore et végétarienne tout au long de l'année (DEGRANGE et SEASSU, 1971 ; HOESTLANDT, 1968). L'eau introduite dans la cavité palléale, après passage dans le siphon inhalant, contient des protistes, des oeufs et des larves d'invertébrés, des algues filamenteuses, des détritiques et des matières en suspension, qui sont filtrés au niveau des branchies puis des palpes labiaux entourant la bouche avant d'être ingérés et assimilés. TENWINKEL et DAVIDS (1982) ont souligné une préférence marquée de *D. polymorpha* vis à vis des cryptomonales, puisqu'ils ne les trouvent pas dans les pseudofécès. Il en est de même pour les diatomées dont le contenu est assimilé après broyage

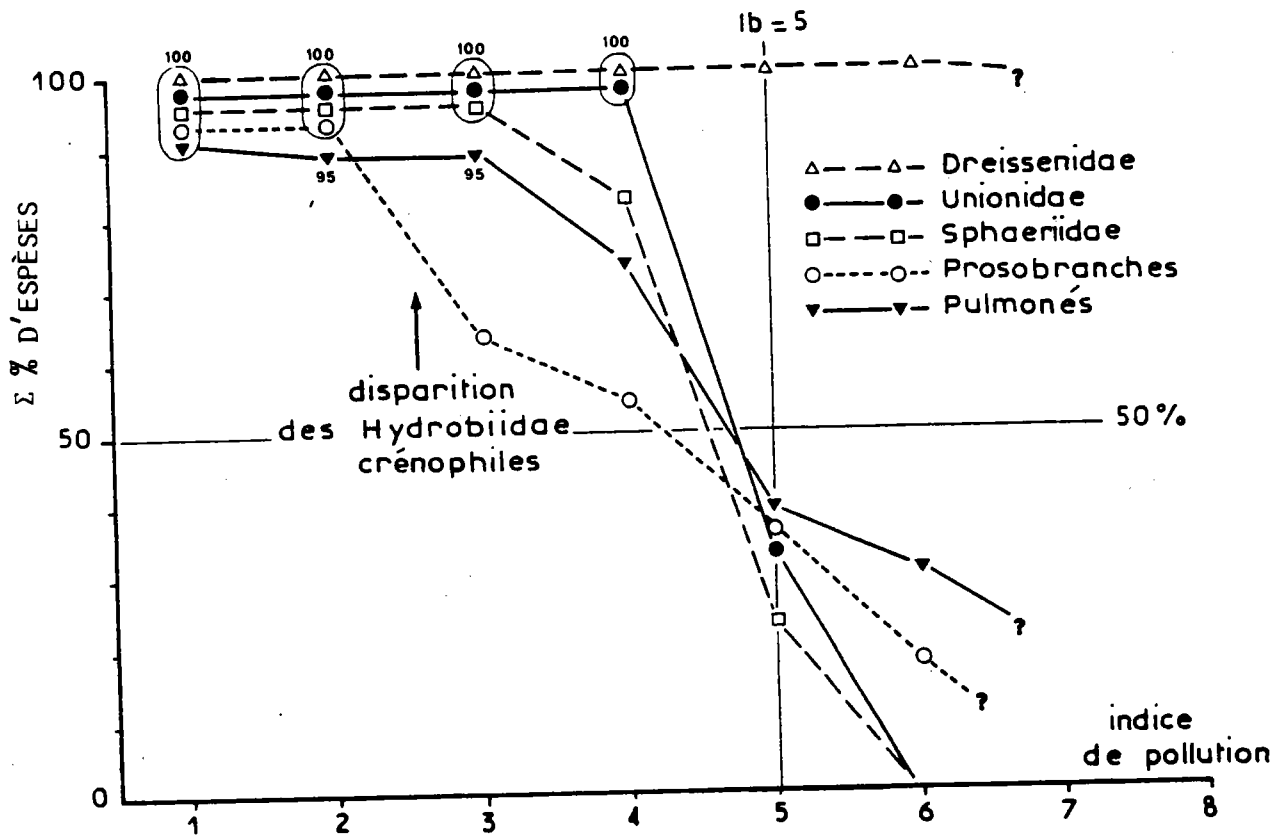


Figure 7 : Polluosensibilité comparée de différents mollusques (d'après MOUTHON, 1980)

des tests. Par contre les algues présentant une couche gélatineuse (*Chroococcus turgidus* et *Oosystis lacustris*) sont présentes dans la plupart des pseudofécès.

I.3.3.2. Classification écologique et polluosensibilité de *D. polymorpha*:

KOLHWITZ (1950), "in DUGELAY et ILIEFF, 1985", définit *D. polymorpha* comme étant un organisme oligosaprobique. Il est mésosaprobique pour MAKRUSHIN (1974). Cependant l'étude des lacs "envahis" par la dreissène suggère que l'aire écologique de cet organisme soit essentiellement représentée par des lacs de type eutrophe, comme semble le confirmer MOUTHON (1980) dans son diagramme relatif à la polluosensibilité à l'intérieur du groupe des bivalves puisque *D. polymorpha* apparaît comme une espèce résistante à la pollution (fig. 7); HOESTLANDT (1968), la considère sensible à la pollution organique.

Ce mollusque peut s'observer aussi bien dans les eaux relativement calmes: lacs et réservoirs, que dans les fleuves, les rivières (potamon) et différentes canalisations.

I.3.4. Reproduction et cycle de développement :

Chez ces pélécytopodes, les sexes sont séparés avec toutefois quelques cas d'hermaphrodisme (ANTHEUNISSE, 1963). La maturité sexuelle est atteinte à la fin du premier hiver chez les animaux de la taille 9 à 10 mm (HOESTLANDT, 1968 ; MORTON, 1969a ; WALZ, 1978). Cependant STANSZYKOWSKA (1964) considère que les dreissènes ne sont sexuellement matures qu'à partir de leur deuxième année. En Lorraine *D. polymorpha* se reproduit pendant la seconde année.

I.3.4.1. Fécondation :

Chez ces animaux, la période de reproduction débute à la fin du printemps et s'étale durant toute la saison chaude jusqu'au début de l'hiver (ADAM, 1960 ; MORTON, 1969a ; WALZ, 1978). A maturité, les "ovules" de 100 à 120 μ m de diamètre (HOESTLANDT, 1968) et les spermatozoïdes sont émis dans le milieu où ont lieu la fécondation et le développement embryonnaire. Nous discuterons

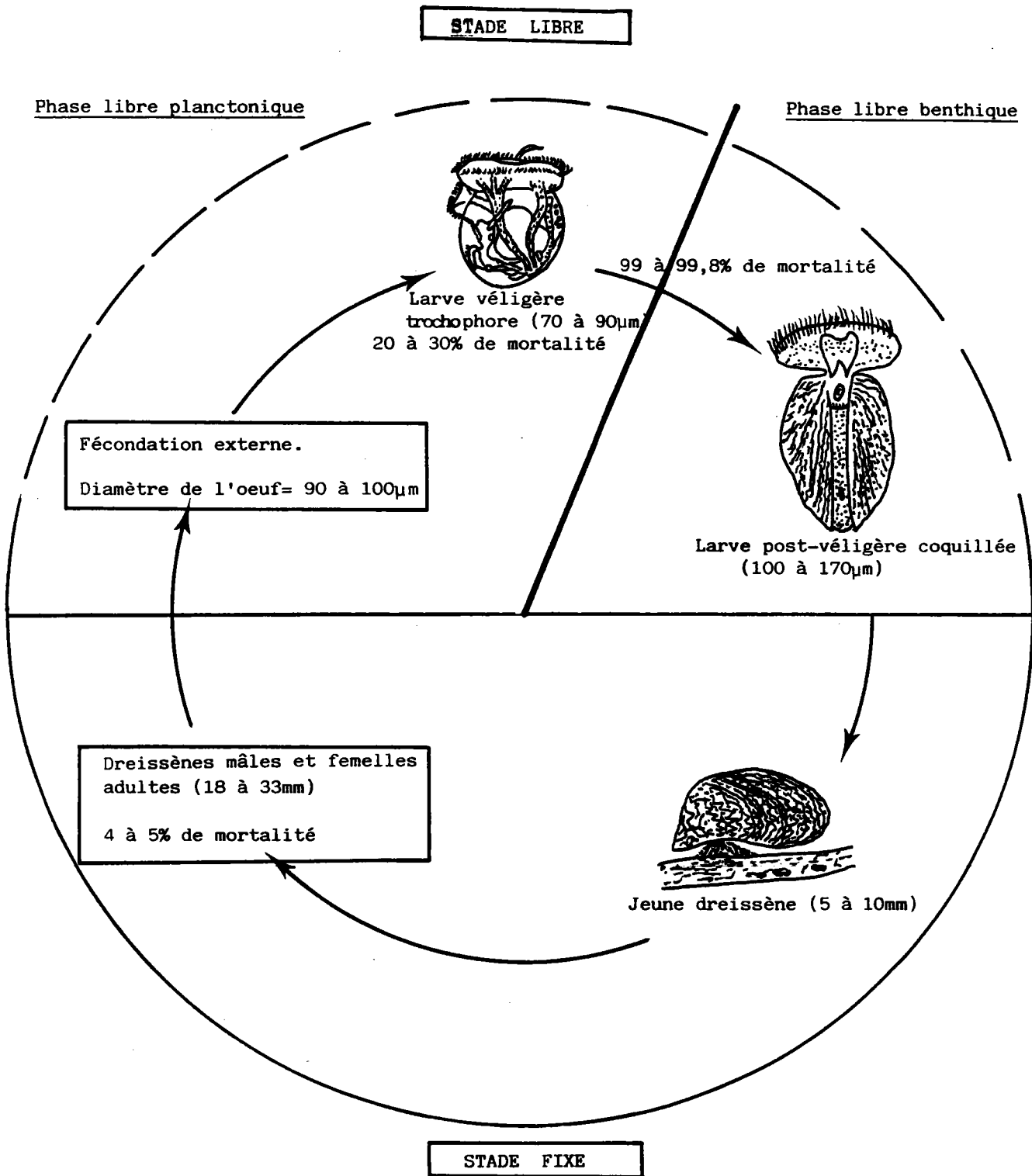


Figure 8 : Cycle de développement de *D. polymorpha* (modifié selon DUGELY et ILIEFF, 1985)

la désignation d'"ovule" car en terme de méiose c'est le résultat de deux divisions successives (hétérotypique et homéotypique) des cellules mères dont le nombre chromosomique passe de $2n$ à n .

I.3.4.2. Cycle de développement :

Il comporte différentes étapes illustrées par la figure 8. Il y a une génération par an.

A. Stade libre :

- Phase planctonique :

De chaque oeuf s'échappe une larve trochophore véligère menant une vie planctonique. La présence de ce type de larve, différencie *D. polymorpha* des autres lamellibranches d'eau douce. Cette phase est caractérisée par la présence d'un velum (organe de locomotion avec une couronne ciliée) et des deux premières valves cornées. La durée de ce stade larvaire varie entre 8 et 12 jours après le début de la ponte (STANCZYKOWSKA, 1964).

Ces larves flottent au dessus des individus fixés, puis, entraînées par les mouvements d'eau, se répandent en général au niveau de l'épilimnion (STANCZYKOWSKA, 1964 ; KORNOBIS, 1977) où les conditions physico-chimiques sont favorables à leur développement. Pour les cours d'eau, les larves sont rencontrées en général entre 0 et 3 mètres de profondeur (SZLAUER, 1974).

- Phase benthique ou stade post-véligère :

Après cette période, la larve passe par le stade pédivéligère caractérisé par la formation du pied et la présence du velum qui permettent à l'individu de nager et de ramper. A la fin de sa vie planctonique, *D. polymorpha* atteint une taille de 100 à 170 μm , puis tombe lentement sur le fond. Au cours de cette période, elle subit plusieurs changements morpho-anatomiques (regression de l'appareil ciliaire locomoteur consécutive à la transformation du velum en siphon, apparition du pied, formation de la glande du byssus et de la coquille bivalve, développement du tractus

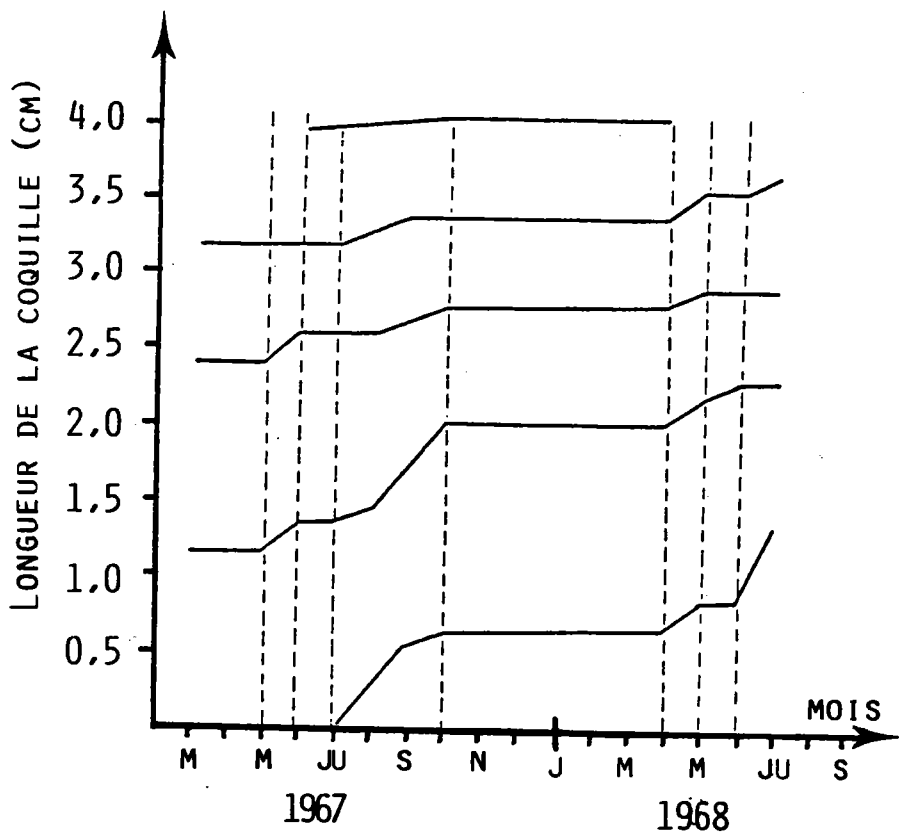


Figure 9 : Croissance d'une population de *D. polymorpha* (selon MORTON, 1969a)

digestif, formation du sang et des organes excréteurs ...). Le stade libre où l'animal rampe sur le fond peut durer toute la première année d'existence (YONGE et CAMPBELL, 1968). La forme de la coquille est acquise vers la fin de la première année.

B. Stade fixé :

Il se caractérise par la sécrétion des premiers filaments du byssus, grâce auxquels la larve s'ancre sur un substrat et va poursuivre son développement (250 à 750 μm). Les supports choisis sont très variables: blocs, galets, objets immergés, autres lamellibranches (Unionidae), végétaux (nénuphar, potamogeton) ou crustacés (DEGRANGE et SEASSU, 1971).

I.3.4.3. Croissance et longévité :

A. Croissance :

Comme l'ont montré plusieurs auteurs, jusqu'à un an, la croissance est rapide chez les jeunes dreissènes, elle décroît très normalement chez les sujets âgés (MORTON, 1969a); phénomène général chez les mollusques.

La figure 9 montre qu'au stade adulte, la croissance est interrompue pendant la période de reproduction (durée courte, sauf pour les milieux temporaires), se poursuit après la ponte, décroît en automne et peut devenir pratiquement nulle pendant la saison hivernale par l'insuffisance de la nourriture (durée plus longue) (WALZ, 1978). D'après cet auteur, l'arrêt de croissance pourrait être attribué soit à la diminution du phytoplancton soit à des causes physiologiques qui conduisent à sa non utilisation. En effet, l'étude de l'évolution saisonnière, montre que le début de la croissance printanière est lié au début du développement du phytoplancton. Enfin l'intensité de la croissance dépend étroitement de l'environnement, principalement de la température et des conditions trophiques (STANCZYKOWSKA, 1977).

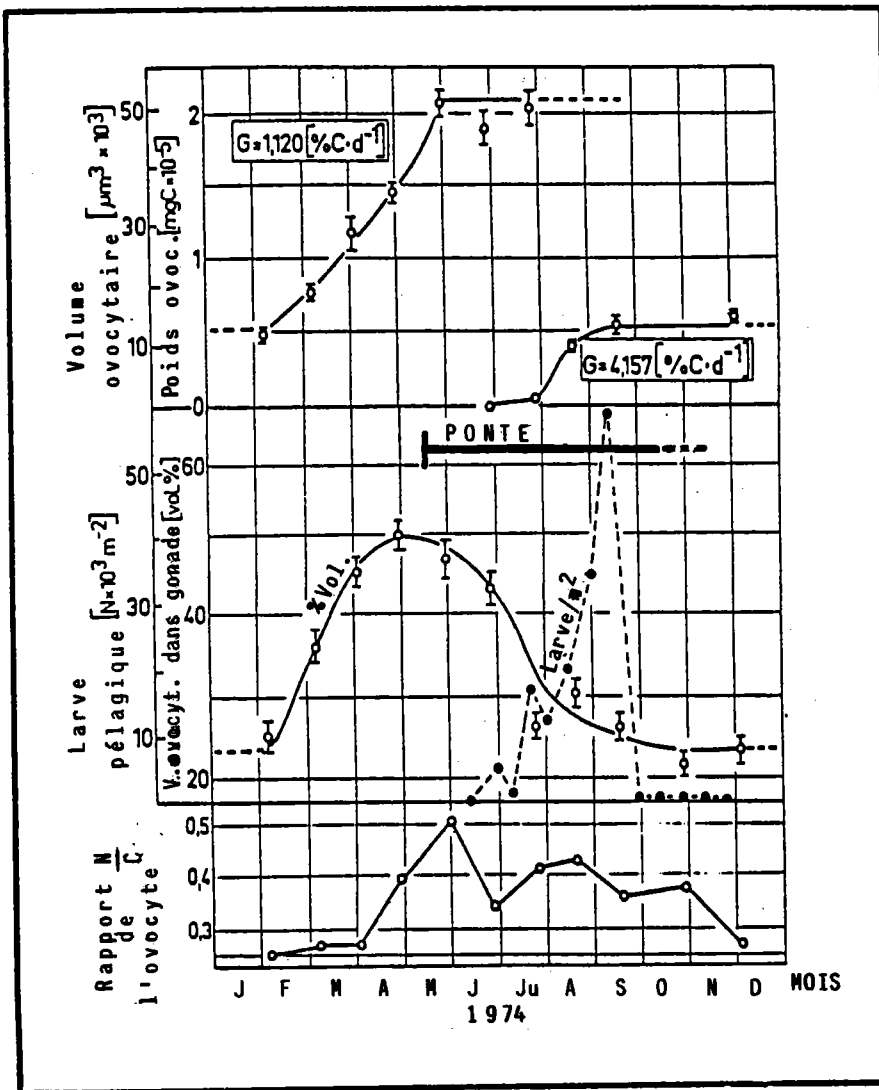


Figure 10 : Croissance ovocyttaire, pourcentage du volume ovocyttaire occupé dans la gonade et rapport nucléocytoplasmique des ovocytes de *D. polymorpha* se développant en surface de l'eau du lac de Constance (selon WALZ, 1978)

- Croissance ovocytaire :

Dans le lac de Constance, WALZ (1978) a étudié le développement de la gonade et a montré que la croissance des ovocytes dans les eaux de surface (-1m), commence fin août, puis s'arrête en hiver. Elle reprend en mars pour atteindre une taille définitive de "maturité" (100 à 110 um) en mai. Elle est de type exponentielle (fig. 10):

$$W = \exp(G'); G = G' \cdot 100$$

W étant la vitesse de la croissance ovocytaire.

A maturité, les ovocytes occupent en volume, 50% de la gonade; au moment de la ponte, sans que le volume des ovocytes change, ils occupent moins d'espace (fig. 10).

Après le pic de la croissance ovocytaire, il y a émission de ceux-ci en mi-mai et apparition rapide des larves pélagiques dont le pic se trouve en septembre.

La croissance des ovocytes dans les eaux de profondeur (-60m) subit les mêmes variations que celle que celle obtenue en surface, mais elle est plus lente. Le taux de croissance diminue de moitié par rapport à celui de la surface (WALZ, 1978).

- Développement des gamètes mâles:

Les critères utilisés par WALZ (1978) pour étudier l'évolution de la lignée germinale mâle sont les suivants avec leur symbole: spermatocytes, spermatides, spermatozoïdes et mobilité:

- absent/inactif.
- (+) présent (fortement actif, augmentation graduelle).
- +++ très nombreux / très actifs.

MOIS	F	M	A	M	J	Ju	A	S	O	N	D
Spermatocytes	+		+		+						
Spermatides	+		+	-	+	-	-	-	-		-
	+		+		+						
Spermatozoïdes	(+)		+	+	+	+	+	+	+	+	+
				+	+	+	+	+	+	+	+
Mobilité des spermatozoïdes	-		+	+	+	+	+	+	+	+	+
					+						+

Tableau I: Spermatogénèse chez *Dreissena* dans les eaux de surface (selon WALZ, 1978)

Le tableau I montre que les spermatozoïdes sont actifs durant la période estivale et donc de ponte chez les femelles; et comme pour l'ovogénèse, WALZ (1978) a remarqué que le développement de la spermatogénèse est plus lent en profondeur (-60m).

- Stades larvaires :

KIRPICENKO *et al* (1962) ont montré que la vitesse de croissance des larves dépend de la température, elle s'annule quand la température est inférieure à 11°C.

- Adultes :

Les marquages individuels mais surtout les mensurations de la coquille et l'examen des stries d'accroissement sont souvent utilisés par les auteurs pour déterminer la croissance et donc l'âge des mollusques. Ces techniques sont difficiles et le risque d'erreur est grand.

Actuellement la microanalyse électronique des tests est une technique relativement fiable pour étudier la croissance.

La majorité des auteurs s'accorde sur la taille des dreissènes âgées d'un an (5 à 10 mm), les résultats divergent ensuite.

En effet, les tailles maximales réellement atteintes ou calculées(*) sont de 29 à 51 mm (WIKTOR, 1963; MORTON, 1969a; WIKTOR, 1969; STANCZYKOWSKA, 1977).

Il semble que les différences observées sur la taille et le poids soient liées directement ou indirectement au climat, au site géographique, et aux conditions trophiques.

B. Longévité :

D. polymorpha a une longue durée de vie comme beaucoup de bivalves. Elle va de 5 à 10 ans (STANCZYKOWSKA, 1963; HOESTLANDT, 1968; MORTON, 1969a). Toutefois il faut préciser que le nombre d'individus âgés est faible en raison d'une forte mortalité au delà de trois ans. Ainsi WIKTOR (1963) a signalé que dans le lac Szczecin, 42 % de la population meurent chaque année.

Enfin, la mortalité varie selon les générations et augmente normalement avec l'âge (12; 59; 65 et 91 % respectivement à l'âge de 1; 2; 3 et 4 ans).

I.3.5. Rôles et nuisances de *D. polymorpha* :

Au sein d'un écosystème, chaque espèce, notamment par son mode de vie, joue un rôle écologique dans le maintien de l'équilibre naturel entre les différents éléments de l'ensemble. Cependant, à la suite des interventions de l'Homme, il peut y avoir une rupture entraînant ainsi la prolifération "dynamique" et celà au détriment d'autres espèces.

I.3.5.1. Rôle de la dreissène dans les biocénoses benthiques :

Comme les bivalves en général, *D. polymorpha* joue un rôle écologique résultant de sa principale activité biologique: la filtration

A. La filtration :

La vitesse de filtration indique "l'effet broûtage" exercé par les lamellibranches sur le phytoplancton (WALZ, 1979). Ainsi

(*) Taille maximale calculée d'après l'équation de VONBERTALANFFY : $lt = L^*(1 - e^{-k*(t-t_0)})$

cet organisme filtreur joue un rôle très important dans la production des milieux dulcicoles et participe par conséquent à la balance énergétique de l'écosystème. Ce pouvoir filtreur dépend :

- du nombre et de la taille des individus, et donc du volume des masses d'eau filtrée; ainsi ces derniers peuvent filtrer 850 ml d'eau/individu/24 heures (STANCZYKOWSKA, 1968). Dans le lac de Constance (écosystème fermé), WALZ (1979) estime que la population de dreissènes est capable de filtrer deux fois par an le volume d'eau de la zone "littorale". Toutefois KORNOBIS (1977) pense que, par rapport aux bivalves dulcicoles, l'activité filtrante de ce mollusque est de faible importance.

- de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible.

- des facteurs de l'environnement agissant sur les fonctions métaboliques tels que la température, l'oxygène dissous, les métaux lourds et les pesticides (WALZ, 1979).

B. Conséquences écologiques :

Chez la dreissène, les biomasses rencontrées sont très variables; elles dépendent des différences de densité, de taille, de poids individuel et des classes d'âge. Au cours de la deuxième année d'existence, la croissance est relativement forte, puisque la production de cette classe d'âge représente 98% de la production de la population (WALZ, 1979). WIKTOR (1969) estime que la biomasse en zoobenthos, *D. polymorpha* exclue, peut être deux fois plus importante dans les aires occupées par ce mollusque.

Du fait de cette activité biologique, l'espèce participe aux phénomènes de sédimentation :

- par l'enrichissement des sédiments en matière organique sous forme de pseudofécès et de fécès; ce type d'excrétion enrichi de mucus et de bactéries, constituant un aliment de choix pour les invertébrés détritivores (oligochètes, larves de diptères,...).

- par l'accumulation des coquilles et des produits de décomposition des individus morts.

- par rétention mécanique des matières en suspension dans les structures poreuses des "colonies".

C. Conséquences écotoxicologiques :

Les bivalves sont particulièrement exposés car leurs activités nutritionnelle et respiratoire font que leur cavité palléale est constamment au contact de l'eau et des composantes du milieu aquatique.

De nombreux auteurs s'accordent pour confirmer la grande résistance des lamellibranches, notamment de *D. polymorpha* aux toxiques et leur capacité de bioconcentration des métaux lourds, (MOUTHON, 1980; GEORGE et PIRIE, 1986; BENYAHIA *et al.*, 1987(sous presse); LEGLIZE et CROCHARD, 1987; MAAROUF *et al.*, 1987(sous presse)). Ils ont préconisé l'utilisation de cette espèce comme bioindicatrice de pollution. On s'intéresse tout particulièrement aux mesures qualitatives et quantitatives de leur activité filtrante, respiratoire et les stratégies de leur cycle de reproduction. Toute modification de ces mécanismes suppose une altération de leur physiologie, consécutive à une agression des facteurs de l'environnement (ABEL, 1976; FIALA-MEDIONI, 1978; COSSA *et al.*, 1979; NELSON et DONKIN, 1985; TOURARI *et al.* 1987(sous presse)).

IMLAY (1982) montre que les stress environnementaux (température, disponibilité de nourriture, profondeur, crues...) et la présence des métaux lourds peuvent être mis en évidence par l'observation des stries d'accroissement des coquilles des bivalves. Toutefois la séparation des causes n'a pas été signalée.

L'étude de la bioaccumulation des métaux lourds chez les bivalves présente l'intérêt pratique de pouvoir déterminer l'impact de la pollution métallique sur ces organismes (PIHAN *et al.*, 1981). Chez *D. polymorpha*, le facteur d'accumulation du cadmium augmente avec le temps d'exposition (BIAS et KARBE, 1985). Une étude *in situ* a montré que cette espèce accumule fortement le plomb et le zinc (LEGLIZE et NOURISSON, 1983). En ce qui concerne ces deux métaux, les résultats expérimentaux de BENYAHIA *et al.* (1987, sous presse) et MAAROUF *et al.* (1987, sous presse) corroborent ceux obtenus *in situ*.

Les intoxications à moyen et long terme par les métaux lourds s'accompagnent souvent d'altérations tissulaires. ELDON *et al.* (1980) observent chez *Macoma balthica* de profondes atteintes histologiques dues au mercure et au cuivre (perte d'épithélium,

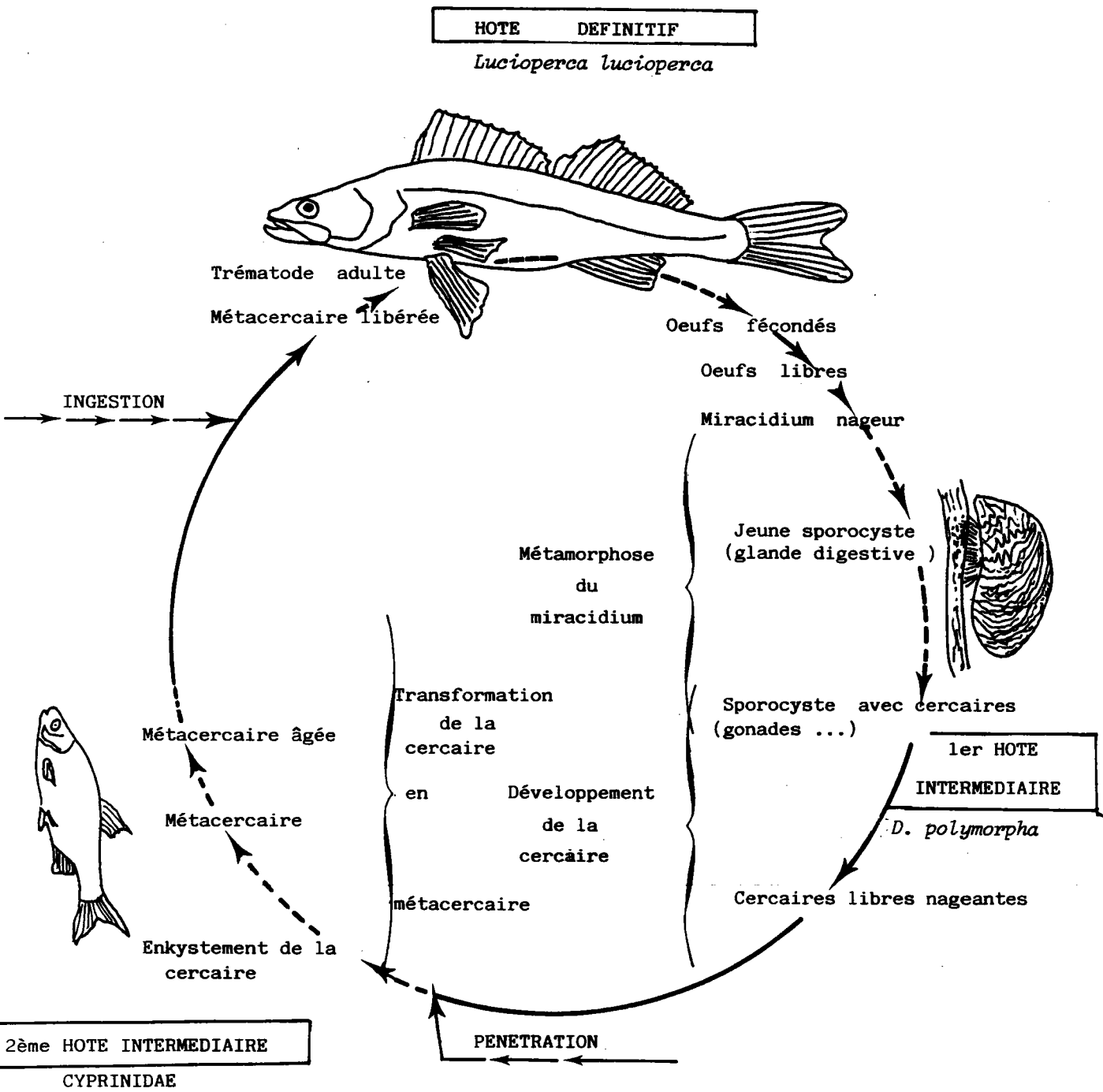


Figure 11 : Cycle de développement de *Bucephalus polymorphus* (modifié selon SCHEIDT, 1984 et WALET, 1984)

atrophie du tissu musculaire). Chez *D. polymorpha*, CROCHARD (1985) a constaté un décollement de l'épithélium branchial à la suite d'une exposition *in situ* à des rejets sidérurgiques; BENYAHIA *et al.* (1987, sous presse) ont observé le même phénomène suite à une intoxication par le plomb. Le premier auteur a relevé également une déformation des ovocytes et leur vacuolisation conduisant à une stérilité.

Comme les lamellibranches, *D. polymorpha* fait partie intégrante de la chaîne trophique. Elle apparaît donc comme un composant du système autoépurateur biologique dont l'action est rendue efficace par ses facultés de résistance à la pollution, et son comportement de se soustraire temporairement du milieu par fermeture des valves lorsque celui-ci devint inhospitalier. Cette fermeture diminue la durée journalière des principales activités physiologiques; toutefois ces organismes sont obligés de rétablir les mouvements valvaires de temps à autre pour les besoins respiratoires.

I.3.5.2. Nuisances de *D. polymorpha* :

A. Vecteur de maladies en écopathologie piscicole :

Chez les poissons, parmi les distomatoses larvaires, la plus connue est celle du trématode *Bucephalus polymorphus* (Bucephalidae). Il affecte sous forme des sporocystes, la glande digestive et la gonade de la dreissène chez qui il provoque une atrophie de ces organes, l'affaiblissement et la stérilisation de l'hôte (pl I.1, page 85). Il convient donc de rejeter de l'étude tout animal parasité. L'hôte suivant est un Cyprinidae où les métacercaires envahissent les nageoires, les téguments et les muscles. *B. polymorphus* atteint le stade adulte dans le tube digestif du sandre, *Lucioperca lucioperca* (fig. 11).

L'abondance des métacercaires chez les Cyprinidae et des vers adultes chez les Percidae peuvent provoquer la mort (TUFFERY, 1978; SCHEIDT, 1984; WALLET, 1984).

B. La pullulation et ses conséquences économiques :

La pullulation est le phénomène qui se réalise lorsqu'une espèce se répand dans un nouveau milieu présentant une niche écologique "vide" pour elle. C'est le cas de *Dreissena* qui, par son peu de sélectivité pour son biotope, a essaimé en de nombreux points d'Europe (BREITIG, 1961; MORTON, 1969a; MOUTHON, 1980) et a envahit les captages d'eau potable, les canaux approvisionnant les centrales hydroélectriques, les usines métallurgiques et les circuits de refroidissement des centrales thermiques et nucléaires. Cet envahissement se traduit par des risques réels pour le bon fonctionnement de ces installations et pose de sérieux problèmes qui affectent tous les utilisateurs du fait de:

- la perte de charge par réduction du débit des canalisations consécutive à l'obstruction des circuits (HOESTLANDT, 1972).
- l'augmentation de la corrosion due à des modifications de l'état d'oxydation des parois internes des conduites par l'utilisation de nombreux produits de traitement.
- les nuisances notamment dans les installations d'eau potable des grandes agglomérations, ne possédant pas de système de filtration avec des problèmes de goûts et d'odeurs qui gênent les usagers.

I.3.6. Méthodes de lutte contre *D. polymorpha* :

Ce mollusque est le chaînon le plus vulnérable dans le cycle biologique du trématode *B. polymorphus*, puisque *Dreissena* participe passivement à sa transmission, ce qui représente un danger réel pour la faune piscicole. C'est pourquoi, de nombreux procédés de lutte (mécaniques, physiques, chimiques ou encore biologiques) visant à limiter ou à stopper l'invasion ont été proposés. Ils relèvent soit d'actions curatives visant à éliminer les adultes déjà installés, soit d'actions préventives devant empêcher essentiellement la fixation des larves.

En ce qui concerne le traitement thermique comme procédé de lutte, il est très développé en Russie. Ce moyen est particulièrement intéressant pour les installations industrielles qui peuvent disposer d'eau chaude telles les centrales électriques. Il peut être utilisé de façon préventive, ainsi FEJGINA (1959) et

HOESTLANDT et LASSABLIERE (1959) proposent un traitement annuel en automne, période qui correspond à la phase finale de fixation des larves. Le tableau II résume les résultats des tests statiques sur la détermination des températures qui provoquent 100% de mortalité pendant des durées variables.

Auteurs	Température létale (°C)	Temps de contact	Stades de développement
FEJGINA (1959)	42	5 sec	larves
	37	4 mn	"
	35	30 mn	"
	33	100 mn	"
	34	20 mn	adultes (petits)
	"	60 mn	" (moyens)
	"	60 mn	" (grands)
HOESTLANDT et LASSABLIERE (1959)	35-37	60 mn	adultes
KIRPICENKO <i>et al.</i> (1962)	45-55	10 mn	adultes

Tableau II: Action de la température sur *Dreissena polymorpha* (in LEGLIZE, 1981)

* Considérations écologiques:

Bien que les bivalves, notamment *D. polymorpha*, fassent parties des consommateurs primaires, il apparait que l'efficacité de leurs fonctions est tributaire de leur nombre. En raison de leur lien important avec le benthos et la colonne d'eau, ils participent à la balance énergétique :

- par leur rôle écologique.
- par leur physiologie influencée par les facteurs de l'environnement.
- par l'accélération de la circulation de la matière et de l'énergie.

- par leur effet bénéfique en milieu aquatique en tant que transformateur et fournisseur d'énergie.

En ce qui concerne les propositions de lutte contre *Dreissena* dans les installations industrielles, il ne peut exister une méthode unique en raison des types d'écosystèmes aquatiques. Avant toute mise en place d'une méthodologie, il est nécessaire d'entreprendre une expérimentation préalable qui définira les conditions efficaces valables pour l'installation considérée. De plus, le rôle de chaque procédé de lutte peut varier à mesure que s'améliorent et que deviennent moins onéreux les moyens employés.

Bien que la lutte chimique apparaisse comme l'un des procédés les plus efficaces, les recherches ne permettront sans doute jamais l'élaboration d'un molluscicide répondant aux nombreuses propriétés souhaitées (c'est-à-dire capable de tuer n'importe quel mollusque à n'importe quel stade de son développement et dans n'importe quel biotope tout en préservant l'intégrité de l'équilibre écologique de ce dernier).

II. APPROCHE BIBLIOGRAPHIQUE SUR LES CYCLES DE REPRODUCTION DES BIVALVES: INFLUENCE DU MILIEU ET ETUDE EXPERIMENTALE :

II.1. Introduction :

Les mollusques lamellibranches constituent un groupe faunistique d'environ 10 000 espèces dans les milieux dulcicoles et marins. Depuis fort longtemps les gisements naturels des espèces marines sont largement exploités. Considérant leur importance commerciale, beaucoup d'informations remarquables ont été accumulées sur leur gamétogénèse et sur la biologie de leur reproduction (revues de BAYNE, 1976 et SASTRY, 1979).

Les travaux sur la période de reproduction des mollusques dulcicoles sont particulièrement peu nombreux. Si leur importance commerciale est actuellement nulle, ces organismes apportent des renseignements écotoxicologiques et sanitaires précieux quant aux perturbations des milieux d'eau douce. Par ailleurs STANCZYKOWSKA (communication orale 1986) a proposé le conditionnement des dreissènes en vue de la production d'un aliment avicole.

Pour comparaison, il a été jugé intéressant d'étudier les stratégies de reproduction des lamellibranches marins, des différentes localités de leur aire de répartition pour certains, afin de mettre en évidence les facteurs environnementaux qui influencent la reproduction. Pour la population, il est nécessaire, de décrire les séquences des cycles sexuels au cours de l'année, le rythme d'émission des gamètes et d'établir les relations éventuelles entre les variations d'un ou plusieurs paramètres avec certains événements caractéristiques du cycle sexuel: initiation de la gamétogénèse, maturation et émission des gamètes...

Ces données comparatives seront confrontées aux résultats acquis pour *Dreissena polymorpha*.

II.2. Etude comparative de la biologie de reproduction de certains bivalves :

Chez *Mytilus galloprovincialis*, espèce à très vaste aire de répartition, la période de reproduction annuelle est estivale dans les régions nordiques. Elle s'étale progressivement sur toute l'année et devient hivernale et printanière dans les localités les plus méridionales (LUBET, 1984). Les travaux de SEED (1971) en Angleterre et de LUBET (1959-1970-1981-1984) en France, au Portugal, puis en Tunisie, montrent que l'amplitude de la période annuelle de reproduction subit par ailleurs de larges variations en fonction de la latitude (tableau IV, page 102).

Le cycle sexuel s'étale de l'automne à la fin du printemps de l'année suivante avec deux ou trois pontes principales. Les populations de la limite méridionale de l'aire de répartition (Tunisie "Bizerte") montrent un allongement significatif du repos sexuel (de mai à septembre) et un raccourcissement de la période de reproduction avec surtout des émissions massives en janvier (LUBET et al. 1981).

Chez les *Mytilus edulis*, vivants sur les côtes d'Europe du Nord, le début de la gamétogénèse se situe en octobre-novembre, la maturité sexuelle est atteinte en février-mars (SEED, 1969 en Angleterre). L'émission des gamètes commence du début du printemps jusqu'à la fin de l'automne.

Ostrea edulis a une aire géographique qui s'étend de la Norvège à la Méditerranée. Sur la côte ouest de l'Irlande WILSON et SIMONS (1985) montrent que les processus de maturation des produits sexuels commencent en mars-avril pour conduire à la maturité en mi-mai. Le repos sexuel se situe en septembre. La gamétogénèse est en minimum d'activité d'octobre à février.

Le cycle de reproduction présente peu de variations latitudinales. On note cependant un allongement de la période de reproduction du Danemark à la Méditerranée. Toutefois la période de repos sexuel automnale et hivernale existe chez toutes les populations de l'aire géographique de répartition (KORRINGA, 1957).

Chez *Crassostrea gigas*, espèce ovipare, la gamétogénèse se déroule de mars à fin octobre avec plusieurs émissions de gamètes de juillet à septembre. La période de repos sexuel se situe à la fin de l'automne et en hiver. Son cycle sexuel étudié par HIS (1976) en France et par LUBET et al. (1981) en Tunisie est homogène à l'intérieur de son aire de répartition actuelle.

Cerastoderma glaucum est un lamellibranche très euryhalin et eurytherme. Cette espèce peut occuper des lagunes désalées comme des zones franchement marines (ZAOUALI, 1974). Sa répartition géographique est également très étendue de la Norvège, de la mer Caspienne et de la mer Azov, à la Méditerranée Nord-occidentale aux côtes Africaines Méditerranéennes (LUBET, 1981).

La période d'arrêt sexuel se situe de la fin de l'automne à l'hiver dans les zones septentrionales (YANKSON, 1986b "Le Galles du Sud") et tempérées. Elle disparaît dans les régions méridionales (ZAOUALI, 1974 "Tunisie").

Le cycle de reproduction annuel montre un pic d'activité printannier et estival dans les zones septentrionales puis devient pratiquement continu en Italie du sud (IVEIL, 1979) et en Tunisie (ZAOUALI, 1974).

Chez *Macoma balthica*, la gamétogénèse commence en octobre. Les individus sont reproductivement actifs toute l'année sauf de juin à septembre. La ponte est observée en mars-avril (BROUSSEAU, 1987 "Islande du Sud").

En Hollande (Bagzand), DEWILDE et BERGUIS (1977) constatent que fin mai, la gonade de cette espèce est vide; son développement commence en juillet et août; la maturité est observée en décembre et la ponte a lieu en février-mars, contrairement à ce qui a été observé en Islande du sud par BROUSSEAU (1987).

Contrairement à toutes ces espèces pour lesquelles la "saisonnalité" du cycle de reproduction est évidente, la palourde *Lasaea subviridis*, espèce hermaphrodite, présente en toute saison tous les stades de développement (BEAUCHAMP, 1986).

Au Canada, au Newfoundland du Sud, chez *Placopecten magellanicus*, pétoncle à sexes séparés la maturité sexuelle est atteinte à la fin du printemps et au début de l'été, période après laquelle la ponte dure de la fin du mois d'août jusqu'au début de septembre avec des possibilités de pontes mineures en juin (Mc DONALD et THOMPSON, 1986).

Dans la baie de Fundy, au Canada, plus récemment BENINGER (1987) montre que, durant deux années d'étude, la période de ponte principale de *P. magellanicus* a lieu à la même période que celle de la population de Newfoundland-Sud et paraît être caractéristique de l'espèce. Cependant à l'extrême nord-ouest de Newfoundland, la population étudiée par NAIDU (1970), présente une période de ponte décalée d'un mois (de septembre au début octobre).

Récemment, SAUSE *et al.* (1987) ont étudié *Pecten alba* dans la baie de Port Philippe (Australie) et ont montré que chez ces pétoncles, le développement de la gonade commence en automne. La ponte de *P. alba* et d'autres espèces de pétoncles de l'hémisphère sud s'observe en hiver-printemps, plutôt qu'en été-automne, phénomène commun pour les pétoncles de l'hémisphère nord, comme c'est le cas pour *Chlamys varia* (LUCAS, 1965), *Chlamys islandica* (SUNDET et LEE, 1984) et *Chlamys opercularis* (ALLARACH, 1979).

Le cycle sexuel de *Venerupis decussatus* s'étale de la fin de l'hiver à l'automne avec des pontes estivales, alors que chez les Veneridae étudiés par GLEMAREC et BOURON (1978), la ponte est étalée sur la plus grande partie de l'hiver.

La durée du cycle sexuel de cette espèce semble être plus longue dans les stations méridionales "Tunisie" (LUBET, 1984) où elle couvrirait pratiquement toute l'année.

Le cycle annuel de reproduction dans son aire de répartition semble se rapprocher de celui de *Cerastoderma glaucum*.

Chez *Mesodesma donacium*, PEREDO et al. (1987), au Chili du Sud, ont montré que le cycle de reproduction est annuel avec une période de maturation de juin à novembre (hiver et printemps). La ponte s'étend de décembre à avril (été et début de l'automne), avec des pics en décembre et en janvier. Les gonades entrent immédiatement en restauration avec le démarrage d'un nouveau cycle, en conséquence, on souligne l'absence de la période de repos sexuel.

Parmi les travaux sur la biologie de reproduction des lamellibranches strictement adaptés aux milieux limniques, citons ceux de TACHET et al. (1980), de MOUTHON (1982) sur *Margaritifera* sp, *Sphaerium corneum* et *Unio nasatus*. Ces deux dernières espèces peuvent pondre toutes l'année (FRANC, 1960), il en est de même chez *Diplodon chilensis chilensis* (PEREDO et PARADA, 1984). JONES et al. (1986) ont étudié la gamétogénèse chez cinq bivalves Hyriidae de la rivière Macleay (Australie).

Chez *Cucumerunio novaehollandiae*, espèce hermaphrodite, la gamétogénèse a lieu toute l'année. Les ovocytes mûrs et les spermatozoïdes sont abondants de janvier à août. La période de reproduction est hautement synchronisée; elle a lieu en avril et probablement en août (JONES et al., 1986).

La période de reproduction de *Hyridella australis* a lieu du printemps à l'automne, et seulement en été chez *Hyridella aspersa* et *Hyridella* sp.

Chez *Dreissena polymorpha* (cf. I.3.4.) les études sur la reproduction sont établies essentiellement à partir de la présence des larves dans les prélèvements de zooplancton (GALPERINA, 1978). Peu d'études histologiques et histochimiques concernant la gonade ont été menées sur une période plus ou moins longue. On peut citer l'étude du cycle gamétogénétique par CROCHARD (1985) et l'analyse

quantitative et semi-quantitative des cellules germinales par WALZ (1978).

*** Conclusions :**

Nous avons vu que les modalités des rythmes sexuels (séquence de la gamétogénèse, période de maturation et rythme des émissions de gamètes), sont très variables selon les espèces.

Dans la plupart des cas, la maturation génitale est cyclique. Souvent, pour une espèce présentant une vaste répartition géographique en latitude, il y a des différences importantes entre les populations éloignées.

Deux types de comportement peuvent être distingués (FRANC, 1960 ; LUBET, 1976) :

- des espèces bradyctiques, ayant une saison de ponte très étalée dans l'année et donc un cycle de reproduction long. Elles présentent en alternance des phases de réplétion des gonades suivies de restauration immédiate après l'émission des gamètes. L'activité génitale est réduite pendant l'été et même l'automne. La phase de repos génital est en général courte (Mytilidae, certains Pectenidae (*Pecten maximus*), Teredinidae...).

- des espèces tachydictiques qui montrent une période de reproduction assez courte. Elles pondent le plus souvent pendant les mois de printemps et d'été. La période de repos sexuel, plus longue, peut se situer en hiver (Ostreidae, Veneridae, Cardiidae etc ...).

II.3. FACTEURS INFLUENCANT LE CYCLE DE REPRODUCTION :

II.3.1. Introduction :

De nombreux facteurs exogènes régissent les cycles de reproduction: ils sont d'ordre climatique et hydrobiologique.

Chez les espèces présentant une vaste répartition géographique en latitude, les variations du cycle sexuel ont été interprétées par l'action de la température de l'eau de mer, bien que d'autres facteurs exogènes interviennent dans le contrôle de la

reproduction: nutrition et photopériode (SASTRY, 1979). Ce chapitre résume les éventuelles relations d'une part, entre les variations *in situ* d'un ou plusieurs facteurs du milieu et des événements caractéristiques du cycle sexuel (démarrage de la gamétogénèse, maturation et émission des gamètes) et d'autre part, les travaux expérimentaux les plus importants étudiant l'action de ces facteurs sur la reproduction. Les données concernent principalement les espèces d'intérêt économique (pétoncles, palourdes, huîtres, moules). il convient également de rappeler le rôle joué par les facteurs internes de l'appareil neuroendocrinien.

II.3.2. Action des facteurs exogènes sur le cycle sexuel :

Les facteurs externes agissent sur la vitesse de la gamétogénèse ainsi que sur les rythmes d'émission des gamètes. Chaque facteur sera étudié séparément bien que cela soit artificiel. En effet, dans les conditions naturelles, les différents paramètres agissent simultanément et peuvent avoir des actions strictement additives, synergiques ou antagonistes.

II.3.2.1. Facteurs abiotiques :

A. La température :

La température environnementale est considérée comme un facteur important régulant la période de reproduction chez les invertébrés aquatiques.

KORRINGA (1957) et LUBET (1984) ont dirigé leur attention vers les variations des exigences thermiques des populations d'espèces bivalves venant des différentes localités géographiques.

Il existe une considérable documentation sur le rôle que peut jouer la température dans le contrôle des activités de reproduction des invertébrés aquatiques.

- Etudes *in situ* :

* Début de la gamétogénèse :

Il est intéressant de savoir s'il y a une relation entre la reprise de la gamétogénèse après le repos sexuel annuel et les variations de la température du milieu naturel au moment de cette reprise. Les travaux de LUBET (1959-1980-1984) sur *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis* des côtes Françaises et ceux de SASTRY (1963-1966-1968) sur le pétoncle *Aequipecten irradians*, ne permettent pas d'affirmer qu'une telle relation existe puisque la reprise de l'activité génitale ne semble pas dépendre des conditions thermiques au moment du démarrage de la gamétogénèse.

Par contre des observations sur les huitres *Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis* (LUBET, 1976) ainsi que sur *Cerastoderma edule* (GIMAZANE et LUBET, 1972b) montrent que la reprise de l'activité sexuelle coïncide avec les plus basses températures hivernales (+8 à +9°C). Toutefois si le démarrage de la gamétogénèse est indépendant de l'état thermique au moment de la reprise du cycle sexuel, il est cependant lié aux états thermiques antérieurs au moment du repos sexuel (LUBET, 1976).

* Vitesse et durée du cycle sexuel :

En comparant les cycles sexuels de *M. galloprovincialis* et de *M. edulis* dans leur aire de répartition, LUBET et CHOQUET (1971), LUBET et al. (1981) ont constaté que la durée du cycle sexuel diminue suivant un gradient latitudinal nord-sud lequel dépend de la température. *Cerastoderma glaucum* a le même comportement et le nombre de pontes est plus élevée pour les populations de Tunisie (ZAOUALI, 1974) que pour celles de la Mer du Nord ou de la Manche "France".

La vitesse de la gamétogénèse est donc fonction de la température; de très basses températures ralentissent la gamétogénèse mais ne l'arrêtent pas (LUBET, 1959), la gonade est alors le siège d'un phénomène de dégénérescence des ovocytes les plus âgés. Cette action de la température a été interprétée par LUBET (1976) par un ralentissement du métabolisme lié à une baisse du taux de la filtration diminuant la prise de nourriture.

BAYNE (1976) pense que chez *M. edulis*, la durée de la gamétogénèse peut être corrélée avec le produit du nombre de jours par la moyenne des températures relevées pendant cette période "degrés-jours". Les mêmes observations ont été faites sur quatre Veneridae par GLEMAREC et BOURON (1978).

* Température d'émission des gamètes :

Les recherches de KORRINGA (1957) sur *Ostrea edulis*, de LUBET (1959-1980) sur les Mytilidae et de SASTRY (1963-1966-1968) sur *Aequipecten irradians* nuancent l'hypothèse d'ORTON (1920) "in LUBET, 1970" qui suppose l'existence d'une température critique spécifique de ponte. En effet ces travaux ont montré qu'il existe des "races physiologiques" pour une espèce à large répartition géographique en latitude, caractérisées par une température minimale critique en dessous de laquelle l'émission des produits génitaux ne peut se produire (LUBET, 1976).

- Etudes expérimentales :

Elles portent sur l'analyse expérimentale de l'effet de la température sur le cycle sexuel des pélécytopodes.

* Reprise de la gamétogénèse :

Chez *Cerastoderma edule*, selon GIMAZANE et LUBET (1972a) le conditionnement thermique à 15°C au début de la période de repos sexuel, provoque une reprise beaucoup plus précoce de l'activité génitale de un à deux mois d'avance sur les témoins. Des résultats voisins ont été obtenus chez *Ostrea edulis* (LUBET, 1980-1981-1984). Par ailleurs cet auteur remarque que l'action de la température n'est efficace que pendant une période précise du stade de repos sexuel, elle devient inefficace lorsque l'on se rapproche de la date probable du début de la gamétogénèse, C'est le cas de *C. edule* et *O. edulis*.

* Vitesse et durée de la gamétogénèse :

Les travaux expérimentaux réalisés au laboratoire ou en éclosérie montrent qu'une fois l'activité sexuelle établie, toute élévation thermique, entre les limites létales, accroît la vitesse de la gamétogénèse et raccourcit le temps nécessaire à la maturité sexuelle "Ostreidae, Veneridae, Cardiidae" (GIMAZANE et LUBET, 1972a; LUBET, 1980-1981). Toutefois cette action ne paraît pas significative chez *M. edulis* à préférence thermique peu élevée

(LUBET *et al.* 1986); en outre , entre les températures critiques du cycle sexuel et la L50, il existe une température pour laquelle la gamétogénèse est perturbée.

Chez *A. irradians*, une température de 10°C est incapable d'assurer une gamétogénèse normale. Elevés à 15°C, les animaux présentent une ovogénèse plus lente que la spermatogénèse. Les émissions normales des gamètes ont lieu deux mois après le départ de la gamétogénèse, cette durée est raccourcie à 15-20 jours lorsque les animaux sont soumis à une température de 20-25°C.

Par ailleurs une fois la reprise de la gamétogénèse effectuée, un abaissement des températures est incapable d'arrêter le cycle sexuel mais allonge sa durée (LUBET, 1976).

* Températures d'émission des gamètes :

Une fois la maturité des produits sexuels atteinte, leur émission peut être déclenchée par un choc thermique (LUBET, 1983). Ce procédé est aujourd'hui largement employé pour la ponte des géniteurs en éclosérie bien que d'autres procédés soient pratiqués "physiques autre que la température ou chimiques" (LE PENNEC, 1981; CRAWFORD *et al.*, 1986; PEÑA, 1986). Par ailleurs, tout changement brusque et entre certaines limites des facteurs du milieu (salinité, agitation,...) provoque la ponte ou la spermiation. Il ne semble pas y avoir de stimuli électifs, leur action simultanée est en définitive plus efficace que chacun d'entre eux pris séparément.

Chez *Macoma balthica*, la ponte réalisée en laboratoire est induite par administration d'un choc "standard" consistant à augmenter la température de 5 à 12,5°C pendant cinq minutes (DEWILDE et BERGHUIS, 1977).

B. La salinité :

Ce facteur agit en tant que facteur limitant le développement des espèces (limites salines létales), il intervient dans les phénomènes de l'osmo-ionorégulation de l'organisme. A titre indicatif, LE DANTEC (1968) montre que chez *Crassostrea angulata*, la

durée de la gamétogénèse dépend de la température et de la salinité des mois d'hiver. Cette durée est d'autant plus courte que la température des eaux est élevée et que la salinité est restée faible sans descendre au dessous de 25% .

B. Nutrition :

L'apport nutritionnel a une incidence directe sur la vitesse et la durée de la gamétogénèse, le jeûne provoque l'arrêt des phénomènes sexuels et la lyse des gamètes (LUBET, 1959).

Le poids de la chair et la masse des produits génitaux est fonction de l'abondance du phytoplancton, mais il n'a pas été possible jusqu'ici d'établir un rapport direct entre les constituants du phytoplancton et l'intensité de la gamétogénèse.

L'action directe de la nutrition sur la reproduction des bivalves a été peu étudiée. Il est difficile de donner aux élevages des rations alimentaires aussi complètes que celles des animaux des gisements naturels.

Les recherches ont surtout porté sur les phénomènes de filtration et de capture d'une part et sur l'estimation des besoins énergétiques des animaux d'autre part (GABBOTT, 1976; FIALA MEDIONI, 1978; AMOUROUX, 1982). Les études expérimentales de SASTRY (1966) sur *A. irradians* ont montré que l'apport nutritionnel ne peut être dissocié de la température.

Chez *Mytilus californianus* ELVIN (1975) a montré que le taux des ovocytes matures peut être corrélé à la concentration des particules organiques dans l'eau du milieu.

II.3.2.2. Les facteurs biotiques :

On peut y grouper les interactions intraspécifiques et/ou interspécifiques, le commensalisme et le parasitisme. Peu de travaux expérimentaux ont été entrepris sur ce sujet.

A. Interactions entre les individus de la même espèce :

Il s'agit de phénomènes complexes, difficiles à analyser qui se situent à différents niveaux, principalement au niveau alimentaire (compétition alimentaire).

C. Le commensalisme et le parasitisme :

Les bivalves abritent en général des commensaux (*Pinnotheres pisum* par exemple) qui ne sont pas spécifiques. Ce crabe pouvant se rencontrer chez les moules mais aussi chez les huitres ou les coques (FRANC, 1960).

Par contre le problème posé par les parasites est différent. En effet, chez *M. edulis* le copépoïde parasite *Myticola interstitialis* provoque une perte de réserves, un arrêt de la gamétogénèse puis, les animaux amaigris meurent (KORRINGA, 1957); toutefois chez la même espèce, le Trématode *Bucephalus* sp peut causer la castration de l'individu infesté sans entraîner sa mort (LUBET, 1976). c'est le cas pour *D. polymorpha*.

II.3.3. Actions des facteurs endogènes sur le cycle sexuel:

Des facteurs endogènes génétiques, nerveux, endocriniens, et métaboliques, contrôlent le cycle de reproduction.

Selon GIMAZANE et LUBET (1972a) il y aurait "un contrôle interne du cycle sexuel par une véritable "horloge biologique" dont la rythmicité serait vraisemblablement sous la dépendance du système neuroendocrinien"

Pour SASTRY (1979), en réponse aux changements des conditions du milieu, l'activité neuroendocrinienne joue un rôle significatif dans la coordination des différents processus physiologiques qui aboutissent à la maturation des gamètes et à leur libération. Pour cet auteur le cycle de reproduction des espèces est une réponse contrôlée par l'environnement.

Enfin à la suite de nombreuses expériences (ablations, greffes, cultures d'organes), LUBET (1977); ILLANES (1979); MATHIEU (1979a); ILLANES et LUBET (1980); LUBET (1980); LUBET et MATHIEU (1982); LENOIR et MATHIEU (1986), montrent que les ganglions cérébroïdes et viscéraux exercent un contrôle important sur l'inhibition, le déroulement de la gamétogénèse et l'émission des gamètes.

II.3.4. Conclusions sur les facteurs déterminants du cycle sexuel des bivalves :

Parmi les facteurs qui influencent le cycle sexuel des bivalves, on distingue des facteurs exogènes: température, salinité (pour les bivalves marins), nourriture, lumière; et des facteurs endogènes, propres à chaque individu composant la population.

L'étude écophysiological des cycles de reproduction des bivalves a montré que la température apparait, comme le facteur le plus important dans le déroulement de la gamétogénèse et l'émission des produits génitaux. Celle-ci agirait globalement sur le métabolisme, mais de façon indirecte en augmentant la production primaire ce qui intensifie l'apport nutritionnel.

Les expériences en laboratoire, à l'origine de type fondamental, trouvent une application plus ou moins directe dans la conchyliculture intensive (en ce qui concerne les lamellibranches marins). Cependant, il faut rappeler que le degré de maturité de la gonade (par élévation thermique) est apprécié par une observation macroscopique et/ou histologique, mais de nombreuses expériences montrent l'insuffisance de ces méthodes. En effet, on ne peut être renseigné sur la fécondité des ovocytes. La mise au point de tests biochimiques y compris enzymologiques devraient permettre une meilleure compréhension du phénomène.

Enfin l'action de la nourriture sur le cycle sexuel est importante car le déroulement normal de l'activité sexuelle dépend de la présence de réserves et de la mise en place des enzymes permettant leur mobilisation.

Par ailleurs, l'exposition permanente à de hautes températures (rejet des centrales thermiques et nucléaires) si elles accélèrent le cycle sexuel et la croissance, n'ont pas toujours des effets bénéfiques sur la fertilité des animaux (LUBET, 1976).

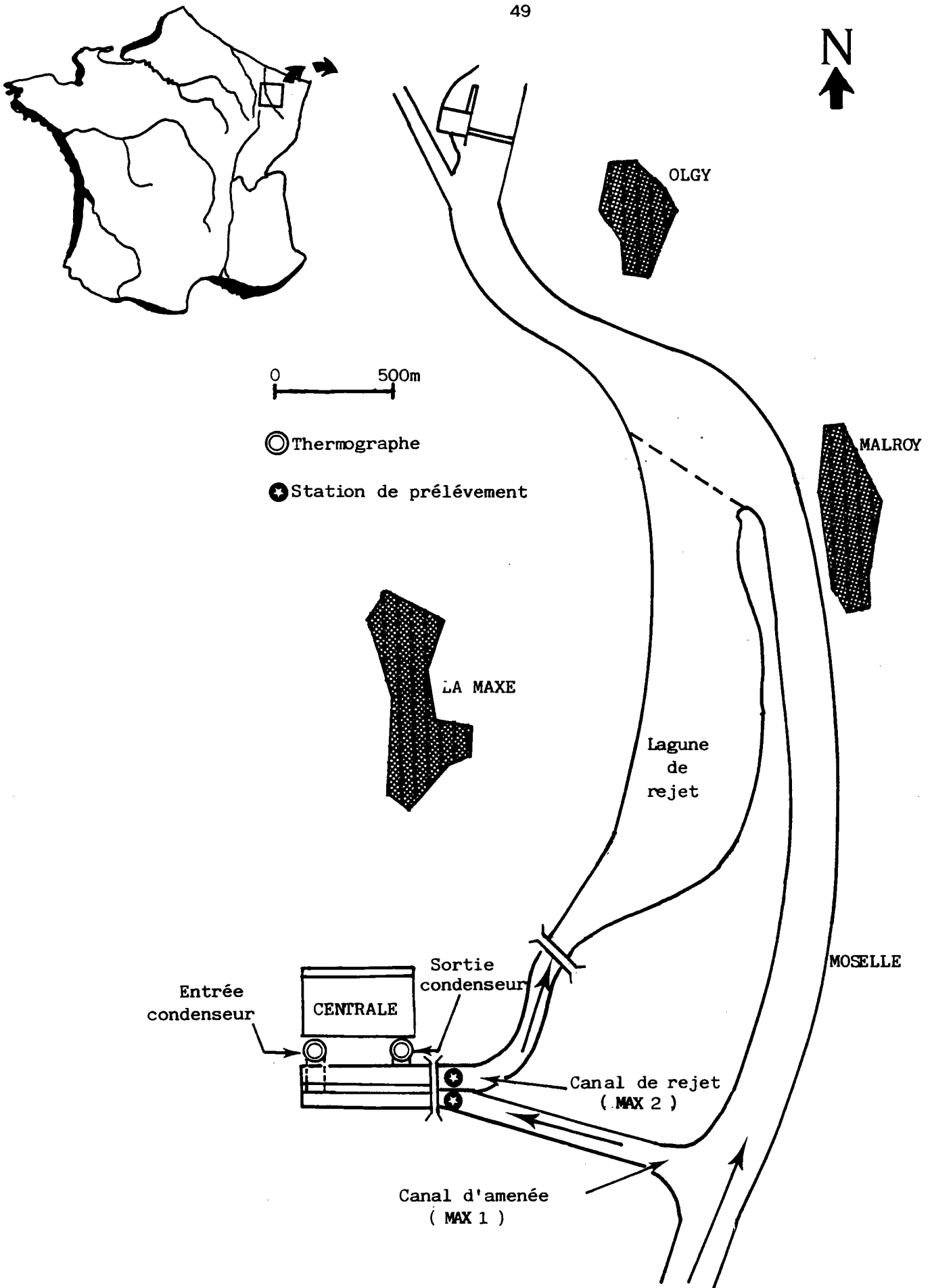


Figure 12 : Site de La Maxe: localisation des stations d'étude en Moselle

III. LES SITES D'ETUDE :

III.1. Site de La Maxe :

III.1.1. Situation géographique :

Le secteur qui a été retenu est le site de la Maxe (fig. 12), en raison de ses caractéristiques particulières permettant d'étudier *in situ* l'influence d'un réchauffement artificiel des eaux sur le cycle sexuel de *Dreissena polymorpha*. Une centrale thermo-électrique (E.D.F.) y a été implantée sur la rive gauche de la Moselle, à une dizaine de kilomètres au nord-est de l'agglomération de Metz.

III.1.2. Caractéristiques de la centrale :

Il s'agit d'une centrale thermo-électrique mixte (fuel et surtout charbon) qui peut développer une puissance maximale de 500 Mégawatts (MW) répartie en deux tranches de 250MW.

La Moselle fournit l'eau de refroidissement des condenseurs. Celle-ci arrive par un canal artificiel (L= 800m, l= 18m , profondeur= 2m) d'où elle est aspirée par deux pompes ayant un débit maximal théorique de 9 m³/s chacune. Le temps de passage de l'eau dans le système de refroidissement est de 5 à 7 minutes. Au sortir des condenseurs, l'eau ainsi échauffée se déverse par un canal de rejet (L= 900m, l= 28m, profondeur= 2m) dans un bassin de rétention de 72 hectares (L= 2400m, l= 350m, profondeur moyenne= 2m) avant d'être rejetée dans la Moselle qui de ce fait reçoit un impact moindre en ce qui concerne l'échauffement.

L'échauffement ($\Delta\theta$) subi par l'eau au cours de son passage dans les circuits de refroidissement peut varier de +2 à +7°C selon la puissance développée par tranche. Les deux tranches fonctionnent rarement en même temps à pleine charge.

III.1.3. Choix et caractéristiques des stations :

Compte tenu des objectifs fixés, deux stations de prélèvement ont été retenues.

III.1.3.1. Station MAX 1: canal froid :

La station MAX 1 est située dans le canal de prise d'eau sur la rive gauche, à environ 200 m du point de pompage de la centrale en amont du pont qui conduit à la centrale. Elle est caractéristique du secteur aval de la rivière. C'est une zone à faible vitesse d'écoulement, de profondeur relativement importante (supérieure à 3 m) et de faible diversité de biotope.

Cette station, non affectée par les rejets thermiques, constitue la station d'origine pour tous les lots expérimentés dans ce travail, c'est par conséquent la station de référence (station témoin). Les animaux témoins y sont immergés dans des cages.

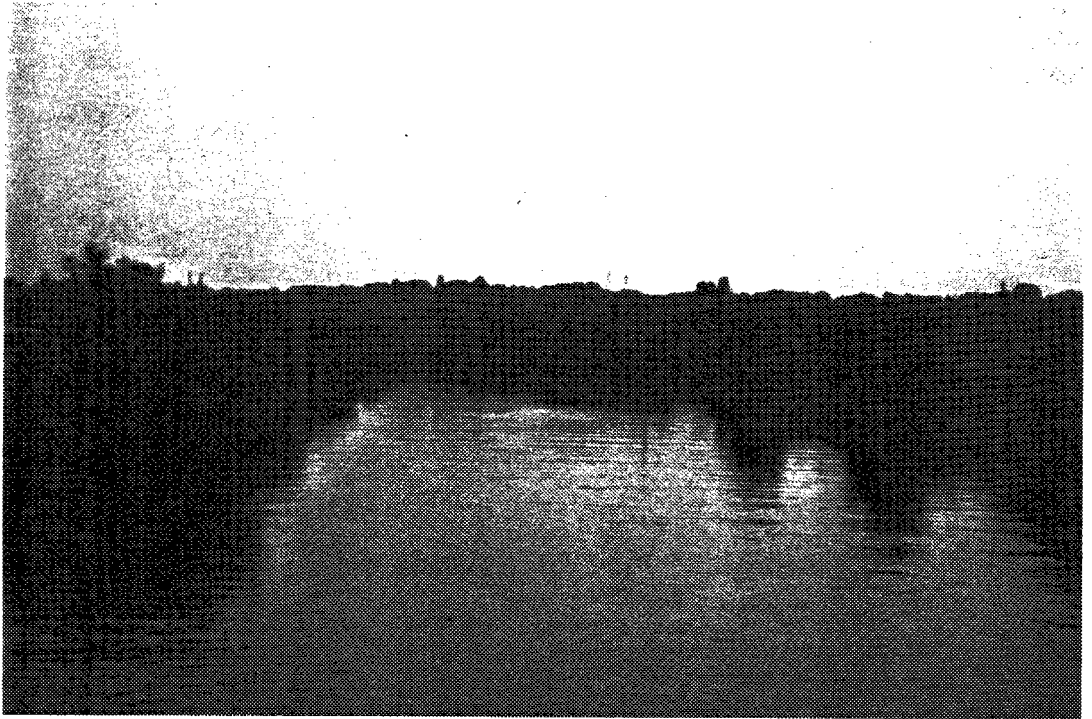
III.1.3.2. Station MAX 2: canal chaud : (Planche A)

La station MAX 2 est située dans le canal de rejet en aval du pont sur la rive gauche, à environ 200 m des bouches de sorties de l'eau chaude, le canal de rejet relie la centrale à la lagune qui a un rôle de tampon thermique.

Cette station subit de fortes variations thermiques en fonction du régime d'exploitation de la centrale. Elle est soumise à la turbulence créée par les pompes de refoulement des eaux de refroidissement de la centrale. Les animaux en expérimentation sont transplantés dans cette station qui présente par ailleurs une population naturelle de dreissènes.

III.1.4. Calendrier des campagnes de prélèvement :

Pour suivre avec le maximum de précision le cycle de reproduction des dreissènes, j'ai effectué un prélèvement en février, mars et août 1985 puis bimensuellement de février 1985 à janvier 1986. La récolte des animaux se fait manuellement, au hasard parmi la population des cages d'élevage. L'exondation est de courte durée et permet en outre le nettoyage des cages.



Site de La Maxe: Canal de rejet



Confluence du rejet avec la lacune

III.2. Site de Cattenom :

III.2.1. Cadre de l'étude :

L'énergie d'origine fossile a été remplacée progressivement par l'énergie nucléaire, capable de couvrir les besoins en énergie dans le futur. Le relais des usines thermiques par les usines nucléaires a modifié l'exploitation de la centrale de La Maxe et le site échauffé choisi est celui de Cattenom mieux connu car faisant l'objet d'une étude de suivi hydrobiologique de la part du Laboratoire d'Ecologie.

La centrale de Cattenom est une des centrales nucléaires les plus récemment mises en exploitation. Depuis son entrée en service, on assiste d'une part à des rejets d'eaux échauffées, et d'autre part aux impacts des rejets de micropolluants concentrés par évaporation dans les réfrigérants atmosphériques. Ces micropolluants, pouvant provenir soit de l'eau pompée en Moselle (nutrients, métaux lourds), soit de l'exploitation (éventuellement antitartres, alguicides, par exemple la chloration) font l'objet d'études spécifiques. Au vu des premiers résultats, le facteur température demeure le facteur primordial à surveiller.

III.2.2. Situation géographique :

Le site de Cattenom est situé dans le département de la Moselle, sur le territoire de la commune de CATTENOM à 8 Km au nord-est de la ville de Thionville et à 12Km de la frontière Luxembourgeoise (fig. 13).

III.2.3. Caractéristiques du site :

(d'après les documents d'EDF)

Le site accueille quatre tranches nucléaires de 1300 Mégawats à eau sous pression (PWR).

Les tranches 1 et 2 dont la construction a été engagée respectivement en 1979 et 1980, sont opérationnelles respectivement depuis 1986 et 1987.

L'aménagement se situe à flanc de coteau hors des terrains inondables. Il est associé à deux ouvrages hydrauliques dont le

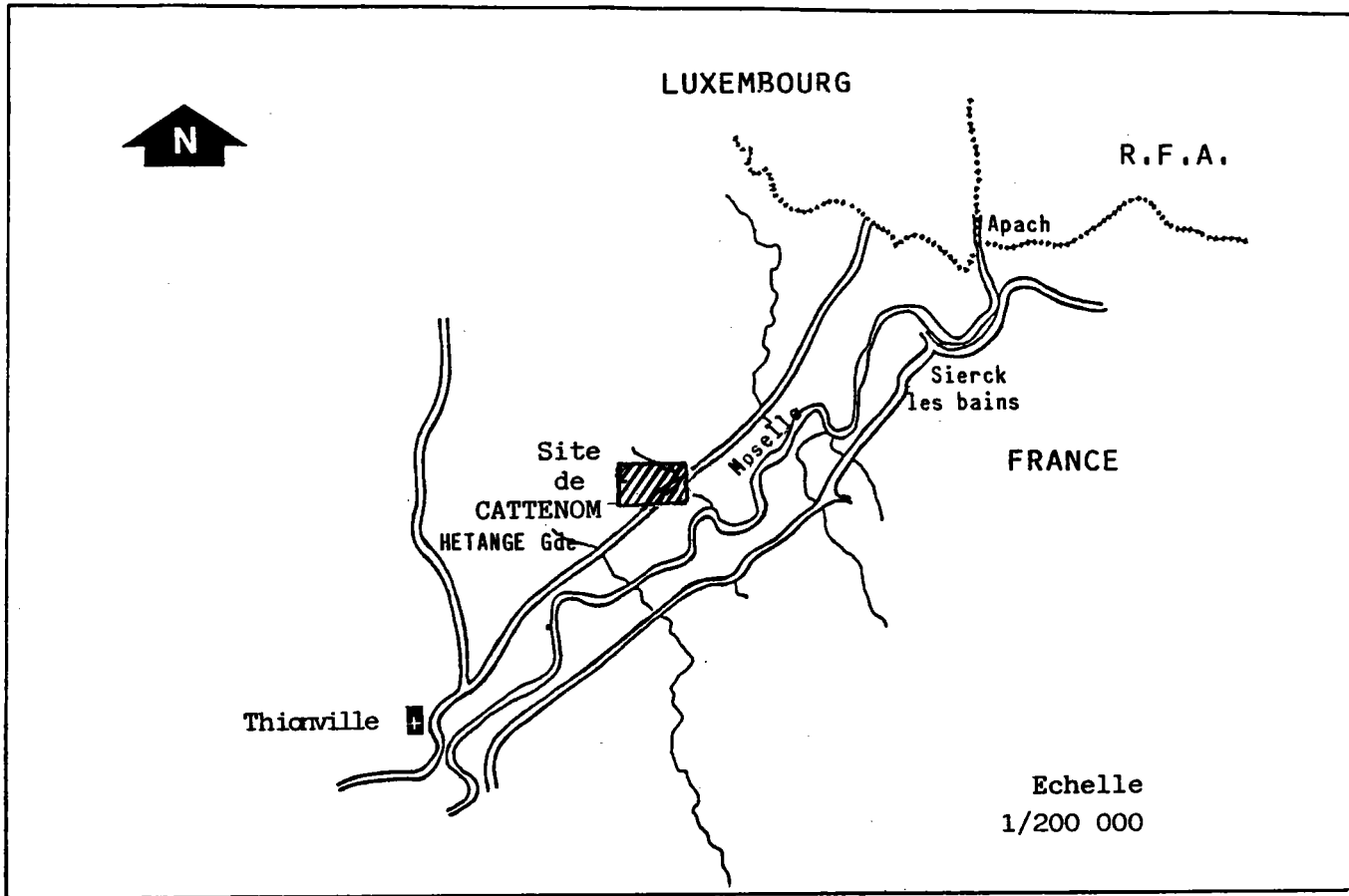


Figure 13 : Site de Cattenom: Situation géographique

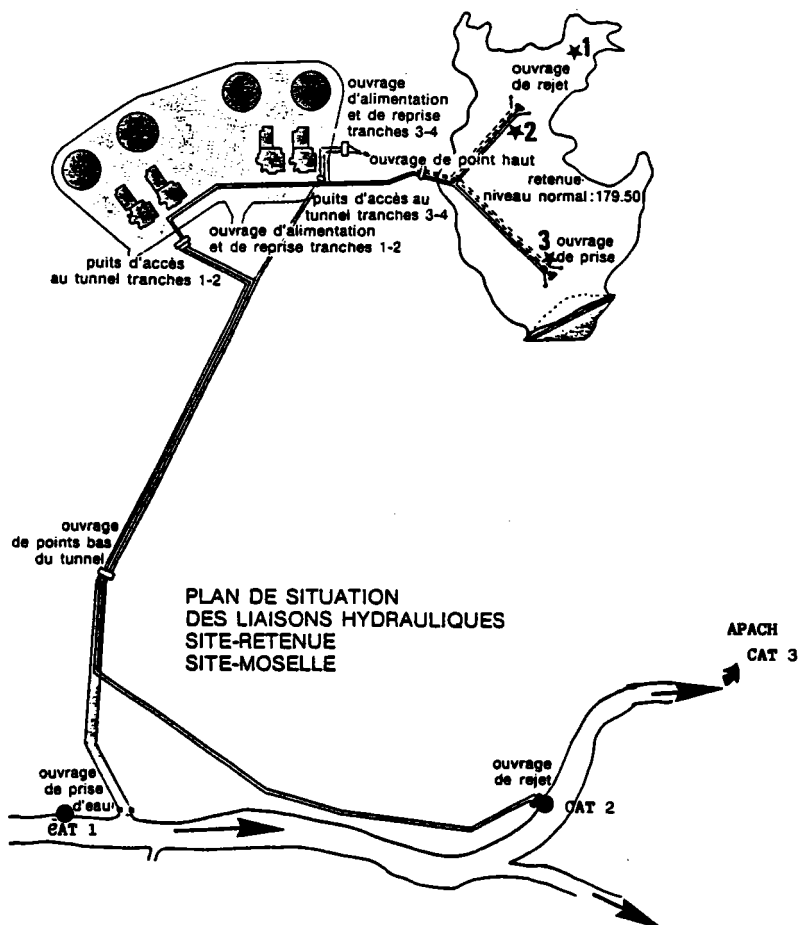


Figure 14 : Site de Cattenom: réseau hydraulique entre la centrale, la retenue de Mirgenbach et la Moselle

CENTRALE DE CATTENOM - SCHEMA DES BESOINS EN EAU
DEBITS POUR 4 TRANCHES

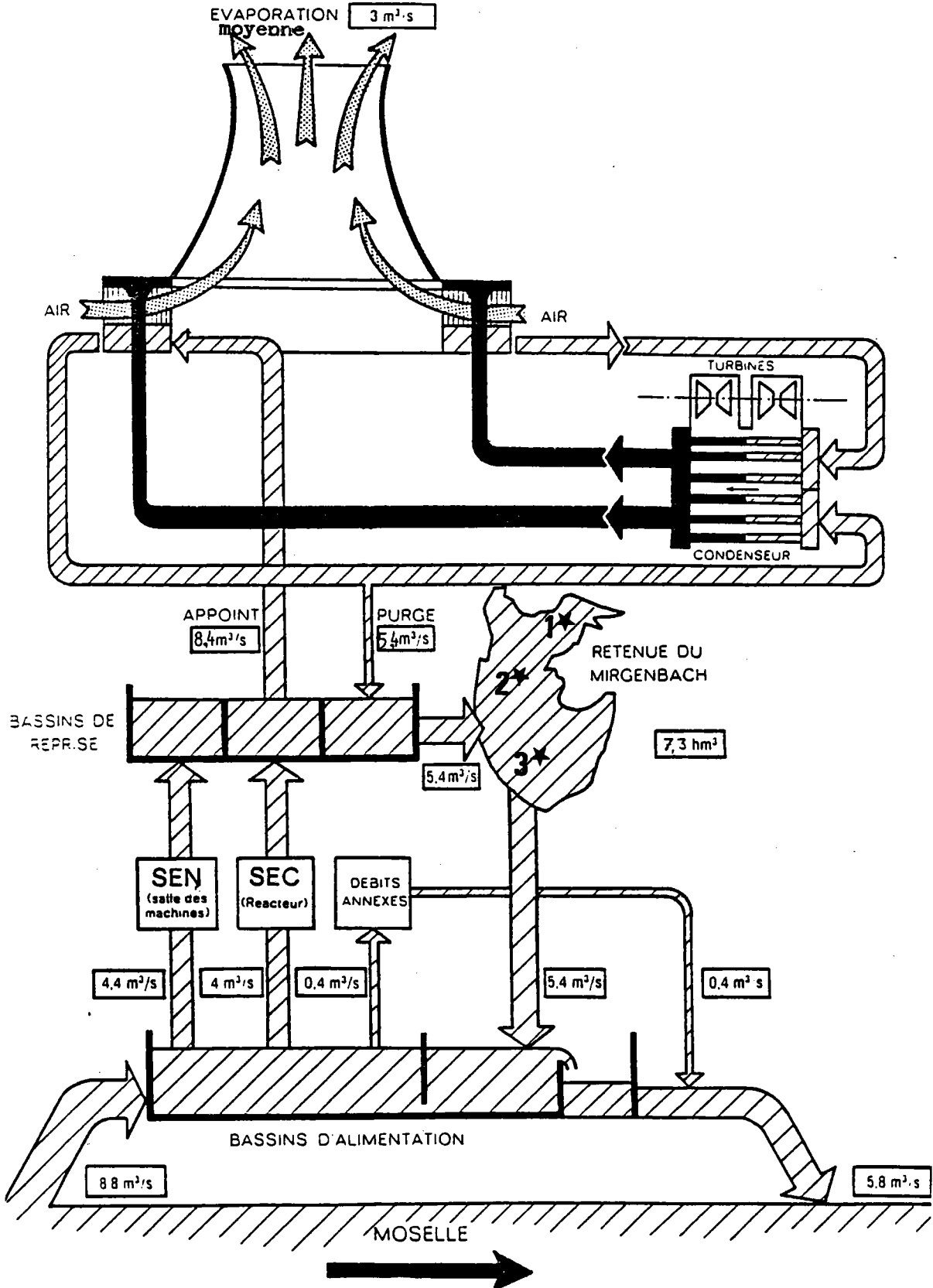


Figure 15 : Schéma du circuit hydraulique de prise et de rejet d'eau en Moselle

réservoir de Mirgenbach, mis en eau en avril 1985 par pompage à partir des eaux de la Moselle. Il se situe à proximité immédiate de la centrale. Sa capacité totale normale est de 7,3 millions de m³ (planche C) avec une profondeur moyenne de 7,7 mètres, la profondeur maximale étant de 16 mètres.

Le réseau hydraulique (fig. 14) reliant la retenue du Mirgenbach à la centrale est constitué par :

- un ouvrage de rejet des eaux de refroidissement de la centrale (purges des réfrigérants) dans le réservoir.

- un ouvrage de prise d'eau en retenue, servant à ramener l'eau du réservoir soit vers la centrale, soit vers la Moselle par des ouvrages souterrains (fig. 15). L'originalité de l'installation réside dans la vocation du lac comme réservoir de sécurité et son pouvoir de "tampon thermique" avant que les eaux réchauffées soient déversées dans la Moselle. Un modèle thermique prévisionnel a été établi sur la base de l'établissement d'une stratification. Les mesures actuelles contredisent cette prévision, la température est en effet homogène dans toute la retenue.

III.2.4. Choix et caractéristiques des stations : (fig. 16)

Dans le cadre de l'étude du suivi hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach et de la Moselle au droit de la centrale électronucléaire de Cattenom, nous avons retenu quatre points de prélèvement :

III.2.4.1. Station de prise d'eau en Moselle : (CAT 1)

Cette station est située à l'amont de la prise d'eau en rive gauche de la Moselle, au voisinage du point de pompage de l'eau vers le lac du Mirgenbach (pl B.1). Cette station constitue le témoin Moselle.

III.2.4.2. Station de rejet d'eau en Moselle : (CAT 2)

Elle est située sur la rive gauche de la Moselle, au niveau de l'ouvrage de rejet des eaux échauffées de la centrale après qu'elles aient transité par le lac.

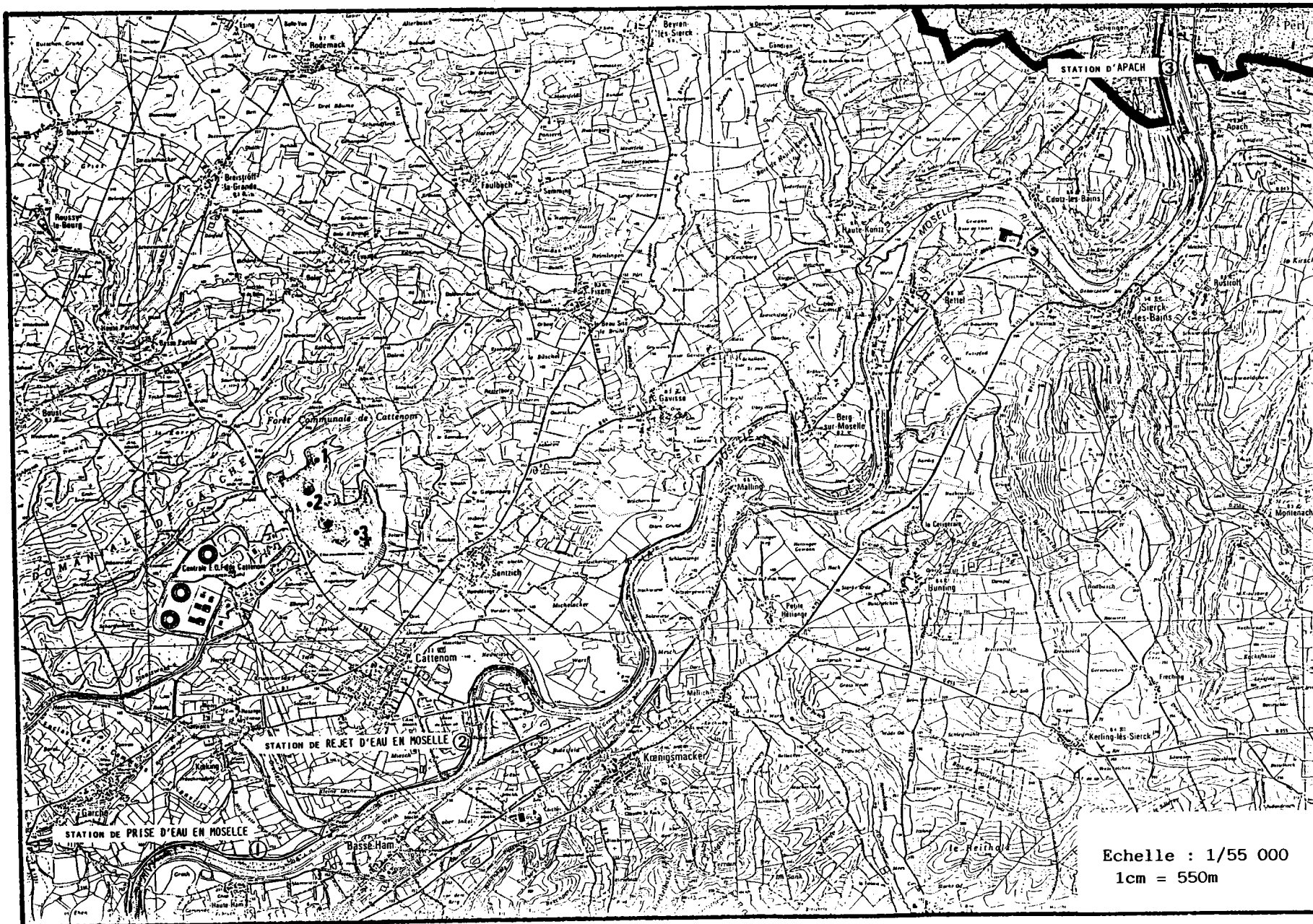
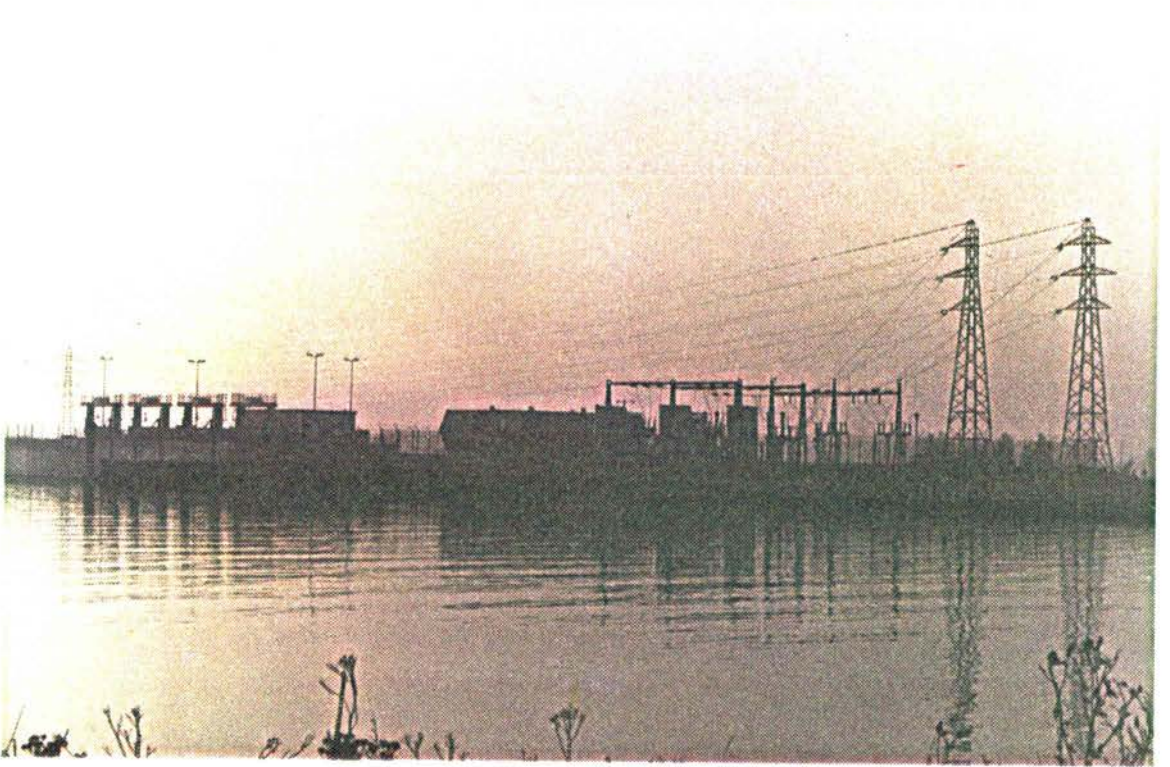


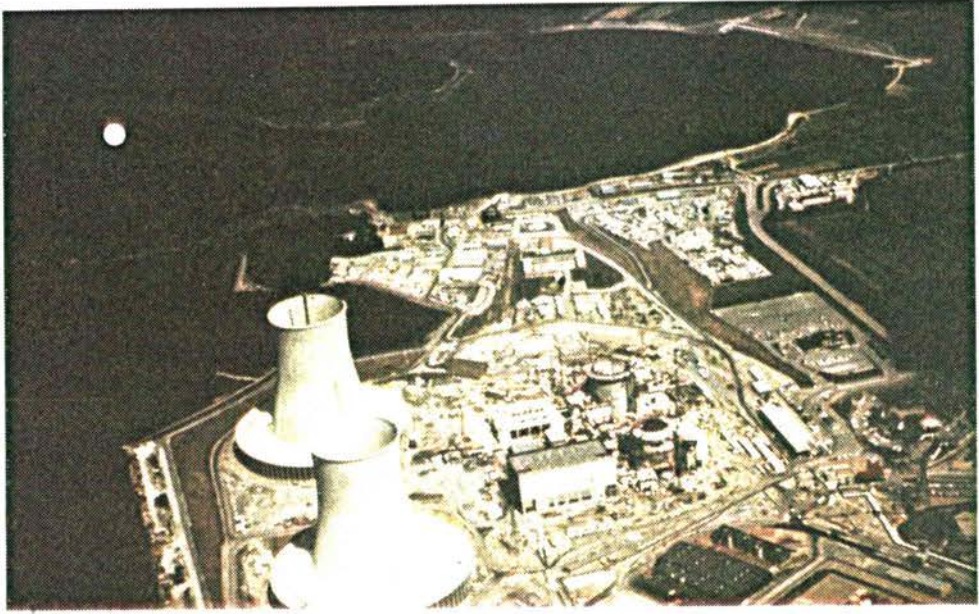
Figure 16 : Site de Cattenom: localisation des stations d'étude



Station 1 de prise d'eau en Moselle



Station 3 d'Apach



Vue aérienne de la retenue du Mirgenbach
station 1 située dans la corne nord-est du lac



Retenue du Mirgenbach: la centrale vue de la station 2
Unité 1 en marche



Station 3 située dans la retenue

III.2.4.3. Station d'Apach : (CAT 3)

Cette station est située à la frontière Franco-Luxembourgeoise (Apach), sur la rive droite, à environ 10 kilomètres en aval du rejet (pl B.2).

III.2.4.4. Retenue du Mirgenbach : (MIR) (pl C)

Compte tenu des particularités morphométriques de la retenue, et de sa topographie hétérogène (PIHAN. 1987) nous avons retenu trois stations dans le lac; les cages étant immergées à environ 5 mètres de profondeur (fig. 14).

La première station correspond à la corne dirigée vers le nord-est, avec une profondeur maximale de 9 mètres.

La deuxième station est située à proximité des ouvrages de rejet des eaux chaudes de la centrale dans la retenue. La profondeur maximale est de 12,50 mètres.

La troisième station est située au niveau de la prise d'eau en Moselle. Sa profondeur maximale est de 15,60 mètres.

Pendant l'étude, toutes ces stations de prélèvement sont marquées par des bouées.

III.2.5. Campagnes de mesures et de prélèvements :

Les campagnes de mesures et de prélèvements en Moselle ont été effectuées de novembre 1985 à avril 1988.

Dans la retenue du Mirgenbach, l'étude est faite à cheval sur la deuxième et la troisième année de mise en eau correspondant à la première année de fonctionnement de la centrale, c'est-à-dire aux injections d'eau échauffée.

Les mesures et les prélèvements ont été effectués de février 1987 à avril 1988.

Les analyses physico-chimiques et biologiques de l'eau sont doublées pendant les mois de juin, juillet, août et septembre. Les études de dreissènes sont mensuelles.

Les prélèvements dans la retenue et aux points 1 et 2 de la Moselle sont effectués depuis une embarcation. Le détail des opérations est résumé dans l'annexe 1.

Les données physico-chimiques et biologiques au niveau des stations d'études, sont mis à ma disposition du fait d'un travail d'équipe concernant le suivi hydrobiologique de la Moselle au droit de la centrale de Cattenom et celui de la retenue de Mirgenbach (*).

IV. METHODES D'ETUDE :

IV.1. Expérimentation *in situ* :

IV.1.1. Préparation des animaux :

Tous les animaux testés proviennent des populations indigènes de la Moselle du canal de prise d'eau du site de La Maxe. Ce secteur est caractérisé par l'abondance de l'espèce et une récolte relativement aisée.

Plus de 1500 individus ont été utilisés. Ils sont détachés de leur support en sectionnant le byssus à l'aide d'un scalpel ce qui assure la reprise de la sécrétion des filaments pour une nouvelle fixation. Les individus ainsi prélevés sont ramenés immédiatement au laboratoire où ils sont triés. La taille des moules retenues est de la classe 18-22mm. Elle correspond à des individus sexuellement mûrs qui ont effectué au moins un cycle gamétogénétique (CROCHARD, 1985). Les specimens retenus sont déposés à raison de 150 sur des plaques de carrelage en terre cuite (10 x 20cm). Ils sont mis ensuite en stabulation 24 à 36 heures dans l'eau de leur station d'origine préalablement oxygénée. Ce temps est nécessaire pour que se réalise la fixation sur le nouveau support.

Chaque plaque ainsi colonisée est placée au milieu et suivant le grand axe d'une cage cylindrique (fig. 17), afin d'éviter tout écrasement des moules.

Pour l'étude sur le site de Cattenom, environ 1500 dreissènes réparties en quatre cages, sont mises dans des casiers (fig. 17), afin d'éviter le colmatage des cages par les spongiaires et les algues, surtout lors des périodes d'eutrophisation dans le lac.

(*) Je remercie Mr. M. GIGLEUX pour les analyses des paramètres biologiques et la discussion des résultats.

IV.1.2. Lots témoins et lots expérimentés :

Les animaux mis dans les cages sont placés d'une part dans la station MAX 1 (canal froid), ils constituent les témoins, et d'autre part dans la station MAX 2 (canal chaud) où ils sont influencés par les rejets d'eau échauffée.

La mise en place a été faite le 11 novembre 1984, les transplantations concernent dans les deux cas 300 individus appartenant à l'intervalle de taille de 18-22mm. D'après LEGLIZE (communication personnelle), les études antérieures sur le site ont montré que cette classe de taille est bien représentée toute l'année. C'est sur cette classe de taille qui forme ce que j'ai appelé "l'animal standard" qu'ont porté toutes les études.

Pour l'étude sur le site de Cattenom, en Moselle la transplantation des dreissènes a eu lieu le 30 octobre 1985, et le 6 février 1987 Pour la retenue du Mirgenbach. Le groupe témoin est alors celui de la station de prise d'eau en Moselle (CAT 1).

IV.1.3. Traitement des prélèvements :

Sur le site de La Maxe, les animaux sont prélevés deux mois après leur immersion dans les stations d'étude et sont ramenés au laboratoire en conditions isothermiques, puis mis en stabulation dans un cristalliseur contenant de l'eau déchlorée, sans apport de nourriture pour purger le contenu du tube digestif nuisant à la réalisation des coupes histologiques.

Les examens histologiques et histochimiques concernent pour chaque prélèvement cinq individus de chaque station. Chaque individu est mesuré à 0,1 mm près selon l'axe antéro-postérieur à l'aide d'un pied à coulisse.

L'exploitation des résultats histologiques a montré que l'effectif de cinq individus était parfois insuffisant. La généralisation de l'appréciation des modalités d'action de la température sur le cycle sexuel m'a conduit à augmenter l'effectif des prélèvements de dreissènes destinées à l'histologie et à l'histochimie à 10 individus pour le site de Cattenom.

IV.1.4. Techniques de microscopie optique :

IV.1.4.1. Histologie topographique :

A. Préparation des tissus et fixation :

Les coquilles des dreissènes sont ouvertes en sectionnant les muscles adducteurs des valves. La bosse de Polichinelle est prélevée puis plongée dans du liquide fixateur (Bouin Hollande, Carnoy, liquide de Champy ou formol de Baker de préférence refroidis à 0°C). Ces fixateurs permettent la réalisation d'une large gamme de colorations. La fixation dure de 2 à 48 h suivant la nature du fixateur. La bosse de Polichinelle contient la majeure partie de la gonade et de la glande digestive.

B. Inclusion :

L'enrobage se fait d'une façon classique dans la paraffine à 56°C après déshydratation par les alcools et passage dans le toluène. La pièce est débitée en coupes sériées de 7µm d'épaisseur.

C. Colorations topographiques et cytologiques :

Pour l'identification, la description des types cellulaires et l'examen histologique et histopathologique, les coupes ont été colorées par l'hémalun-éosine, Le trichrome de Masson (variante de Goldner), le picro-indigocarmin et par le bleu alcian suivant Mowry. Les résultats de la première méthode donnent des noyaux bleu-noir, les cytoplasmes cellulaires sont roses, le collagène est coloré en rose très pâle et les fibres élastiques sont d'un rose vif.

D'après MARTOJA et MARTOJA (1967), la variante de la méthode au trichrome de Masson utilisée comporte le meilleur colorant nucléaire (hématoxyline de Groat). Les noyaux sont alors colorés en noir, les cytoplasmes acidophiles et les nucléoles en rose. Les sécrétions sont soit rouges soit vertes. Les muscles sont rouges, les fibres de collagène sont vertes.

L'hémalun associé au picro-indigocarmin est employé ici suivant le mode progressif. Les noyaux et les cytoplasmes basophiles

sont colorés en brun, les cytoplasmes acidophiles et les nucléoles en jaune ou en vert, les fibres de collagène en bleu, les érythrocytes en jaune. Certaines sécrétions (en particulier les glycoprotéines) sont colorés en brun, d'autres en jaune ou en vert (MARTOJA et MARTOJA, 1967).

La coloration au bleu alcian suivant Mowry est une méthode signalétique des mucopolysaccharides acides. Selon GABE (1968), en l'absence de coloration de fond par la picrofuchsine, ces substances prennent une teinte bleu plus ou moins foncée, tirant parfois sur le vert. Cette coloration est parfaitement élective, ne donne lieu à aucun empâtement, et ses résultats correspondent, dans la majorité des cas, à ceux de la réaction métachromatique.

IV.1.4.2. Histochimie et cytochimie :

A. Les lipides :

La mise en évidence des lipides osmiophiles est réalisée après la fixation par le liquide de Champy. L'acide osmique qu'il contient confère une couleur noire aux lipides ayant une affinité pour cet acide.

Les lipides sont décelés également par d'autres méthodes en pratiquant la coloration par les lysochromes (noir ou rouge soudan) en solution isopropylique (GABE, 1968). Le fixateur est alors le formol de Baker (Formol-calcium) préalablement refroidi à 0°C, avec postchromisation par le bichromate de potassium à 3 % pendant 3 à 7 jours. L'un des avantages de ce fixateur est de mieux conserver les lipides hétérophasiques. Leur insolubilisation vis-à-vis des solvants et la possibilité de soumettre les coupes à l'action de milieu aqueux, sont obtenues par la postchromisation. Cependant ce fixateur présente l'inconvénient de déformer les cellules, qui à mon sens, s'oppose à son emploi en technique de routine après l'inclusion dans la paraffine.

B. Les glucides :

Les composés oxydables par l'acide périodique, notamment les glucides, sont mis en évidence par la réaction acide périodique-Schiff (APS). Les composés APS-positifs sont colorés en rouge.

La méthode de BULMER (1959) à l'APS-dimédon, conseillée par GANTER et JOLLES (1969), permet de différencier le glycogène. Son identification est contrôlée par la comparaison des coupes ayant subi la réaction de façon normale avec des coupes témoins soumises à une digestion enzymatique à la ptyaline (amylase salivaire). Le traitement par le dimédon (diMe-5,5 cyclohexadione-1,3), pratiquée entre l'oxydation des coupes par l'acide périodique et leur traitement par le réactif de Schiff, supprime la réactivité des substances APS-positives autres que le glycogène. Cette méthode est vérifiée sur des tissus riches en glycogène (foie de rat et de poisson); ensuite elle est adaptée au matériel en prolongeant le temps de traitement des coupes à 60°C à 24h dans la solution alcoolique de dimédon, le glycogène est alors coloré en rouge pourpre.

La méthode au carmin de Best a été également utilisée pour l'identification pratique de ce polysaccharide qui est coloré en rouge. Sa spécificité est toutefois mise en doute par MARTOJA et MARTOJA (1967) puisqu'elle colore également le galactogène.

C. Les protéines :

Pour la détection globale des protéines, des essais ont été entrepris par la réaction à l'alloxane-Schiff en faisant varier la concentration du réactif, la température et la durée du traitement. Néanmoins la procédure de Hartig-Zaccharias a donné des résultats positifs. Les protéines "sidérophiles" sont colorées en bleu.

IV.2. Expérimentation en laboratoire :

IV.2.1. Choix des chocs thermiques :

Afin de reproduire expérimentalement les chocs thermiques constatés *in situ*, j'ai soumis des dreissènes pendant une période de 15 jours à des écarts thermiques de +2, +5, et +10°C à quatre époques du cycle annuel, la température de base étant celle de la Moselle (MAX 1) au moment du prélèvement. Des écarts thermiques de même amplitude sont constatés *in situ* dans la station de rejet (MAX 2), et d'autre part, l'écart le plus petit est choisi pour

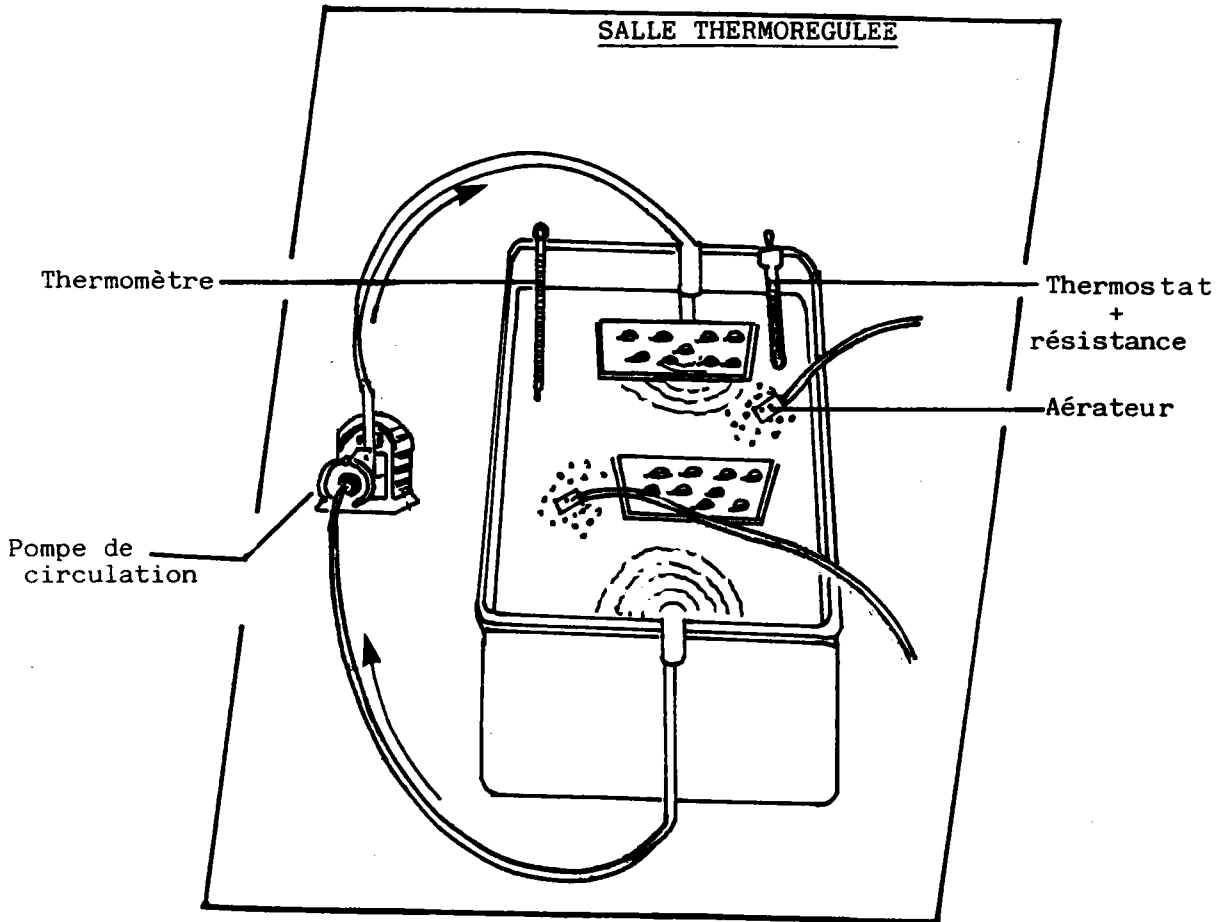


Figure 18 : Schéma de l'unité expérimentale *in vitro* utilisée pour l'étude l'action de la température

pouvoir estimer la température capable d'induire l'activité génitale au moment du repos sexuel. Par ailleurs, dans le contrôle des eaux échauffées, la législation préconise une surveillance obligatoire à partir d'un de $+2^{\circ}\text{C}$ au rejet. L'écart le plus élevé ($+10^{\circ}\text{C}$) est retenu afin d'approcher la limite létale supérieure de l'espèce.

IV.2.2. Dispositif expérimental :

Les individus, prélevés à la station témoin (MAX 1) sont répartis en quatre lots de 20 sujets de la taille "standard" déjà mentionnée. Ils sont placés dans des bacs de 45 litres et acclimatés 48 heures à la température choisie (figure 18). Celle-ci est maintenue constante pendant la durée d'expérience (15 jours) dans une salle climatisée et grâce à des thermostats (à $0,5^{\circ}\text{C}$ près).

Afin d'éviter des fluctuations de température, l'eau est mise en circulation dans un circuit fermé à l'aide de pompes d'un débit de 6 litres/mn. Le taux élevé d'oxygène est maintenu pendant la durée d'expérimentation grâce à des aérateurs; la pénombre est permanente; le pH varie entre 7 et 8,2 suivant la période de l'expérience.

Pour régler le problème du facteur trophique, j'ai préféré utiliser l'eau de la Moselle, thermostatée 24 heures à l'avance à la température requise et renouvelée toutes les 48 heures.

Après la phase d'acclimatation, deux échantillons de 10 individus, destinés aux études histologiques sont prélevés dans chaque lot, la première semaine et la semaine suivante pour la détermination des stades du cycle de reproduction préalablement définis lors de l'étude des animaux témoins.

IV.2.3. Tolérance thermique :

IV.2.3.1. Objectif :

Le but est de déterminer la température létale (L 50) pour les adultes c'est-à-dire celle qui cause 50% de mortalité dans le lot après 24 heures ($\theta\text{L } 50/24 \text{ h}$).

Les expériences ont eu lieu en été. A cette époque la température de l'eau de la station témoin avoisine 15°C .

IV.2.3.2. Techniques :

Les mollusques ramenés au laboratoire, sont placés dans un bac dans l'eau de conduite déchlorée. Ils restent 72 h sans être manipulés à une température de 15°C proche de celle du milieu d'origine.

En vue de déterminer une première gamme approximative de températures létales, j'ai d'abord entrepris un pré-test à quatre températures (20, 25, 30 et 35°C). Ce test préliminaire permet de trouver la fourchette approximative de 0 et 100% de mortalité.

Quatre bacs ont été placés dans une chambre thermorégulée. les conditions d'expériences des chocs thermiques sont maintenues; l'eau déchlorée a un pH qui varie entre 7,2 et 7,8.

Une fois déterminé l'intervalle de températures correspondant à une mortalité de 0 à 100%, le test est affiné dans cet intervalle, dans les mêmes conditions que le test préliminaire.

Le critère de mortalité est le suivant: une moule vivante conserve la coquille bien fermée à la fin de l'expérience, une moule morte a une coquille ouverte et ne réagit pas en la fermant à une excitation mécanique.

Aussi bien pour l'étude des effets des chocs thermiques que pour les tests de θ L 50/24 heures, la méthode utilisée est celle de KENNEDY et MIHURSKY (1971). Elle consiste en une immersion brutale à la température d'expérience et non à une élévation progressive qui est souvent difficile à reproduire dans une série expérimentale.

IV.3. Etudes pondérale et biochimique : (fig. 19)

Après pesée du poids frais des parties molles égouttées, les tissus de 10 individus sont congelés. Par la suite le poids sec (PS) est obtenu par passage à l'étuve à 60°C, jusqu'à l'obtention d'un poids sec constant (72 heures). Le poids des cendres (PC) est obtenu par passage au four à moufle à 500°C pendant deux heures; on obtient par différence (PS-PC) le poids sec sans cendre (PSSC) du lot. La congélation permet une déshydratation plus rapide par perte d'eau consécutive à l'éclatement des cellules.

HISTOLOGIE ET BIOCHIMIE

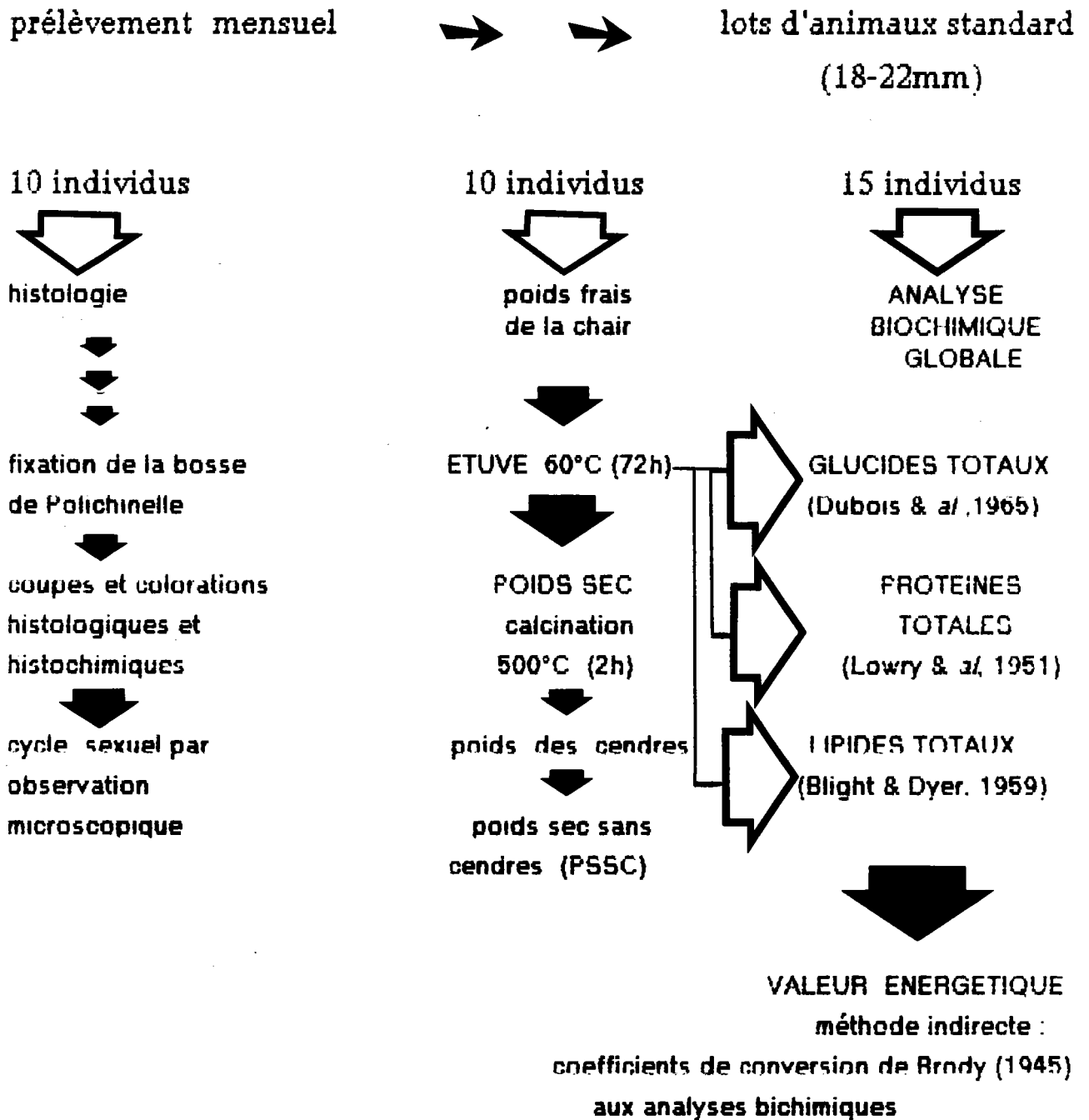


Figure 19 : Enchaînement des traitements des échantillons de dreissènes en vue des études histologiques et biochimiques

Parallèlement à cette étude, un échantillon constitué de la chair de 15 individus congelée et séchée à 60°C, finement broyée, réduite en poudre et homogénéisée à l'aide d'un broyeur électrique, sert aux dosages biochimiques et à l'estimation de la valeur énergétique.

IV.3.1. Glucides totaux :

Le dosage de ces éléments se fait d'après la méthode de DUBOIS *et al.* (1956) selon le protocole utilisé dans la Station Marine d'Endoume, groupe "réseaux trophiques et production"(*) (Centre d'Océanologie de Marseille).

IV.3.1.1. Principe :

Les oses en présence d'acide concentré, le plus souvent sulfurique, donnent un dérivé de furfural (furfuraldéhyde pour les pentoses et hydroxyméthyl-furfuraldéhyde pour les hexoses).

Ces dérivés réagissent avec des composés divers tels que le phénol, l'orcinol, l'anthrone, la cystéine et le N-méthyl carbazol en donnant un dérivé coloré

* Réactifs :

Phénol à 5% (Merck).

Acide sulfurique pur 95% (Prolabo)

D(+)-glucose pour les solutions étalon (Prolabo).

Eau distillée.

IV.3.1.2. Méthode :

On dilue 25 mg de la chair sèche réduite en poudre dans 30ml d'eau distillée. A 1ml de la solution à doser et des étalons, on ajoute 1ml de phénol à 5%. Après agitation, on additionne 5ml d'acide sulfurique concentré, le plus rapidement possible (2 à 3 secondes) et d'un seul jet pour avoir un dégagement de chaleur.

Puis on laisse refroidir à l'abri de la lumière. Ensuite on fait la lecture de la densité optique à 490nm à l'aide d'un spectrophotomètre (Uvikon 810 Kontron).

(*) Je remercie Mr H. MASSE pour m'avoir permis d'effectuer un stage dans son laboratoire, et Mr R. MORCHID pour son aide précieuse

La teneur en Glucides totaux est obtenue grâce à l'emploi d'une courbe étalon réalisée à partir des solutions de D(+)glucose de concentrations connues: les résultats sont exprimés en pourcentage d'équivalent glucose par rapport au poids sec.

Remarque :

Bien que la coloration soit stable pendant cinq heures, il est préférable de faire la lecture le plus tôt possible.

IV.3.2. Protéines totales :

On utilise 25mg de la chair sèche pour estimer la teneur des protéines totales par la méthode de LOWRY *et al.* (1951).

IV.3.2.1. Principe :

En milieu alcalin, les protéines réagissent au phénol de Folin et Ciocalteu en présence d'ions cuivriques pour donner un complexe de teinte bleu. La coloration ainsi obtenue est proportionnelle à la concentration en protéines de l'échantillon.

* Réactifs :

a> Carbonate de sodium anhydre (Na_2CO_3) à 2% dans une solution aqueuse de soude (NaOH) décimale (Prolabo).

b₁> Sulfate de cuivre ($\text{CuSO}_4, 5\text{H}_2\text{O}$) à 0,5% dans l'eau distillée. (Prolabo)

b₂> Tartrate de sodium et potassium ($\text{C}_4\text{H}_4\text{Na}_2\text{O}_6, 2\text{H}_2\text{O}$) en solution aqueuse à 1% (Prolabo).

Toutes ces solutions se conservent environ deux mois à 4°C.

c> 100ml de solution a + 1ml de solution b₁ + 1ml de solution b₂. Ce mélange se conserve quelques heures seulement.

d> Réactif de Folin-Ciocalteu dilué deux fois (Prolabo). Ce produit se conserve plusieurs mois à 4°C.

soude normale (NaOH) (Prolabo).

Sérum-albumine bovine cristallisée et lyophilisée (Merck).

IV.3.2.2. Méthodologie :

On dissout 25mg du matériel sec dans 30ml de soude normale pour avoir une homogénéisation parfaite de la chair. Le mélange est laissé une nuit à la température ambiante dans des tubes bien bouchés.

Après centrifugation à 3000 tours/mn pendant 15mn, le dosage est effectué sur 0,5ml du surnageant.

Dans les tubes de la gamme standard et des échantillons contenant 0,5ml de la solution à doser, on ajoute 0,5 ml d'eau distillée et 5ml de la solution c préparée extemporanément.

Après agitation et une attente de 10mn à la température ambiante, on verse dans chaque tube 0,5ml de la solution d et on homogénéise aussitôt.

On laisse reposer 1h 30mn à température de la salle afin que la coloration atteigne son maximum (elle reste stable quelques heures), puis on lit la densité optique à 700nm.

S'il se produit un précipité blanc, on le fait disparaître par centrifugation à 3000 tr/mn pendant 15mn.

La gamme réalisée pour chaque série d'essais, permet d'obtenir une courbe d'étalonnage linéaire qui sert à évaluer la teneur en protéines totales des échantillons de la série.

Les résultats sont exprimés en équivalents de la protéine sérum-albumine bovine, et en pourcentage du poids sec de la partie molle.

Remarque :

Suivant les recommandations de MALARA et CHARRA (1972), le domaine de linéarité de la courbe étalon est obtenu entre 0 et 200 μ g/l de la protéine dans une solution normale de NaOH.

Certaines séries, ont fait l'objet d'un dosage selon la méthode de BRADFORD (1976)(*) basée sur la fixation du bleu de Comassie brillant G-250 sur les protéines, détectées par une absorption à 595nm. La quantité de protéines est déterminée par comparaison avec une gamme étalon réalisée avec de la sérum-albumine bovine. Les résultats des deux méthodes d'analyse sur le matériel n'ont pas montré de différences significatives, bien que la dernière technique soit plus sensible.

(*) Cette méthode est commercialisée sous forme de kit chez Biorad.

IV.3.3. Lipides totaux :

On utilise 100mg de la partie molle sèche pour doser les lipides totaux par la méthode gravimétrique de BLIGH et DYER (1959).

- Méthode :

Dans un tube contenant 100mg de matériel sec, on ajoute dans l'ordre :

3ml d'eau distillée.

10ml de méthanol.

5ml de chloroforme (Merck).

On laisse agir quelques minutes, puis on broie le mélange à l'ultraturax. On rince le broyeur et le tube avec 3,5ml du mélange chloroforme/méthanol/eau (3/3/1), puis on laisse reposer 15mn.

On ajoute 5ml de chloroforme et on poursuit le broyage, puis on rince avec 3,5ml du mélange chloroforme/méthanol/eau (3/3/1).

On verse sur le mélange final 5ml d'eau distillée, on le passe rapidement sur un filtre GF/C Whatman préalablement trempé dans le mélange 3/3/1, puis on rince le tube avec 30ml d'un mélange chloroforme/méthanol/eau (1/1/1).

La filtration se fait dans une ampoule à décanter sous vide léger, puis on attend la séparation des phases qui peut durer 24h.

Enfin le poids des lipides est obtenu après évaporation à sec et sous vide léger de l'extrait lipidique de couleur brun-clair. Il est exprimé en pourcentage du poids sec de la partie molle.

IV.3.4. Valeur énergétique :

Pour déterminer la valeur énergétique de la partie molle, les résultats des dosages biochimiques sont convertis en cal/mg en appliquant les coefficients de BRODY (1945): 4,10 pour les glucides, 5,65 pour les protéines et 9,10 pour les lipides.

RESULTATS ET DISCUSSION

Températures moyennes mensuelles des stations

MAX 1
MAX 2

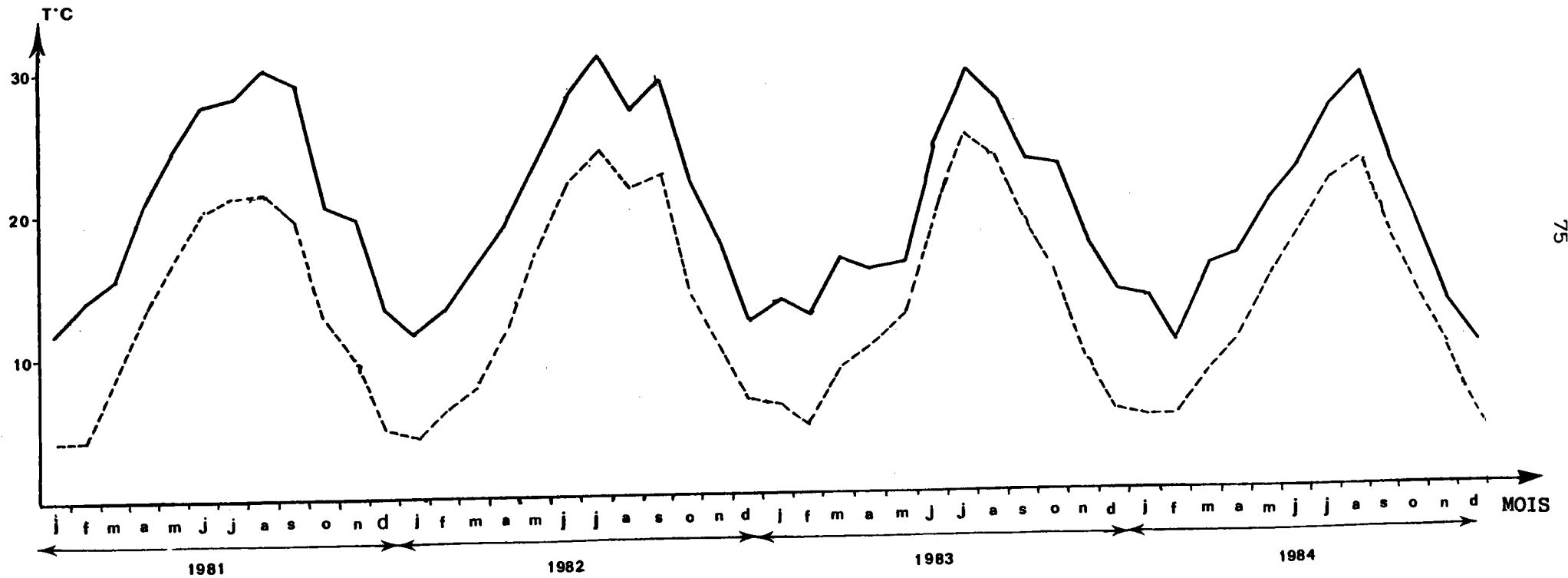


Figure 20-1: cycle de la température annuelle dans les stations de La Maxe (données EDF)

RESULTATS ET DISCUSSION

Première partie

ETUDE SUR LE SITE DE LA MAXE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE SEXUEL DE *DREISSENA POLYMORPHA*. APPROCHE EXPERIMENTALE DE LA TOLERANCE THERMIQUE

I. CONDITIONS DU MILIEU :

I.1. La température :

Les relevés thermiques quotidiens ont été gracieusement mis à ma disposition par les "services du contrôle de l'échauffement des eaux" de la centrale EDF de La Maxe. Ils concernent la température des eaux du canal d'amenée (MAX 1) et du canal de rejet (MAX 2). Leur analyse montre que, jusqu'en 1984, alors que la centrale est en production continue, l'écart thermique ($\Delta\theta^{\circ}\text{C}$) est en moyenne de $+7^{\circ}\text{C}$ et qu'il est constant dans le temps (fig. 20.1).

Depuis 1984, il s'est avéré que la centrale a un régime discontinu. L'écart thermique entre les deux stations n'est plus constant et on peut assister à des chocs thermiques en dents de scie illustrés par la figure 20.2.

Pendant l'année d'étude 1984-1985, on peut préciser l'évolution de la température par la figure 20.3. La phase de type hivernal de janvier à mars est caractérisée par des températures comprises entre $+2$ et $+6^{\circ}\text{C}$ pour la station témoin, $+9$ et $+14^{\circ}\text{C}$ pour la station MAX 2. La phase estivale, de juillet à octobre, est caractérisée par des températures maximales de $+23$ et $+30,3^{\circ}\text{C}$ respectivement aux stations MAX 1 et MAX 2. Entre ces deux phases, les types printanier et automnal peuvent présenter des températures intermédiaires et particulièrement passagères dans la station MAX 2 de "type échauffé".

L'année 1984-1985 a présente un hiver particulièrement rigoureux puisque l'on a observe une prise en glace de la couche superficielle des eaux dans la station témoin.

Températures moyennes et maximales journalières enregistrées dans les stations d'étude

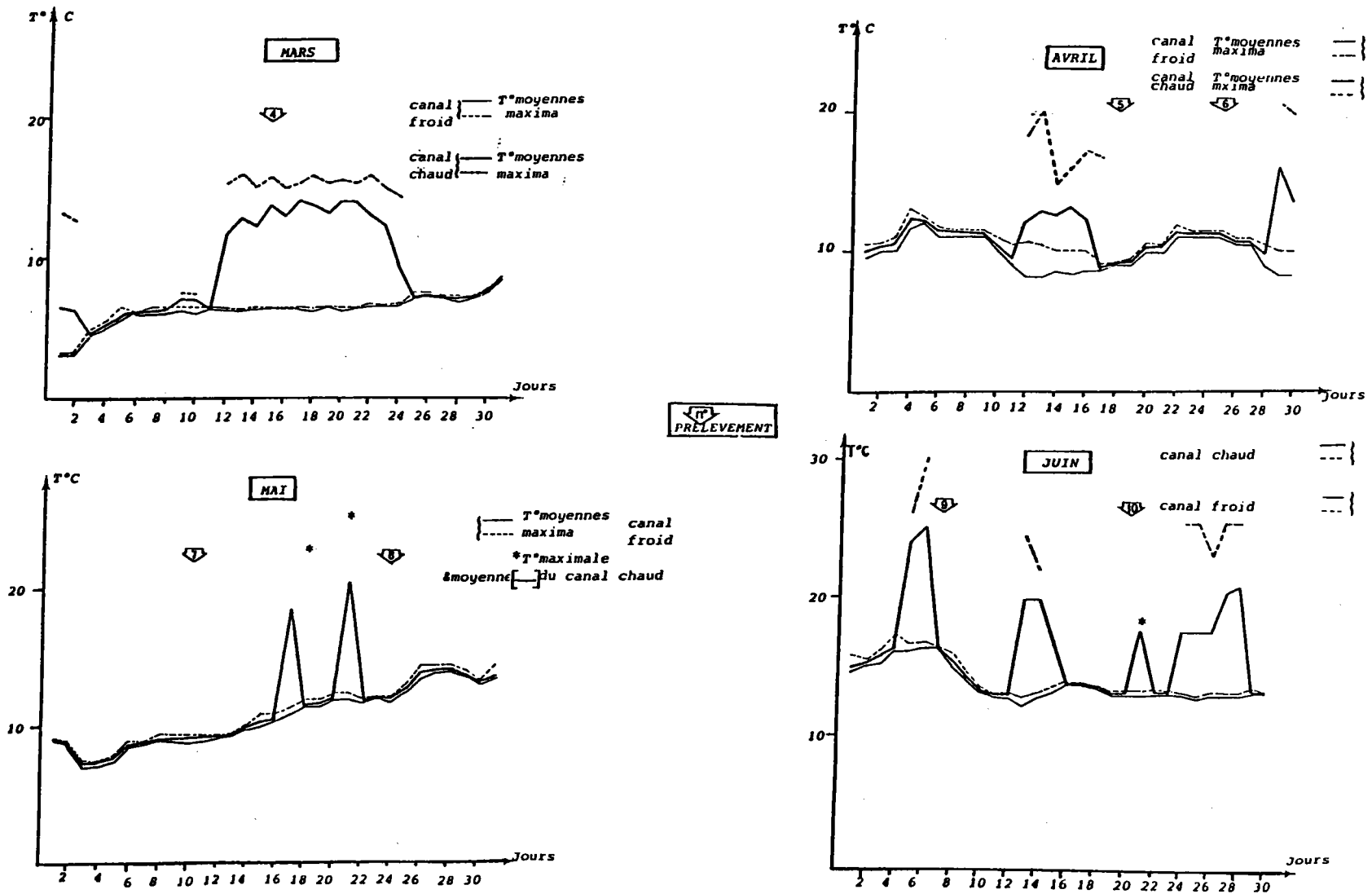


Figure 20-2: Exemples de chocs thermiques constatés pendant les mois de mars, avril, mai et juin 1985 dans le site de La Maxe

On note une variabilité thermique des eaux de la station MAX2, variabilité évaluée par l'évolution du moyen mensuel entre les deux stations (tableau ci-dessous).

MOIS	1984			1985									1986		
	N	D	J	F	M	A	M	J	Ju	A	S	O	N	D	J
θmoyen°C	+3,3	+4,7	+6,8	+5,9	+5,3	+3,4	+9,7	+6,2	+2,8	+3,8	+4,2	+5,1	+6,5	+5,7	+4,8

L'écart moyen ($\Delta\theta$) entre les températures mesurées au niveau des deux stations est de $+5,2 \pm 1,7^\circ\text{C}$, mais il peut varier de façon ponctuelle entre $+9,7^\circ\text{C}$ (en mai 1985) et $+2,8^\circ\text{C}$ (en juillet 1985).

I.2. Données sur le potentiel nutritif des stations d'étude:

I.2.1. Matière en suspension et turbidité :

Les teneurs en matières en suspension sont faibles (10 à 25 mg/l en moyenne) ne dépassant pas 50 mg/l. Ce sont des valeurs normales pour cette catégorie de rivière.

Les valeurs de turbidité (disque de Secchi) dans les eaux de la Moselle, en amont de l'usine, et celles des stations choisies pour cette étude sont relativement constantes. La transparence ne dépasse pas 0,60 m à l'exception des périodes de crues où la charge de matière en suspension augmente, ce qui réduit la pénétration de la lumière dans l'eau.

I.2.2. L'oxygène dissous :

Durant l'année 1977-1978, PACKA-TCHISSAMBOU (1979) a montré que le pourcentage de saturation en oxygène dissous varie entre 40% et 90% au niveau de la station MAX 1.

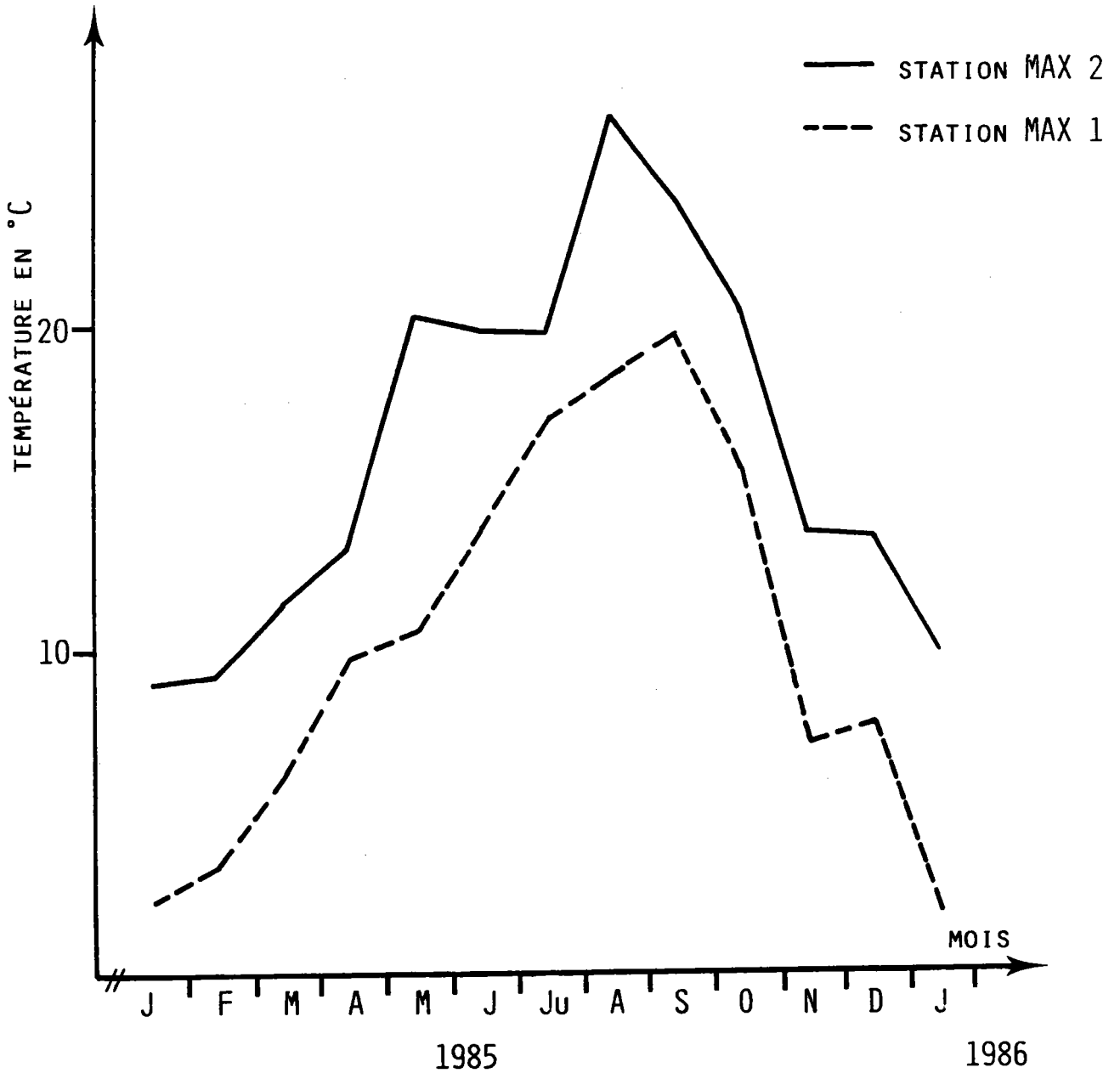


Figure 20-3: Températures moyennes mensuelles dans les stations d'étude

A la sortie des condenseurs (MAX 2), ce pourcentage est généralement plus élevé qu'à l'entrée. En dehors de l'été, on peut enregistrer des valeurs comprises entre 75 et 113% (PIHAN, 1976). Ainsi contrairement à l'effet Newel de la température sur la dissolution de l'oxygène, les eaux échauffées de La Maxe sont bien oxygénées, comparativement au canal froid, du fait du brassage des eaux au rejet.

I.2.3. Les pigments chlorophylliens :

L'intérêt des mesures de la chlorophylle.a (Chl.a) a pour but d'avoir des indications sur la biomasse phytoplanctonique des eaux superficielles et d'apprécier, de manière indirecte, le taux de production primaire (accroissement de la biomasse).

Au cours d'un travail réalisé en majeure partie sur le terrain, SADROLASCHRAFI (1980) a trouvé que la Moselle a un taux en Chl.a de 5 à 10 μ g/l, avec une moyenne annuelle de 30 μ g/l . Des pics estivaux de concentrations en Chl.a sont fréquemment observés avec plusieurs pics successifs en 1976, année particulièrement chaude.

Le même auteur a montré que les variations moyennes des concentrations en Chl.a pendant trois années consécutives sont très fortement liées à celles de la température. Elle sont très faibles entre les stations MAX 1 et MAX 2 (respectivement de 35 et 36 μ g/l). Le réchauffement rapide de l'eau des condenseurs de l'usine n'entraîne pas de variations immédiates des concentrations en Chl.a dans la station MAX 2, mais se révèle sensible au niveau de la production d'oxygène photosynthétique.

Récemment, GIGLEUX (communication personnelle) a fait des mesures de Chl.a dans les eaux du bassin de rétention. Alors que la centrale ne fonctionnait plus, les variations des teneurs en Chl.a de l'eau de la lagune sont semblables à celles décrites par SADROLASCHRAFI (1980) avec quelques différences. En effet, les valeurs extrêmes de Chl.a pendant la période de mai 1987 à juin 1988, sont de 0,5 μ g/l en décembre 1987 et janvier 1988 et de 37 μ g/l en juillet et septembre 1987. Les conditions climatiques

	ECHELLES PROPOSÉES POUR <i>MYTILUS EDULIS</i>			ECHELLE ADOPTÉE POUR <i>D. POLYMORPHA</i>	
	LUBET (1959)	SEED (1969)		SEXE FEMELLE	SEXE MÂLE
REPOS SEXUEL	STADE 0	STADE 0		STADE 0	
MULTIPLICATION DES GONIES	STADE I	I	STADES DE DÉVELOPPEMENT	STADE IA	
DÉBUT DE GAMÉTOGÉNÈSE	STADE II	II		STADE IA Pr S	STADE IB
GAMÉTOGÉNÈSE ACHEVÉE	STADE III A1	III		STADE IA S	STADE II
ÉMISSION POSSIBLE DES GAMÈTES	STADE III A2	IV		STADE IA Post S	STADE III
		V		STADE E	
PONTES ET SPERMATIONS ONT LIEU	STADE III B	IV	STADES DE PONTE		
		III			
		II			
RESTAURATION DE LA GONADE ET DU TISSU DE RÉSERVE <u>INTERTUBULAIRE</u>	STADE III C	I	PERSISTENCE DES TUBULES GERMINAUX MAIS RECONSTITUTION DU TISSU DE RÉSERVE <u>INTRATUBULAIRE</u>		

Tableau III : Tableau comparatif des nomenclatures du cycle sexuel de *Mytilus edulis* avec la nomenclature proposée pour *D. polymorpha*

pendant l'année 1988 ne sont pas particulièrement froides et dès la fin du mois d'avril 1988, les teneurs en Chl.a sont déjà assez élevées (63 μ g/l).

II. CYCLE SEXUEL DE REFERENCE DE *DREISSENA POLYMORPHA* :

II.1. Position du problème :

Plusieurs auteurs ont étudié le cycle sexuel chez les mollusques lamellibranches et ont proposé différentes nomenclatures pour son déroulement (LUBET, 1959 chez *Mytilus edulis*; LUCAS, 1965 chez *Chlamys varia*; SEED, 1969 chez *M. edulis*; KENNEDY, 1977 chez *M. edulis aoteanus*; KELLEY et al., 1982 chez *M. californianus*; BRALEY, 1984 chez *Crassostrea echinata*, BROUSSEAU, 1984 chez *Anomia simplex*, CROCHARD, 1985 chez *Dreissena polymorpha* et GUSTAFSON et al. 1987 chez *Solemya reidi*).

Après intercomparaison j'ai retenu deux nomenclatures du cycle génital de la moule marine *M. edulis* :

- celle de LUBET (1959) extrapolée de la chronologie établie par CHIPPERFIELD (1953) (in LUBET, 1959) qui propose quatre stades, le dernier étant subdivisé en quatre sous stades (tableau III). Cette classification est la plus globale.

- celle de SEED (1969) qui permet d'assigner à chaque individu, un stade d'évolution gonadique. Elle comprend trois stades principaux. Le stade de repos sexuel, le stade "développement" subdivisé en cinq et le stade "Ponte" en quatre ce qui porte le nombre total de stades à dix (tableau III).

Comme dans toute classification, les limites entre ces stades ne sont pas strictes, le passage de l'un à l'autre est progressif et par conséquent la distinction est assez artificielle, laissant place à une certaine subjectivité.

L'établissement d'un cycle sexuel annuel se fonde sur l'étude histologique de la gonade et la fréquence de l'apparition des jeunes classes dans la population. On peut ainsi déterminer les séquences du cycle sexuel et repérer les périodes probables d'émission des gamètes.

La démarche histologique en vue d'établir une nomenclature identifiant les différentes phases du cycle sexuel de *D. polymorpha* est absente dans la littérature; les classifications

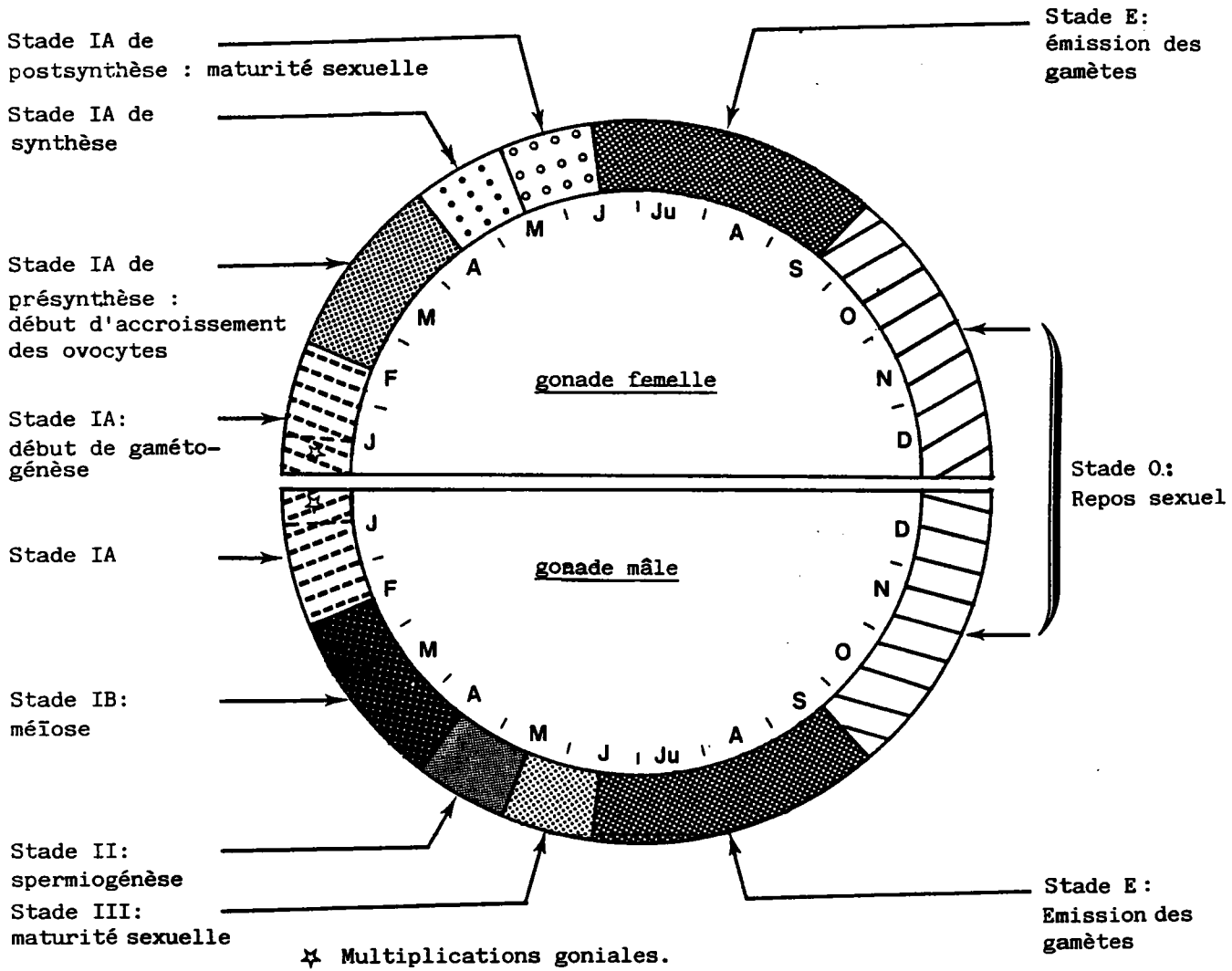


Figure 21 : Chronologie des différentes phases du cycle sexuel de *Dreissena polymorpha*

antérieurement proposées par les auteurs ont été modifiées pour décrire le cycle sexuel de ce lamellibranche.

II.2. La gonade adulte : (pl I.2 et I.3) :

L'organisation de la gonade consiste aussi bien chez les mâles que chez les femelles, en de nombreux tubules, localisés dans la masse viscérale qui contient également des diverticules digestifs et de l'hépatopancréas. Ces tubules montrent une diversité dans la forme et la taille; ils sont délimités par une mince enveloppe épithéliale.

Un "tissu interstitiel" intertubulaire entoure ces tubules qui contiennent des cellules germinales à différentes stades de la gamétogénèse. Elles peuvent être reconnues par leur forme, leur taille et par les figures nucléaires. Durant la période hivernale qui correspond à la phase de repos, les tubules peuvent être complètement obstrués par des cellules claires qui forment le "tissu de réserve" intratubulaire.

II.3. Description du cycle sexuel annuel de *D. polymorpha* dans les conditions de la station témoin de La Maxe :(fig. 21)

Dans cette nomenclature proposée pour décrire le cycle sexuel de *D. polymorpha*, mis à part trois stades communs, les deux premiers (0 et IA) et le dernier (E), elle diffère pour les mâles et les femelles (tableau III). Les figures 23 et 24 résument respectivement les stades de la spermatogénèse et de l'ovogénèse.

II.3.1. Stade 0 : "stade de repos sexuel"

Il s'étend de la fin de l'été au début de l'hiver. L'évolution principale concerne l'élaboration du tissu de réserve intratubulaire. Ce phénomène commence peu après l'émission des gamètes mûrs.

LEGENDE DE LA PLANCHE I

- 1 : Structure histologique de la gonade infestée par les sporocystes (S) de *Bucephalus polymorphus*. Il y a accumulation des lipides osmiophiles dans la paroi des tubules infestés (flèche).

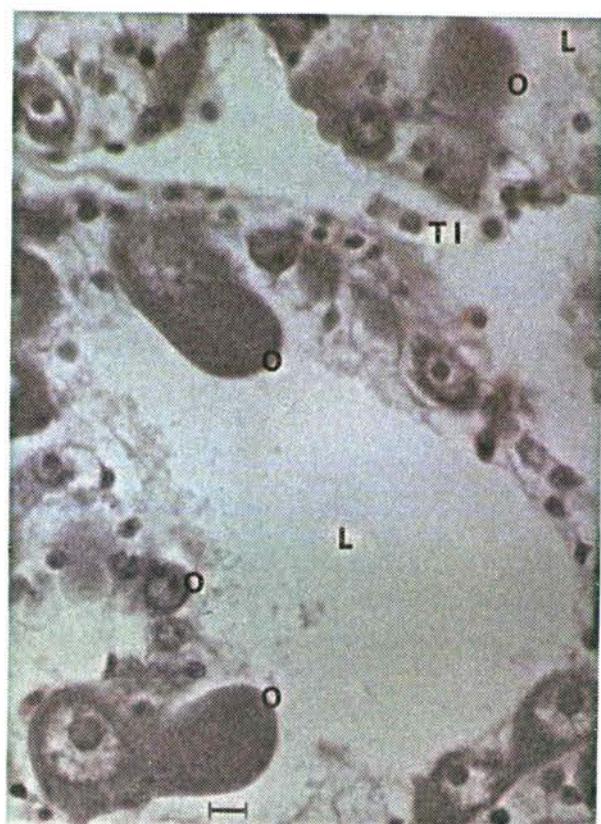
Organisation de la gonade chez *D. polymorpha*

- 2 : Gonade femelle: tubules renfermant des ovocytes en développement (O).
- 3 : Gonade mâle: Evolution centripète de la spermatogénèse (flèche). (cg) cellules germinales
- L: lumière du tubule; TI: tissu interstitiel (intertubulaire)

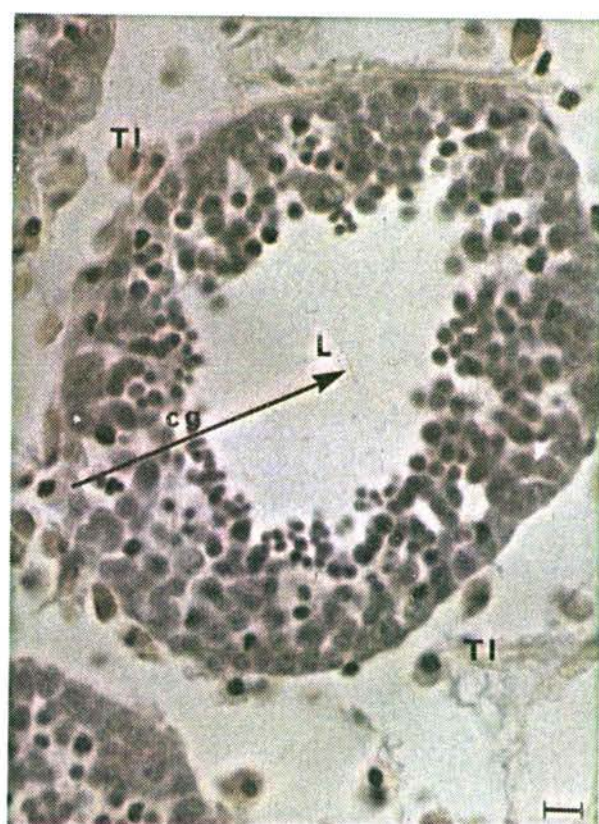
Le tiret représente 10 μm



1



2



3

II.3.1.1. Gonades mâles :

L'émission des spermatozoïdes n'affecte pas la totalité du stock (pl II.1). Les tubules sont le lieu d'une désorganisation tissulaire. Les cellules de la lignée spermatogénétique dont l'évolution méiotique a été arrêtée, habituellement en position périphérique, sont progressivement rejetées vers l'axe du tubule, et se mélangent aux spermatozoïdes résiduels (pl II.2). Les figures histologiques observées montrent qu'il existe une activité phagocytaire intratubulaire par les "macrophages". On assiste également (pl II.3) à un épaississement de la paroi tubulaire montrant un épithélium prismatique à cytoplasme clair. Il s'agit du tissu de réserve intratubulaire. Les spermatogonies et quelques spermatocytes I sont intercalés au sein de ce tissu d'abord lacuneux et qui subit un développement en fin du stade 0.

II.3.1.2. Gonades femelles :

L'évolution est comparable, la ponte n'affecte pas tous les ovocytes mûrs, quelques sections de tubules en contiennent un ou deux tandis qu'en majorité elles sont vides (pl II.4).

Dès le début du mois de septembre, on assiste à une lyse des ovocytes non pondus qui présentent une dégénérescence lipidique (pl II.5). Parallèlement ces cellules se trouvent soumises à l'action des "macrophages" qui phagocytent essentiellement les constituants cytoplasmiques des ovocytes résiduels. Ces derniers n'attaquent pas la matière nucléaire ce qui fait qu'on peut rencontrer des noyaux "libres" dont le cytoplasme a été phagocyté (pl II.6).

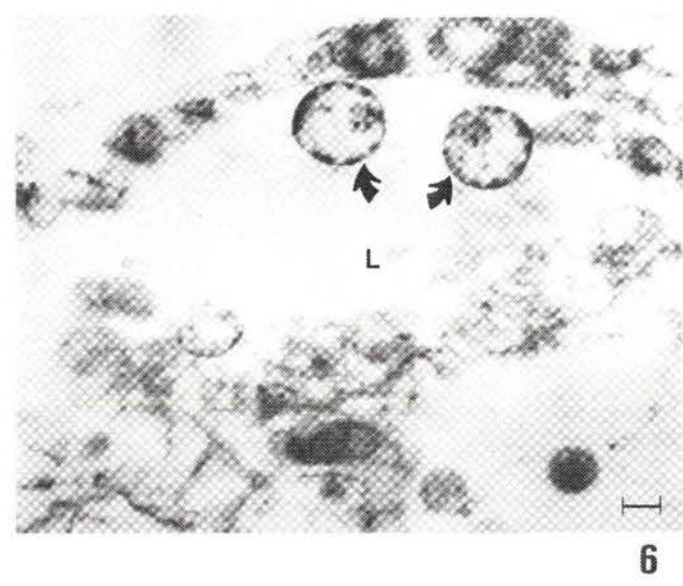
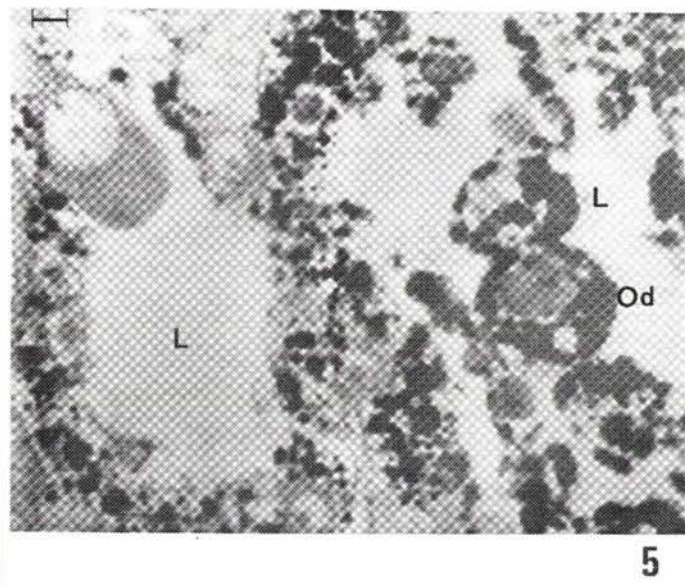
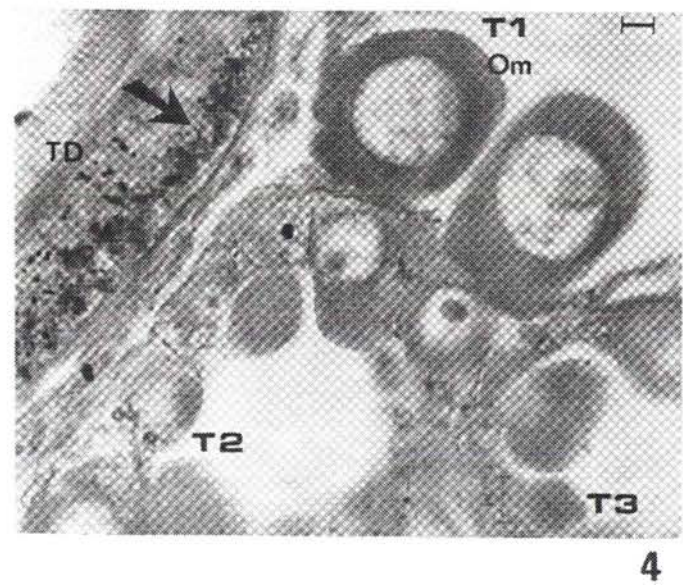
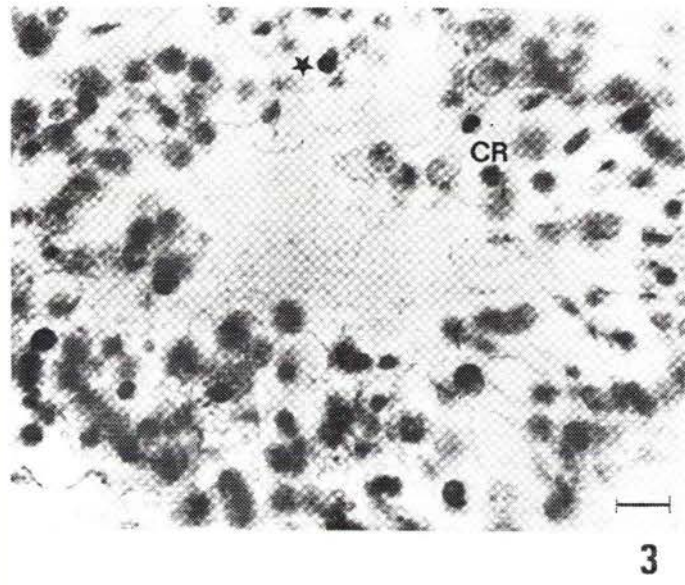
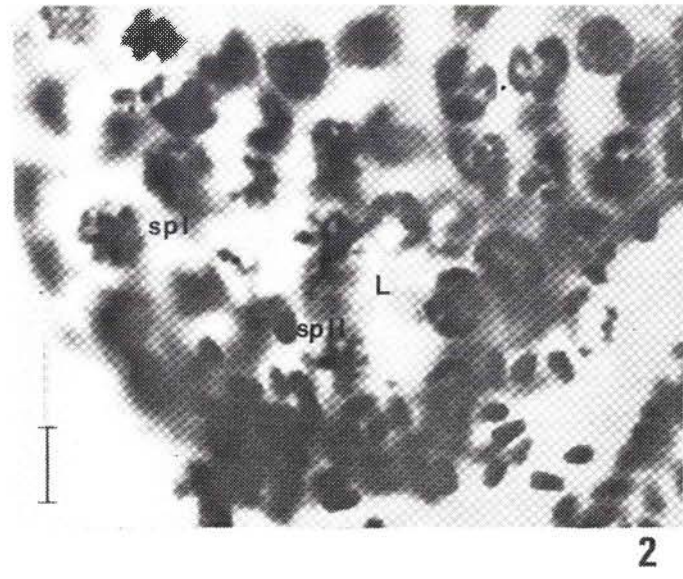
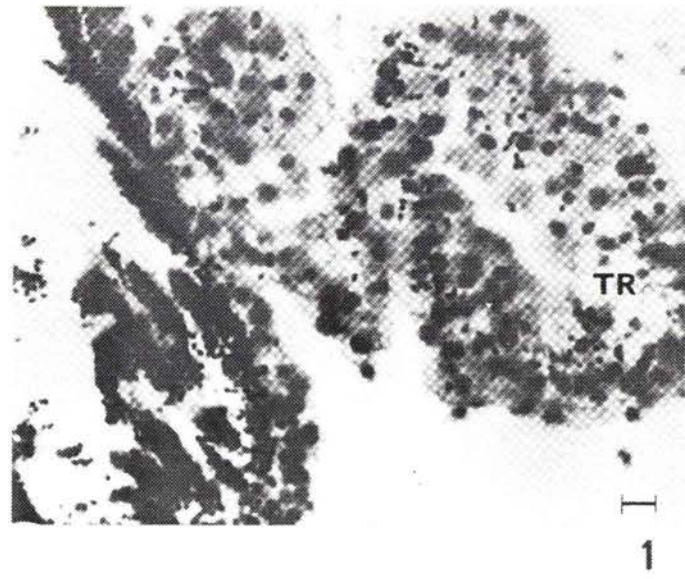
La paroi des tubules est formée par un épithélium prismatique formé de cellules claires encore peu développées avec en intercalation des cellules plus colorables qui forment la génération des jeunes ovocytes de l'année suivante (pl III.1,2). Les ovogonies sont difficiles à discerner. La présence des jeunes ovocytes laisse supposer que quelques mitoses goniales se sont déjà produites.

LEGENDE DE LA PLANCHE II

- 1 : Gonade mâle: stade 0
 Sections de tubules presque vidés de spermatozoïdes (spz); le tissu de réserve intratubulaire (TR) commence à se développer.
- 2 : Gonade mâle: stade 0
 Dans la lumière du tubule (L), on reconnaît les spermatocytes I (spcI) et les spermatocytes II (spcII). Il sont situés normalement à la périphérie de celui-ci.
- 3 : Gonade mâle: stade 0
 Tubule montrant l'épaississement de l'épithélium prismatique composés par des cellules à cytoplasme clair (étoile), ce sont les cellules de réserve (CR).
- 4 : Gonade femelle: stade 0
 Sections de tubules ovariens qui sont dépourvus d'ovocytes mûrs (Om) (T2 et T3), alors que d'autres en contiennent un ou deux (T1). Il y a accumulation de gouttelettes lipidiques osmiophiles (flèche) dans la section du diverticule du tube digestif (TD).
- 5 : Gonade femelle: stade 0
 Sections de tubules ovariens qui montrent des ovocytes en dégénérescence lipidique (Od).
- 6 : Gonade femelle: stade 0
 Sections de tubules ovariens de faible diamètre montrant des noyaux libres (flèches); le cytoplasme ovocytaire a été phagocyté par des "macrophages".

L: lumière du tubule

Le tiret représente 10 μ m



Il y a peu d'évolution à l'entrée de l'hiver, on retrouve des ovocytes en lyse, accompagnés de macrophages dans certains tubules ovariens dont les parois montrent une accumulation des lipides osmiophiles (pl III.3,4).

II.3.2. Stade IA : "initiation de la gamétoγένèse"

Les observations réalisées fin janvier et au début du mois de février montrent une reprise de l'activité génitale.

II.3.2.1. **Gonades mâles :**

Après la période hivernale, lorsque les eaux se réchauffent, il y a reprise de l'activité gamétogénétique. Le testicule montre une reconstitution du pseudoépithélium tubulaire, ce qui correspond à une spermatogénèse ayant déjà atteint un certain degré d'évolution. On assiste à des mitoses goniales; la phase de faible accroissement spermatocytaire a lieu. La plupart des spermatocytes I entrent en prophase réductionnelle (préméiose) et forment une à deux assises périphériques (pl III.5,6).

Les spermatogonies sont de petites cellules de 3 à 4 μ m de diamètre (fig. 22), avec un cytoplasme clair, peu abondant, ayant un noyau de 2 à 3 μ m. La coloration au trichrome de Masson permet de différencier les sexes car ces cellules sont plus sombres que les ovogonies.

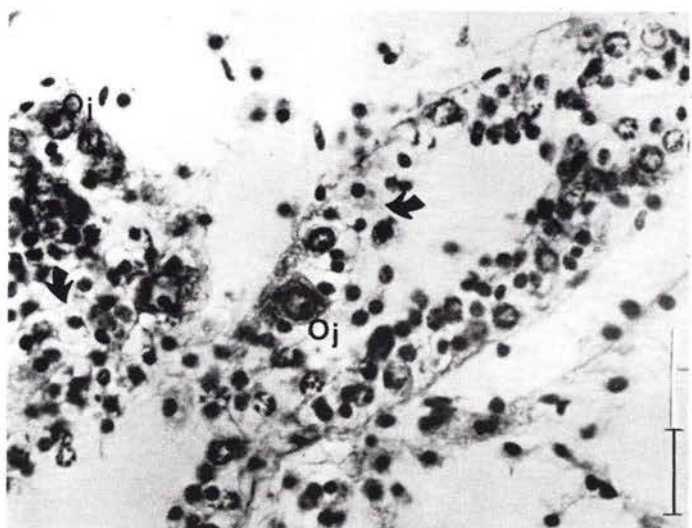
Les spermatocytes de premier ordre sont identifiables grâce aux images nucléaires de la mitose hétérotypique, les stades observables sont : leptotène, pachytène et diacinèse. Ils ont une taille de 5 à 6 μ m avec un noyau de 3 à 4 μ m de diamètre (pl IV.1 et fig. 22); le stade spermatocyte II est fugace.

On peut déjà repérer quelques spermatides chez certains individus, mais ce sont surtout les stades antérieurs (spermatogonies et spermatocytes I) qui sont plus nombreux. Aucun spermatozoïde n'est décelé dans la lumière des tubules (pl IV.2).

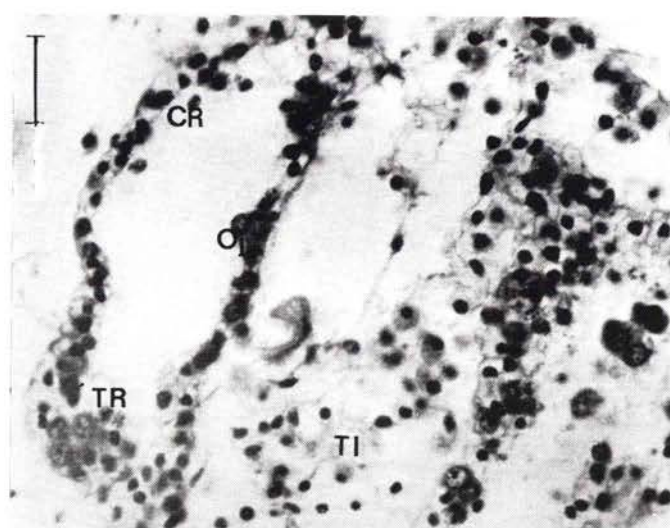
LEGENDE DE LA PLANCHE III

- 1 : Gonade femelle: Fin du stade 0
 Sections de tubules ovariens avec de très jeunes ovocytes (Oj) qui coexistent avec l'épithélium prismatique intratubulaire (flèche).
- 2 : Gonade femelle: Fin du stade 0
 Le tissu interstitiel (TI) entoure les tubules ovariens, ceux-ci montrent le développement de jeunes ovocytes (Oj). Le tissu de réserve (TR) est au début de sa résorption, il contient des cellules de réserve (CR) à noyau dense.
- 3,4: Gonade femelle: Stade 0
 Section de tubule ovarien réduit à un faible diamètre. Le tissu de réserve (TR) est développé, il renferme des gouttelettes lipidiques osmiophiles (flèches). Le tissu interstitiel (TI) est lâche. Oj: jeune ovocyte.
- 5 : Gonade mâle: Stade IA
 Début de la spermatogénèse: mitoses spermatogoniales (flèches). spg: spermatogonie; spI: spermatocyte de premier ordre.
- 6 : Gonade mâle: Stade IA
 Anaphase réductionnelle (flèche). On compte une à deux assises de spermatocyte I (spI).

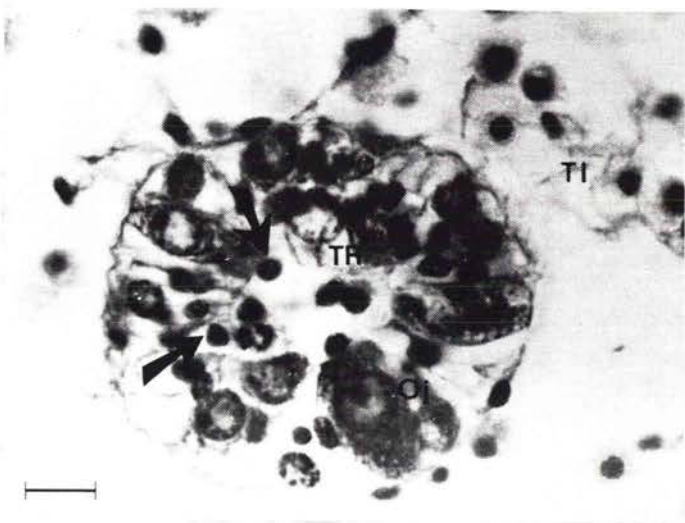
Le tiret représente 10 μm



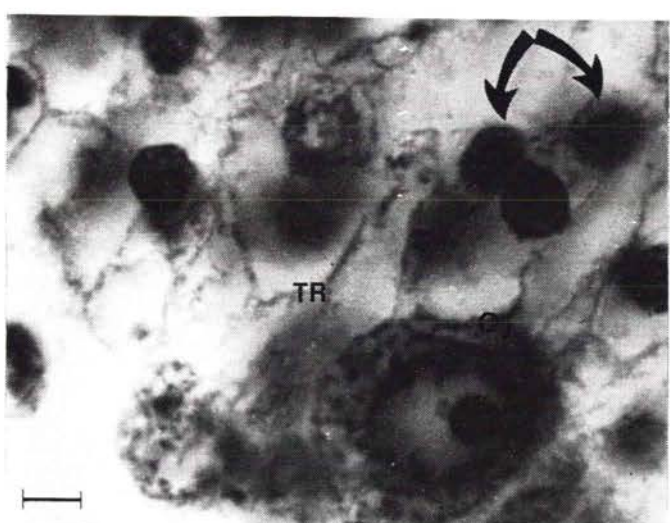
1



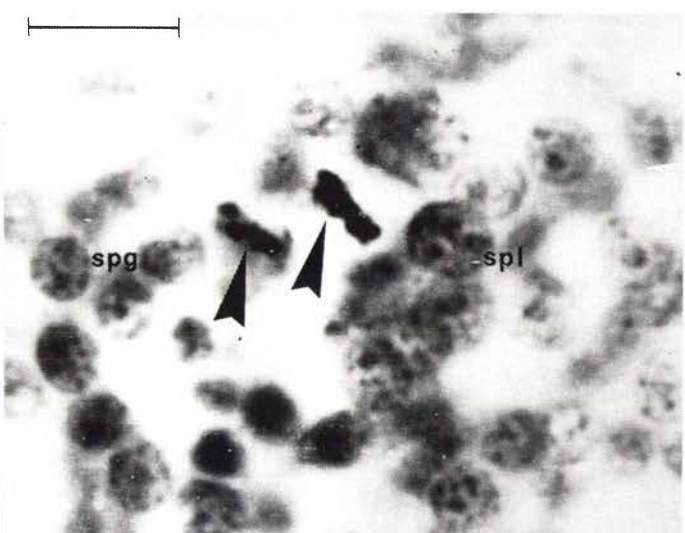
2



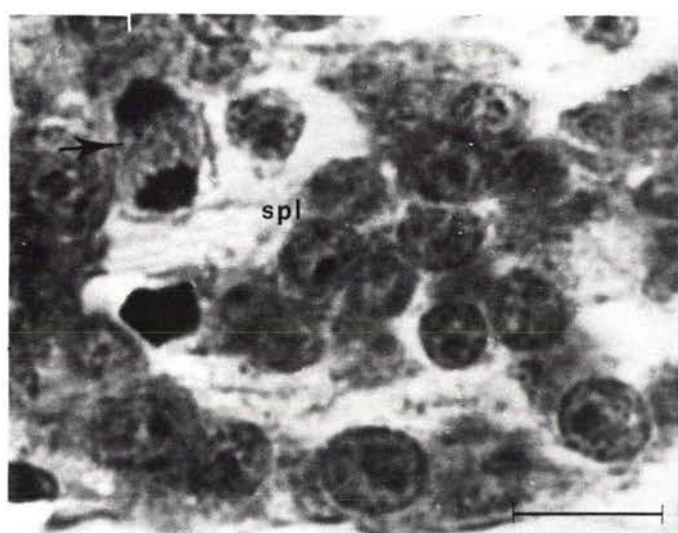
3



4



5



6

II.3.2.2. Gonades femelles :

Les sections des tubules ovariens ont une lumière obstruée par le réseau des cellules de réserve. Les tubules présentent un début d'évolution ovogénétique, matérialisée par la multiplication des ovogonies (observation cependant rare) et surtout le début d'accroissement de certains ovocytes primaires atteignant une taille de 15 à 20 μ m de diamètre et un noyau de 6 à 7 μ m (pl IV.3). Les cellules de réserve intratubulaires présentent encore d'importantes réserves de grains lipidiques osmiophiles.

Commencent ensuite les phases de développement et de maturation pour lesquels je traiterai d'abord la gonade mâle puis la gonade femelle.

* Gonades mâles :

II.3.3. Stade IB : la méiose

La méiose prend place dès le début du printemps et se traduit par une évolution rapide dans les tubules spermatiques. Ce sont surtout les premiers stades de la spermatogénèse (spermatogonies, spermatocytes I, spermatocytes II et quelques spermatides) qui constituent la paroi des tubules. De nombreuses figures de méiose sont aisément reconnaissables (pl IV.4).

Les spermatocytes de deuxième ordre, de durée de vie plus brève sont difficilement décelables. Ce sont des petites cellules de 2 à 3 μ m de diamètre; le noyau de 1 à 2 μ m présente une chromatine dense (fig. 22).

Les spermatides forment des cellules mesurant de 2 à 3 μ m de long (fig. 22) à différentes étapes de la spermiogénèse.

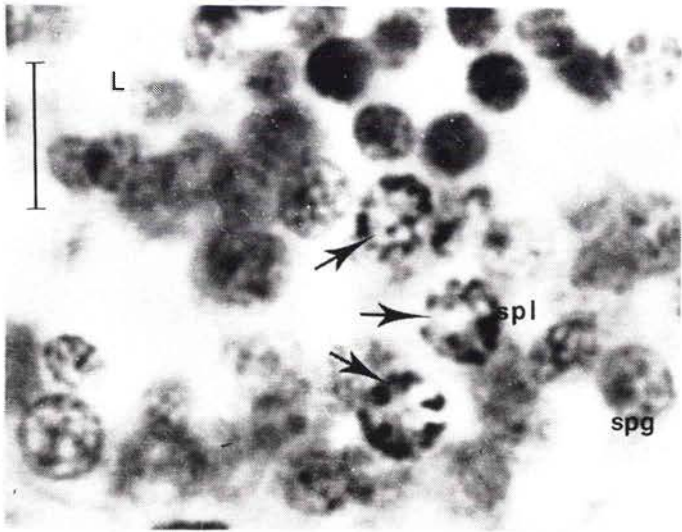
II.3.4. Stade II : Spermiogénèse

On peut identifier ce stade dès la fin du mois d'avril. Après une évolution nette des tubules spermatiques, l'épaisseur des différentes assises cellulaires des sections tubulaires, montre une augmentation due à la multiplication du nombre des spermatides et

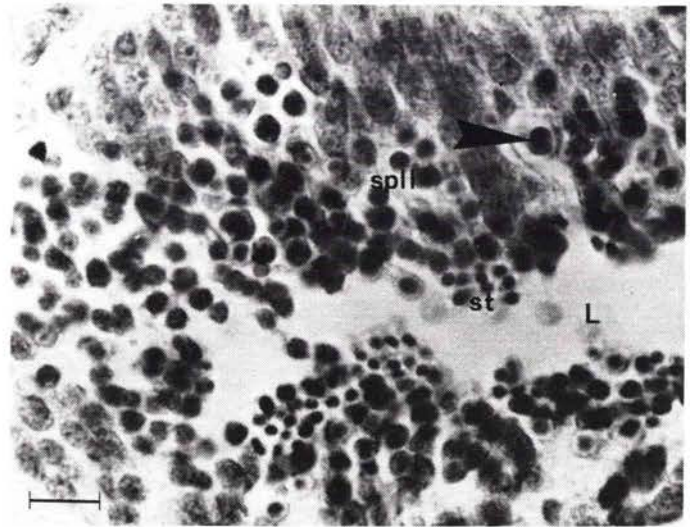
LEGENDE DE LA PLANCHE IV

- 1 : Gonade mâle: Stade IA
Figures de prophase réductionnelle (flèches). spg: spermatogonie; spI: spermatocyte I.
- 2 : Gonade mâle: Stade IB
Section de tubule spermatique montrant la télophase II de la méiose (flèche) et l'apparition des premiers spermatides (st). spcII: spermatocyte II.
- 3 : Gonade femelle: Stade IA
Sections de tubules ovariens avec le début d'accroissement ovocytaire (O). Le tissu de réserve a disparu de la lumière des tubules (L). TD: diverticule du tube digestif.
La flèche indique les gouttelettes de lipides osmiophiles dans la paroi des tubules.
- 4 : Gonade mâle: Fin du stade IB
Section d'un tubule spermatique montrant l'apparition des spermatocytes (spcII) et des spermatocytes I en prophase (flèche).
- 5 : Gonade mâle: Stade II
Section d'un tubule spermatique montrant toute la lignée germinale mâle. Apparition des spermatozoïdes (spz). On note la réduction des premières étapes de la spermatogénèse. spg: spermatogonie; spI: spermatocyte I; spII: spermatocyte II; st: spermatide.
- 6 : Gonade mâle: Stade III
Sections de tubules spermatiques qui montrent les spermatozoïdes (spz) occupant une grande partie de la lumière du tubule. Ils sont disposés en travées rayonnantes avec une réduction maximale des premières étapes de la spermatogénèse.

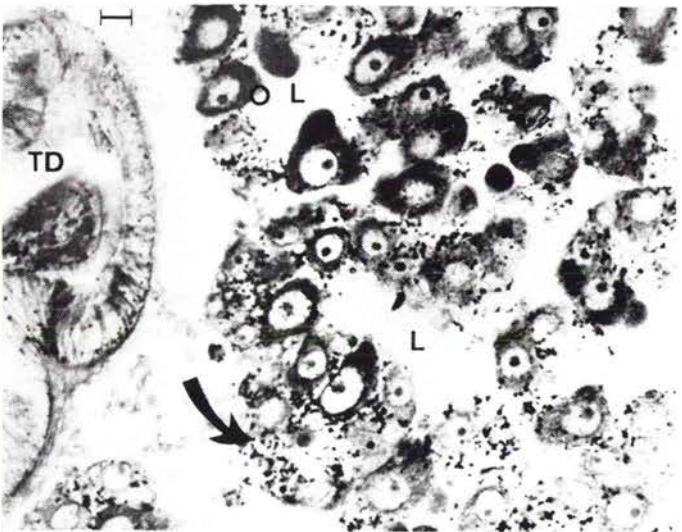
Le tiret représente 10 μ m



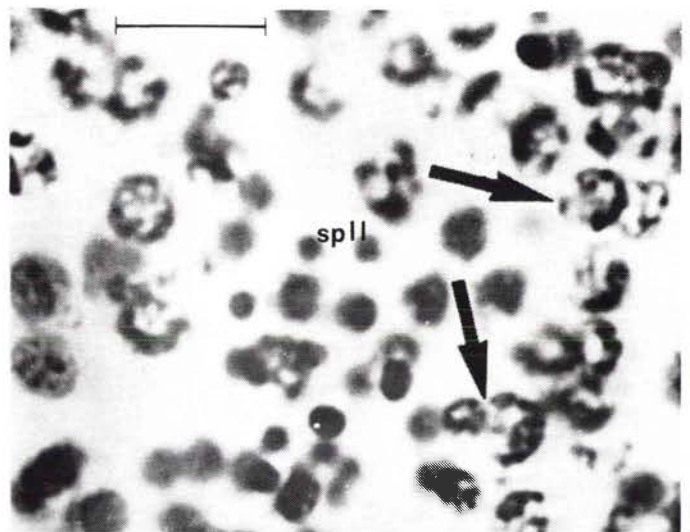
1



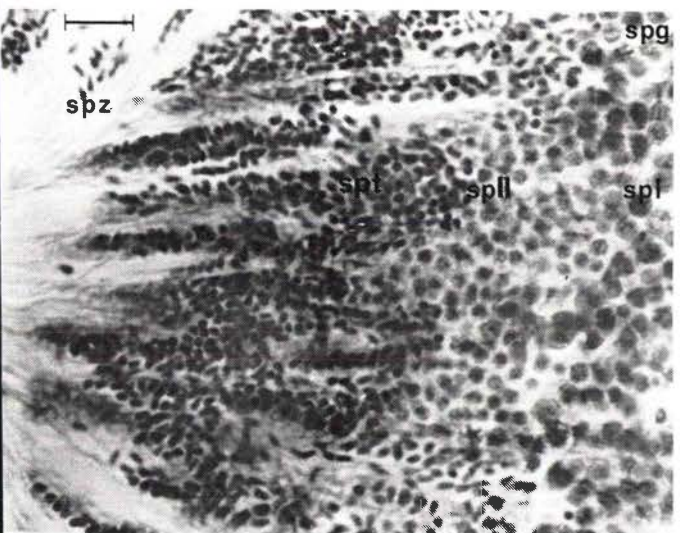
2



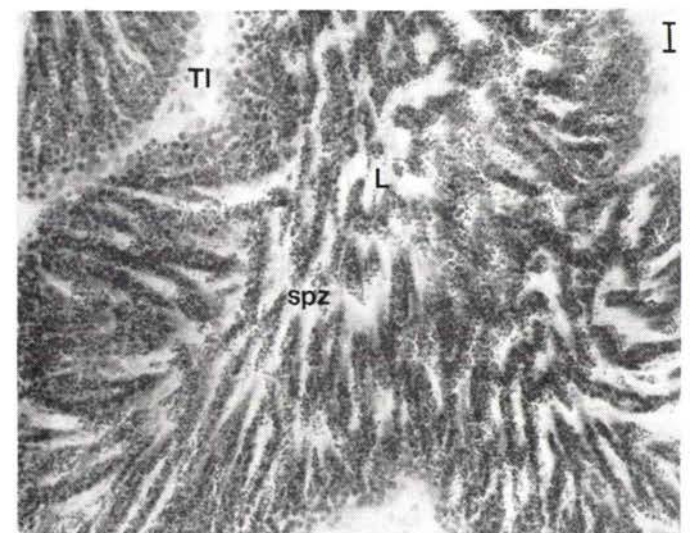
3



4



5



6

à l'apparition des spermatozoïdes. L'évolution est centripète, c'est-à-dire que l'on observe de la périphérie vers le centre des tubules, la lignée germinale complète: spermatogonies, spermato-cytes I et II, spermatides et des spermatozoïdes (pl IV.5); ce qui indique que les cycles spermatogénétiques se succèdent en un même lieu du tubule.

II.3.5. Stade III : état de maturité

Les tubules spermatiques ne laissent qu'une place restreinte au tissu interstitiel. Ils montrent une réduction du nombre des premiers stades de la spermatogénèse au profit des spermatozoïdes qui occupent presque toute la lumière des tubules. Les spermato-cytes I et II sont rares, ce qui signifie une interruption des poussées spermatogénétiques.

Les gamètes sont disposés en travées rayonnantes, les flagelles sont dirigés vers l'axe du tubule (pl IV.6). A la périphérie des tubules, des spermatogonies constituent le stock de réserve de la lignée germinale.

Cet état de maturité peut être observé chez la plupart des dreissènes dès la première quinzaine du mois de juin.

L'étude ultrastructurale du spermatozoïde de *D. polymorpha* (CROCHARD, 1985) montre qu'il est comparable à celui des autres lamellibranches où les divers constituants obéissent au même plan d'organisation. Longitudinalement, il mesure environ 4µm de la pointe de l'acrosome jusqu'à l'extrémité de la partie distale de la pièce intermédiaire (FRANZEN, 1983). La tête a une forme grossièrement conique avec une vésicule acrosomique caractéristique dans la partie antérieure. La pièce intermédiaire comprend une couronne de quatre mitochondries sphériques (ou cinq selon FRANZEN (1983)) à crêtes relativement rectilignes. Entre les mitochondries, se place la racine flagellaire. Le flagelle proprement dit montre une structure classique avec neuf doublets périphériques et un doublet, axial.

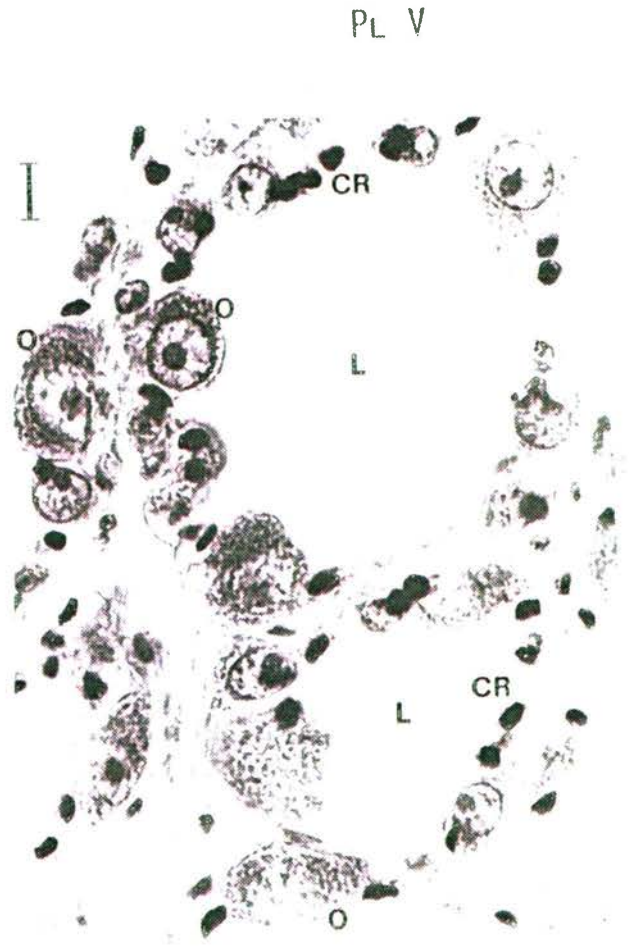
LEGENDE DE LA PLANCHE V

- 1 : Gonade femelle: Stade IA Pr S
 Dans les sections de tubules ovariens, les ovocytes (O) sont en stade de présynthèse avec le premier dépôt de gouttelettes lipidiques osmiophiles à la base de ceux-ci (flèches).
- 2 : Gonade femelle: Stade IA Pr S
 La lumière (L) des tubules ovariens est bien dégagée. Il y a peu de cellules de réserve (CR). Les ovocytes (O) sont en stade de présynthèse.
- 3 : Gonade femelle: stade IA Pr S
 Le tissu de réserve persiste encore dans la paroi des tubules. Le volume des ovocytes (O) s'accroît. L: lumière du tubule; ovg: ovogonie; TI: Tissu interstitiel.
- 4 : Gonade femelle: Stade IA Pr S
 Persistence du tissu de réserve (TR) avec l'avancement de la vitéllogénèse des ovocytes. Apparition des ovocytes en hernie (Oh).

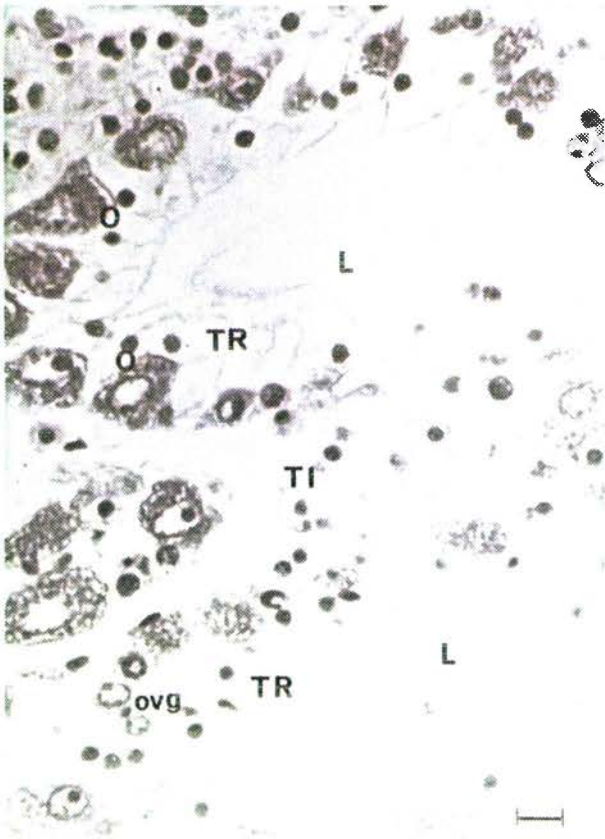
Le tiret représente 10 μ m



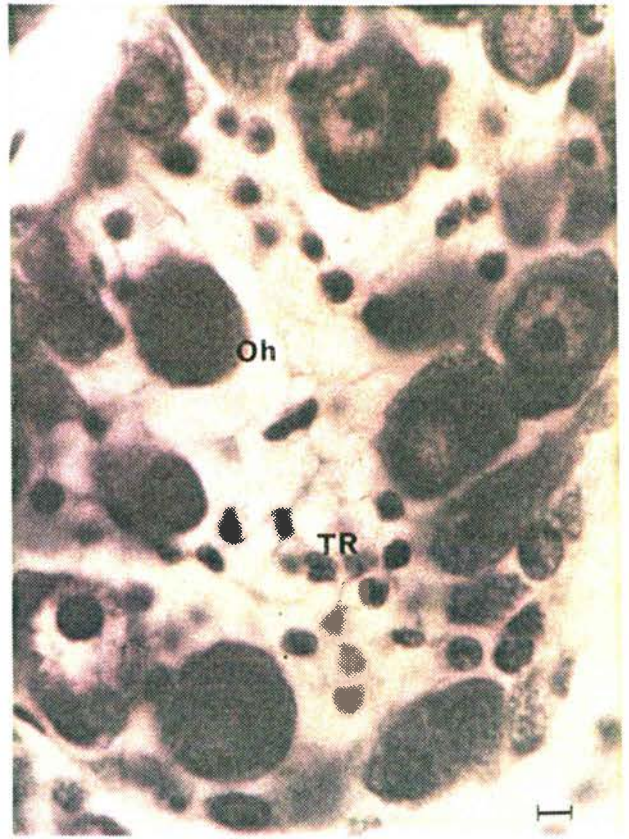
1



2



3



4

* Gonades femelles :

II.3.6. Stade IA de "présynthèse" : (IA Pr S)

Ce stade est observable chez les femelles dès le début du printemps. Il se traduit par la croissance ovocytaire avec un début de dépôt de vitellus sous forme de gouttelettes lipidiques osmiophiles (pl V.1). Les ovocytes en stade de présynthèse font saillie dans la lumière des tubules, la base d'attachement à la paroi de ceux-ci est plus grande. D'après HOUTEVILLE (1974) et PIPE (1987), leur apparition serait synchrone, chez *M. edulis*, avec l'apparition des microvillosités sur la membrane ovocytaire. Chez *D. polymorpha*, CROCHARD (1985), par des études ultrastructurales, a mis en évidence ces microvillosités qui augmentent la surface d'échange ovocytaire avec l'extérieur du côté de la lumière du tubule. L'ovocyte en stade de présynthèse (fig. 22) évolue solitairement entouré de cellules intratubulaire. Son cytoplasme est fortement basophile et homogène; le nucléole est acidophile (pl V.2,3).

Cette phase de présynthèse pouvant d'ailleurs, pour le même individu avoir atteint un degré important, dans les tubules où persiste encore en grande partie le réseau des cellules de réserve. Dans ce cas la "présynthèse" se poursuit activement entraînant une perte d'homogénéité pour le cytoplasme et le nucléole des ovocytes qui atteignent un diamètre de 45µm dans leur plus grand axe; le noyau mesure 15µm (pl V.4 et pl VI.1).

Dans d'autres tubules, le réseau des cellules intratubulaires parait presque entièrement résorbé, la croissance ovocytaire étant à son début. Le diamètre des ovocytes atteint en moyenne 30µm et de 11 à 12µm pour le noyau) (pl VI.2).

II.3.7. Stade IA de synthèse : (IA S)

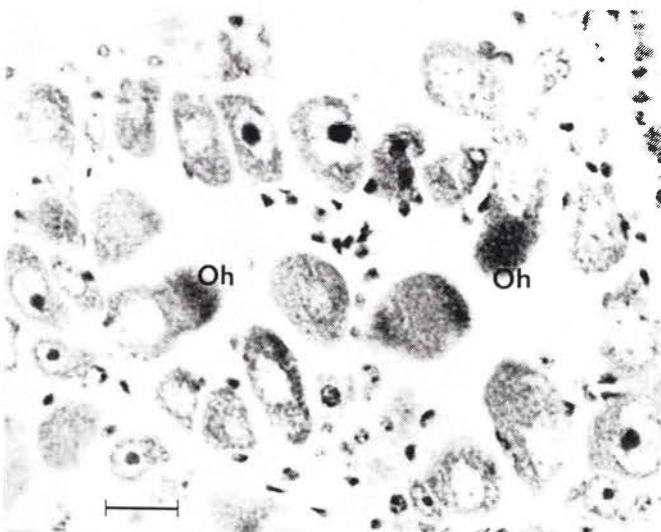
Durant ce stade qui peut durer de la fin du mois d'avril jusqu'à mi-mai, on observe un accroissement de tous les ovocytes que l'on rencontre à diverses étapes de la vitellogénèse :

- ovocyte en stade de synthèse présentant une forme en hernie dans sa partie apicale (fig. 22).

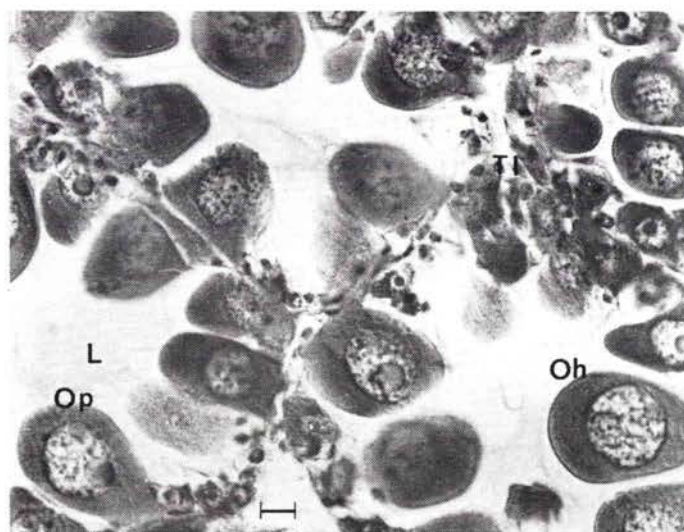
LEGENDE DE LA PLANCHE VI

- 1 : Gonade femelle: Stade IA S
Section d'un tubule qui montre des ovocytes en vitéllogénèse. Oh: ovocyte en hernie
- 2 : Gonade femelle: Stade IA S
Tubules montrant la forme pédonculée que peuvent prendre les ovocytes en fin de vitéllogénèse (Op) et la réduction du tissu interstitiel (TI)
- 3 : Gonade femelle: Stade IA S
Cellules nourricières (CN flèches) sur les parois de l'ovocyte (O). Elles accompagnent celui-ci dans son développement.
- 4 : Gonade femelle: Stade IA Post S
Dans les tubules ovariens, on observe l'état de maturité structurale des ovocytes; la gangue (g) entoure les ovocytes mûrs (Om)
- 5 : Gonade mâle: Stade E
Les travées rayonnantes des spermatozoïdes (spz) disparaissent dans la section du tubule spermatique. Les spermatocytes I et II (spI et sp II) se trouvent dans la lumière (L) du tubule.
- 6 : Gonade mâle: Fin du stade E
Tubule spermatique montrant les "macrophages" (M) qui phagocytent les spermatozoïdes résiduels (spz r). Il y a aussi accumulation de lipides osmiophiles à la périphérie du tubule dans les cellules de réserve (CR) (flèches).

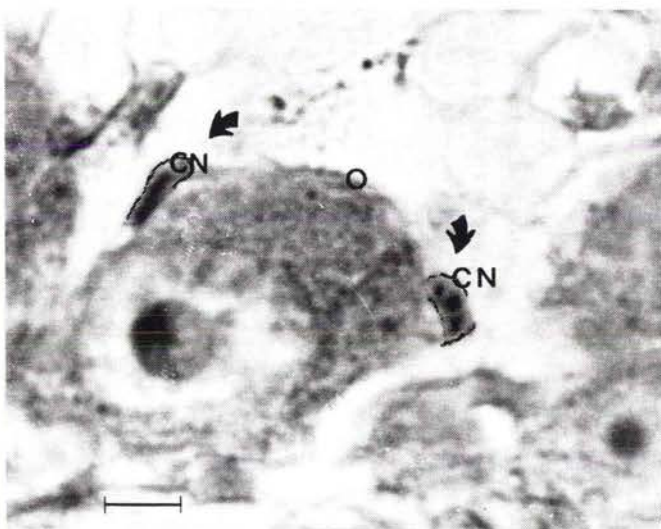
Le tiret représente 10 μ m



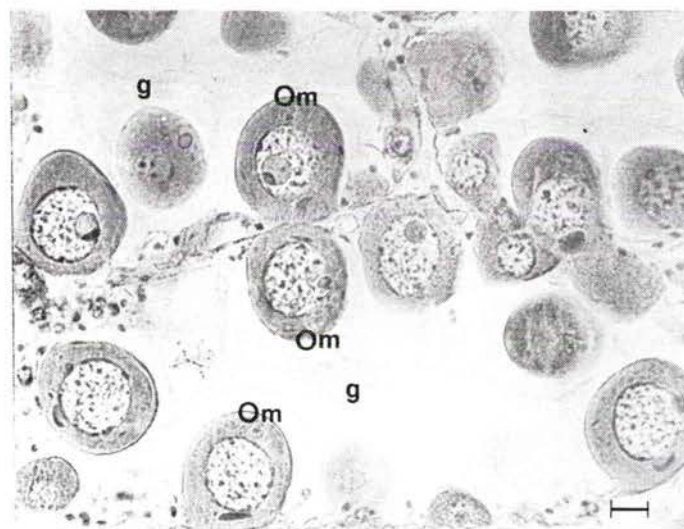
1



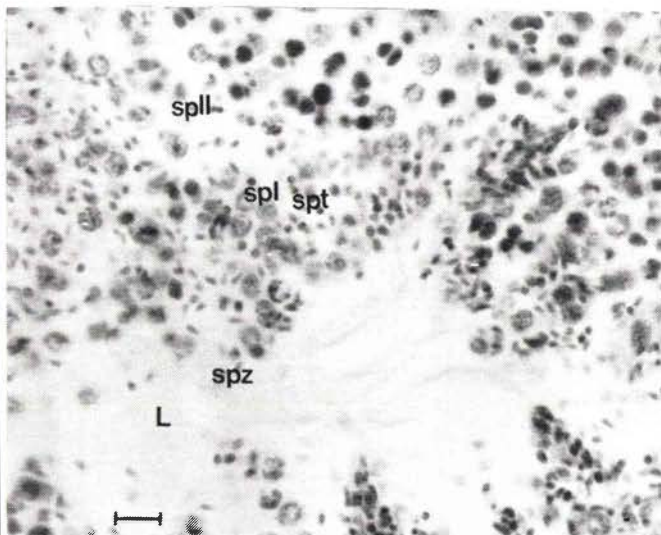
2



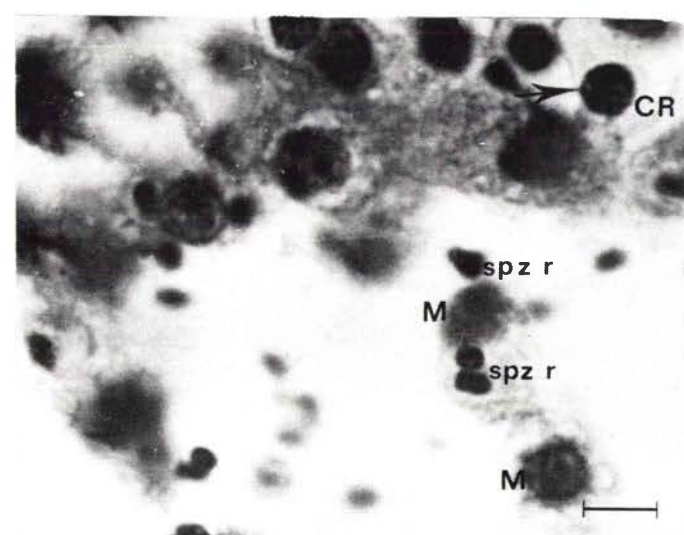
3



4



5



6

- ovocyte déjà en stade de postsynthèse, à évolution rapide prenant une forme en poire. Il est attaché à la paroi du tubule par un pédoncule ovocytaire étroit (fig. 22).

Cette phase de vitellogénèse est précédée par la régression du réseau des cellules de réserve intratubulaires, celles-ci participent vraisemblablement aux premières étapes de la nutrition de l'ovocyte I (stade IA de présynthèse). Mais par la suite, on peut observer la poursuite de la croissance ovocytaire en l'absence de ces cellules. Il semble que la vitellogénèse se poursuive alors grâce à l'intervention de cellules différentes, coniques à noyau dense (pl VI.3). Ces cellules (généralement deux) n'entourent pas totalement les ovocytes I en stade de postsynthèse rapide (seuls types d'ovocytes qui s'accompagnent de ces cellules) et de ce fait elles peuvent être considérées comme des cellules nourricières.

Par la suite, la plupart des individus montrent des tubules de grande section, les ovocytes continuent leur développement, l'accroissement de taille produit des cellules sphériques dont le diamètre le plus courant est de $60\mu\text{m}$ (exceptionnellement $70\mu\text{m}$); celui du noyau étant compris entre 30 et $35\mu\text{m}$. Il présente souvent un nucléole de 10 à $15\mu\text{m}$. Ce dernier possède parfois une coiffe d'une coloration plus intense par rapport au reste du nucléole. Ce remaniement morphologique pourrait être dû à une forte activité biochimique.

A la fin de l'ovogénèse, les cellules nourricières régressent et disparaissent.

II.3.8. Stade IA de postsynthèse : (IA Post S)

Enfin, lorsque le diamètre de l'ovocyte atteint au maximum $70\mu\text{m}$, celui du gamète femelle et de ses annexes est de l'ordre de $100\mu\text{m}$ (ovocyte en stade de postsynthèse (fig. 22)). En effet cette cellule s'entoure d'une gangue translucide.

Les limites de cette gangue, mises en évidence par la coloration au trichrome de Masson, montrent que les tubules sont obstrués par les gamètes, cela peut d'ailleurs aboutir à une déformation de ceux-ci qui apparaissent alors polygonaux par compression mutuelle (pl VI.4).

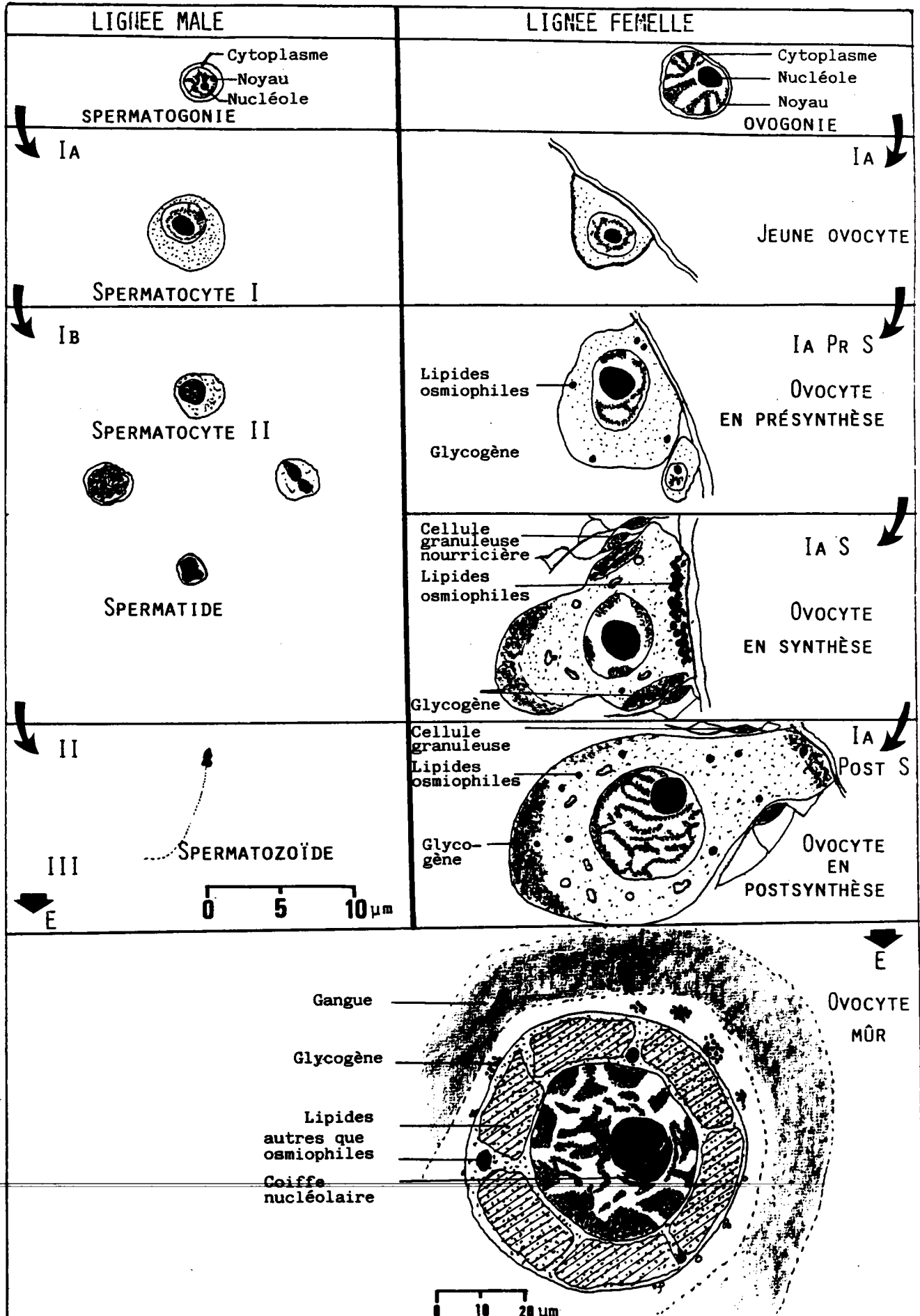


Figure 22 : *D. polymorpha*: Comparaison de développement des lignées male et femelle

LEGENDE DE LA FIGURE 23

CN	: Cellule nourricière
CR	: Cellule de réserve
g	: Gangue
L	: Lumière du tubule ovarien
M	: "Macrophage"
O	: Ovocyte
Od	: Ovocyte en dégénérescence lipidique
Oh	: Ovocyte en hernie
Op	: Ovocyte pédonculé
Oj	: Ovocyte jeune
Or	: Ovocyte résiduel
ovg	: Ovogonie
TI	: Tissu interstitiel
TR	: Tissu de réserve

Les mitoses ovogoniales sont symbolisées par des flèches

Remarque

Du stade 0 au stade IA Post S, le diamètre des tubules augmente avec la résorption du tissu de réserve et la diminution du volume occupé par le tissu interstitiel. Parallèlement, les ovocytes s'accroissent.

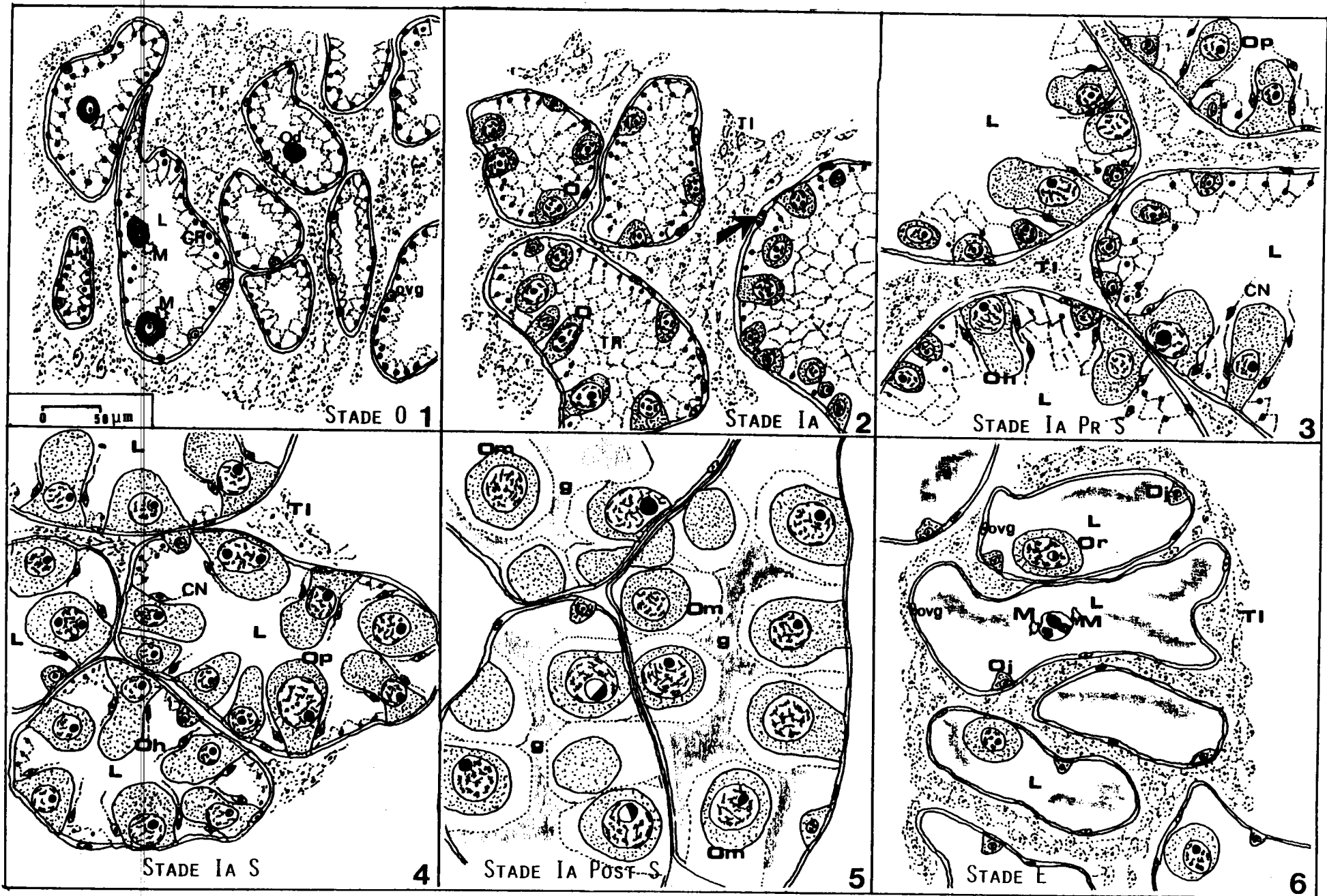


Figure 23 : *D. polymorpha*: schéma de synthèse de l'ovogénèse et de l'évolution du tissu intertubulaire

LEGENDE DE LA FIGURE 24

L	: Lumière du tubule spermatique
spg	: Spermatogonie
spI	: Spermatoocyte de premier ordre
spII	: Spermatoocyte de deuxième ordre
spt	: Spermatides
spz	: Spermatozoides
TI	: Tissu interstitiel
TR	: Tissu de réserve

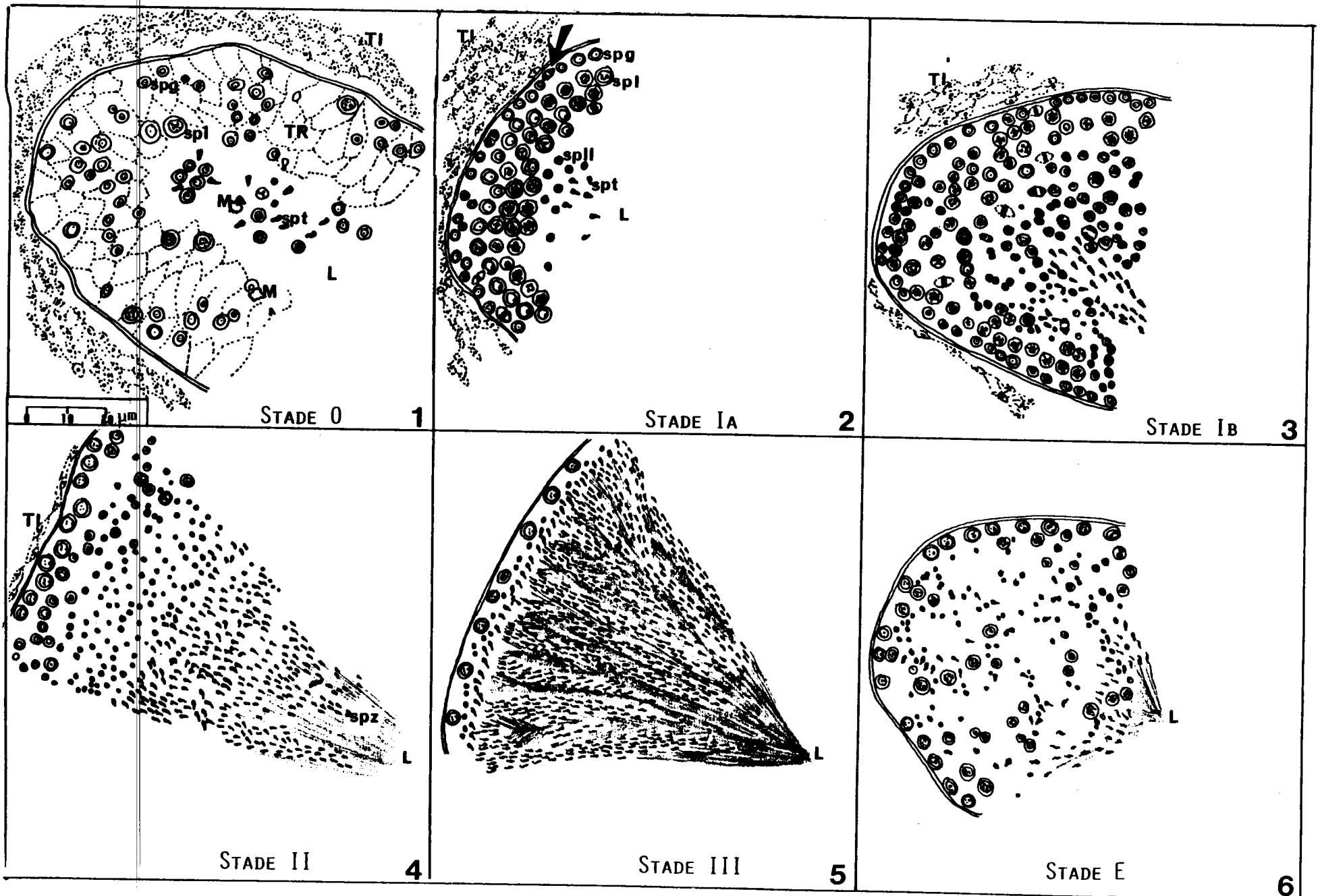


Figure 24 : *D. polymorpha*: schéma de synthèse de la spermatogénèse et de l'évolution du tissu intertubulaire

Cet état de maturité est atteint chez un grand nombre d'individus à la fin du mois de mai, et surtout la première quinzaine du mois de juin.

II.3.9. Stade E d'émission des gamètes : (E)

L'émission des gamètes peut être constatée dès mi-juin, elle se poursuit durant tout l'été.

II.3.9.1. **Gonades mâles:**

Après l'émission des spermatozoïdes, on trouve des tubules dont la paroi est formée de spermatocytes et de spermatides moins serrés et moins régulièrement disposés (pl VI.5).

A la fin de ce stade, on peut voir dans la lumière des tubules des macrophages phagocytant les spermatozoïdes résiduels non évacués (pl VI.6). Parallèlement on assiste à une réduction maximale du tissu interstitiel intertubulaire, avec l'augmentation du volume des tubules.

II.3.9.2. **Gonades femelles :**

On observe des tubules ovariens dans lesquels ne subsistent plus que très peu d'ovocytes de grande taille (pl VII.1). La paroi des tubules est fine et peut montrer par endroit des sections de jeunes ovocytes, ce qui indique le début d'un nouveau cycle de croissance ovocytaire. L'ovule est expulsé au stade de la prophase méiotique.

II.4. **Discussion et conclusions :**

Cette étude histologique de la séquence des différents stades du cycle sexuel de *D. polymorpha* originaire du site témoin du canal de prise d'eau de La Maxe m'a permis de bien connaître le cycle annuel de reproduction. Elle me permet de confirmer une activité gamétogénétique intense au printemps pouvant s'accompagner d'une émission des gamètes de l'été jusqu'au début de l'automne.

STANCZYKOWSKA (1976), étudiant essentiellement les prélèvements de zooplancton de l'eau des lacs (Pologne) et la fréquence

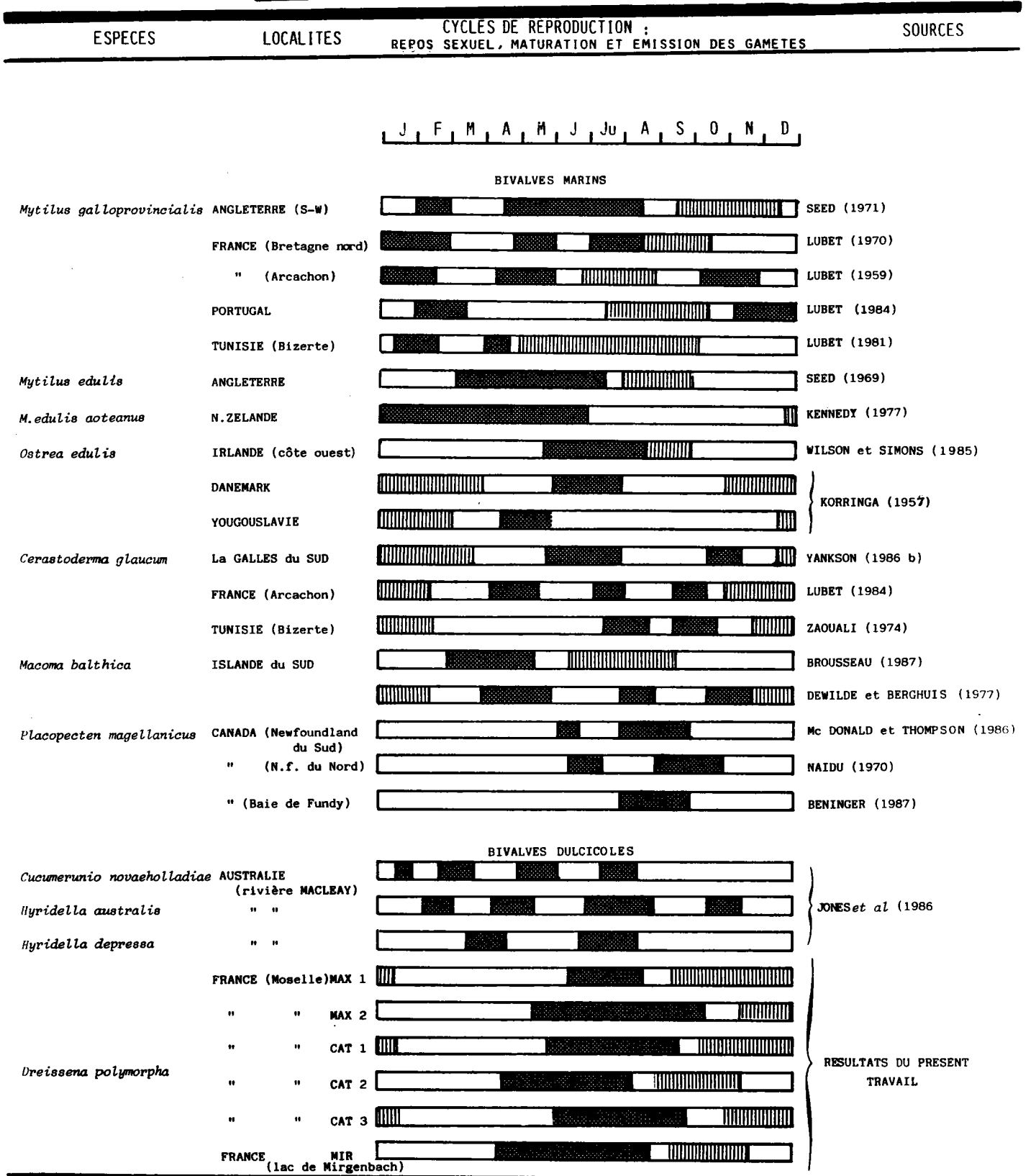
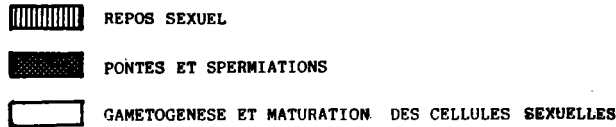


Tableau IV : Comparaison bibliographique des cycles sexuels de certains bivalves marins et dulcicoles confronté aux résultats acquis pour *D. polymorpha*



d'apparition des larves issues de la fécondation externe, a pu situer l'époque d'émission des gamètes qui correspond à celle que j'ai observé dans la station d'étude.

Le tableau IV montre que seul parmi les bivalves marins *Cerastoderma glaucum* étudié par YANKSON (1986a-1986b) au pays de Galles, a un cycle sexuel comparable à celui de *D. polymorpha* tout en présentant deux périodes de ponte bien disjointes.

Tout au long des deux à quatre mois de la période de reproduction, les ovocytes sont libérés en petites quantités, ce qui confirme que dans les conditions naturelles, il n'y a pas de pontes totales mais des pontes partielles. D'après HIGLER (1981) la fécondité de cette espèce se caractérise par une grande quantité d'ovocytes pondus par comparaison aux autres bivalves d'eau douce (3.10^4 à 36.10^3 ovocytes/an/femelle pour la classe de taille 18 à 22 mm).

L'aspect descriptif de la spermatogénèse normale montre que celle-ci aboutit à des gamètes haploïdes fonctionnels. Les étapes théoriques de la spermatogénèse ne durent pas tous le même temps et il s'ensuit que les plus brèves sont difficilement décelables (spermatocytes II par exemple). Au contraire, pour d'autres, plus longues, l'identification est plus aisée (prophase de la division hétérotypique du spermatocyte II par exemple).

Dans l'ovaire, un ovocyte de premier ordre diploïde se forme à partir d'une cellule mère également diploïde. Comme chez les bivalves marins (LUCAS, 1971), la phase de maturation fonctionnelle n'a lieu qu'en dehors de la gonade. L'ovocyte émis est vraisemblablement bloqué à la prophase méiotique; je n'ai pas observé de figures d'émission de globules polaires. Les processus de maturation suivraient le modèle général des espèces bivalves à fécondation externe, à savoir :

Localisation du gamète	Evolution nucléaire du gamète
Ovaire	Prophase I (début)
Emission dans le milieu extérieur	Fin de prophase I ou métaphase I (pénétration du spermatozoïde)
Milieu aquatique libre	Télophase I + gp1 2 ^{ème} division de maturation + gp2 (fusion des nuclei)

D'après LUCAS (1971)

L'ovocyte non pondu subit une dégénérescence lipidique chez *D. polymorpha*. Il ne faut pas considérer ce phénomène comme de "l'atypisme". En effet, la cytolysse des ovocytes dans la gonade est un phénomène fréquent qui affecte des ovocytes normaux, mais non évacués (LUCAS, 1971). Très souvent, Elle est due à des causes externes (température, nourriture etc...). Les produits de la lyse sont vraisemblablement recyclés pour édifier de nouvelles réserves pour l'individu.

Le tissu de réserve intratubulaire est constitué de cellules nourricières. Lorsque les tubules (mâles ou femelles) ne contiennent pas encore de produits sexuels en développement, ils sont envahis par ce tissu qui forme une sorte d'emballage interne. Ce maillage disparaît à la formation des gamètes, mais réapparaît aussitôt après leur évacuation même lorsqu'il subsiste des gamètes résiduels. En plus du rôle de ce tissu dans la synthèse des réserves ovocytaires, on pourrait penser à un rôle de soutien.

Comme les produits de la dégénérescence des ovocytes, le tissu de réserve doit avoir un rôle nourricier, lorsque, dégénéré, il se mêle aux "déchets" génitaux formés.

On distingue aussi le tissu interstitiel "extratubulaire" qui a un cycle inverse de celui de la lignée germinale. Il comprend des cellules éosinophiles, mais contrairement aux bivalves marins

LEGENDE DE LA PLANCHE VII

1 : Gonade femelle: Stade E

Les tubules ovariens montrent la diminution du nombre des ovocytes mûrs (O) après la ponte avec le début de développement du tissu interstitiel (TI). On note la présence des "macrophages" (M) dans la lumière des tubules.

2 : Gonade mâle: Stade E

Cliché d'une section de tubule spermatique mettant en évidence les grains de glycogène colorés en rouge pourpre dans la lumière du tubule (L) et dans les espaces intercellulaires (flèches). (Réaction de Bulmer au PAS-dimédon avec coloration de fond par le bleu de toluidine)

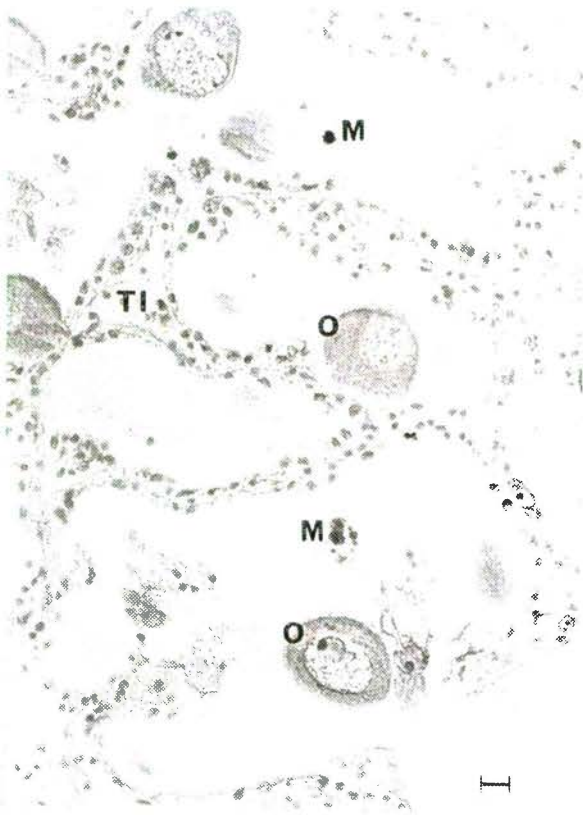
3 : Gonade mâle: Fin du stade E

Section d'un tubule spermatique montrant le dépôt du glycogène (en rouge) et des gouttelettes lipidiques osmiophiles (en noir) dans les cellules de réserve de la paroi du tubule (flèche). (Fixation par le liquide de Champy et coloration au carmin de Best)

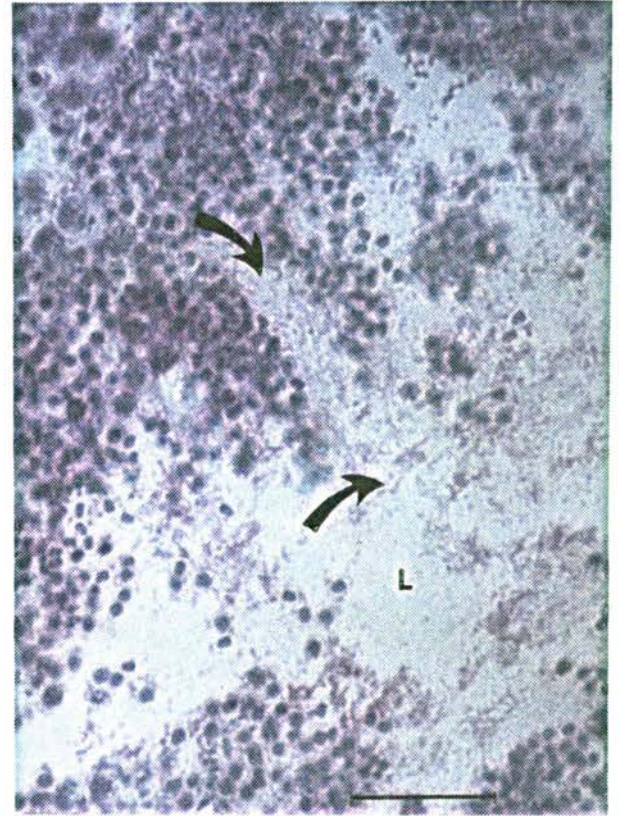
4 : Gonade femelle: Stade IA Pr S

À la base des jeunes ovocytes, il y a un premier dépôt de lipides osmiophiles (flèche). (Fixateur: liquide de Champy et coloration au carmin de Best.

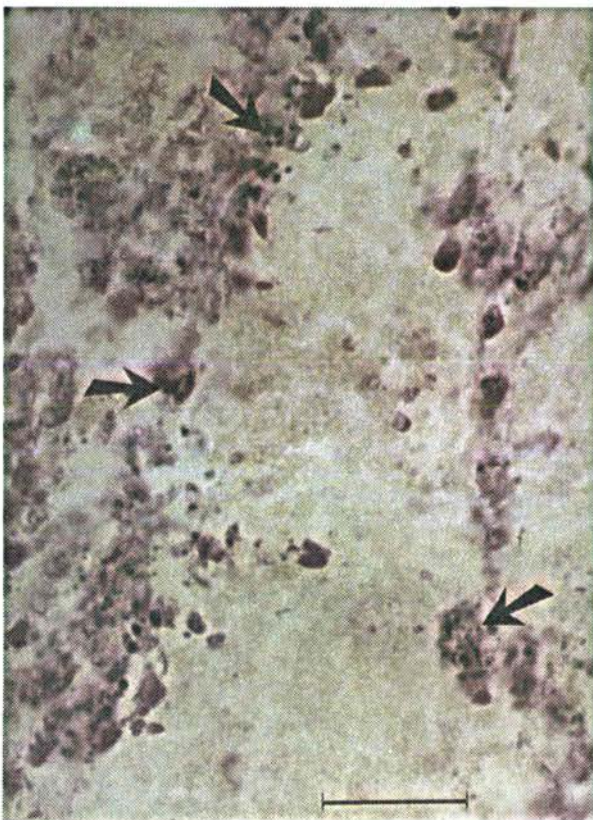
Le tiret représente 10 μ m



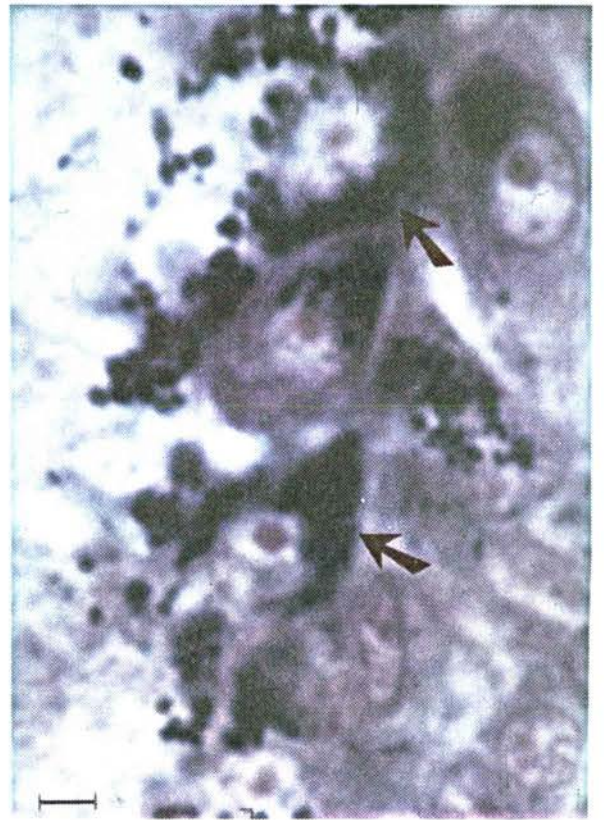
1



2



3



4

(BAYNE *et al.* 1978; LUBET *et al.*, 1978; BAYNE *et al.*, 1982), les figures histologiques montrent qu'il ne participe pas à l'accumulation des réserves énergétiques (glycogène, lipides), rôle qui est dévolu au tissu nourricier.

II.5. Histochimie :

II.5.1. Gonades mâles :

L'étude histochimique des gonades mâles est instructive lors des derniers stades de la spermatogénèse. On sait que les réserves en composés énergétiques dans les cellules germinales mâles sont très faibles. Néanmoins la source d'énergie nécessaire à la mobilité des spermatozoïdes est en général le glycogène. La réaction à l'APS-dimédon montre que des granules de ce polysaccharide sont localisés dans la lumière du tubule spermatique, principalement entre les flagelles des spermatozoïdes, en position centrale et dans les espaces intercellulaires pendant l'émission des gamètes (stade E) (pl VII.2). Vers la fin de la spermiation, il y a accumulation de lipides osmiophiles dans les cellules de la paroi des tubules spermatiques (pl VII.3), cette accumulation a lieu alors que l'émission des gamètes n'est pas entièrement réalisée (même cliché). Ce stockage est observé dans les cellules intercalaires de la paroi caractérisées par leur cytoplasme clair.

II.5.2. Gonades femelles :

Le phénomène de la vitellogénèse chez les femelles a particulièrement fait l'objet de recherches histochimiques.

II.5.2.1. Lipides :

Pendant le repos sexuel "stade 0", on peut déceler des granules de lipides osmiophiles, dans les cellules de réserve intratubulaires, de même que dans l'épithélium digestif (pl II.4).

Dans l'ovocyte au stade de présynthèse puis en synthèse, on constate un premier dépôt de gouttelettes lipidiques dans la zone d'attache de celui-ci sur l'épithélium germinal (pl VII.4).

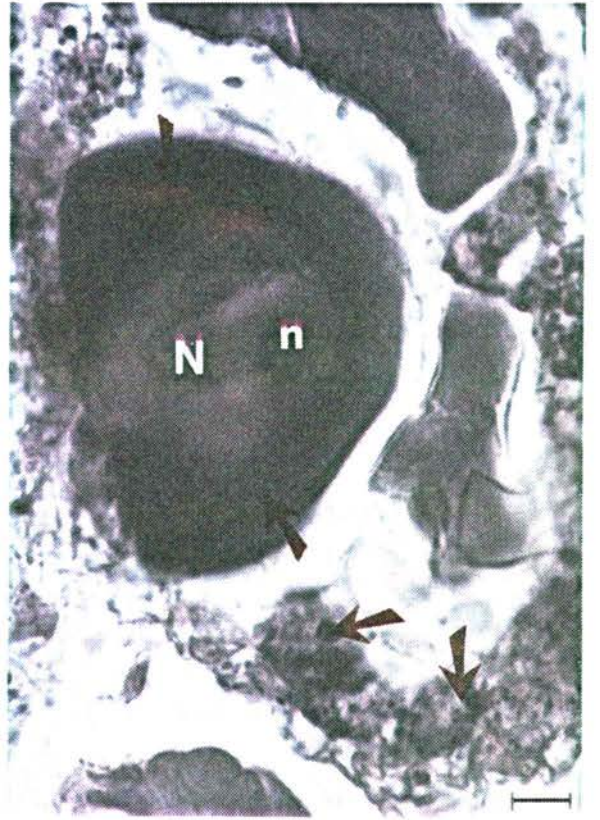
LEGENDE DE LA PLANCHE VIII

- 1 : Gonade femelle Stade IA S
Ovocytes en phase de synthèse de réserves vitellines. Chez les ovocytes en forme de poire (Op), le dépôt de lipides osmiophiles se fait dans le pédoncule (flèche) et dans le pôle opposé.
- 2 : Gonade Femelle: Fin du stade IA S
Mise en évidence des lipides qui réagissent au noir soudan dans le cytoplasme ovocytaire (flèche); il y a aussi accumulation de lipides de même nature dans la paroi du tubule en bas du cliché. N: noyau; n: nucléole.
- 3 : coupe transversal d'un ovocyte mûr. Les flèches montrent le dépôt de lipides colorés par le noir soudan. mo: membrane ovocytaire; N: noyau; n: nucléole.
- 4 : Gonade femelle: Fin du stade E
Réaction positive de la section du diverticule du tube digestif (flèches) à la coloration des lipides par le noir soudan.

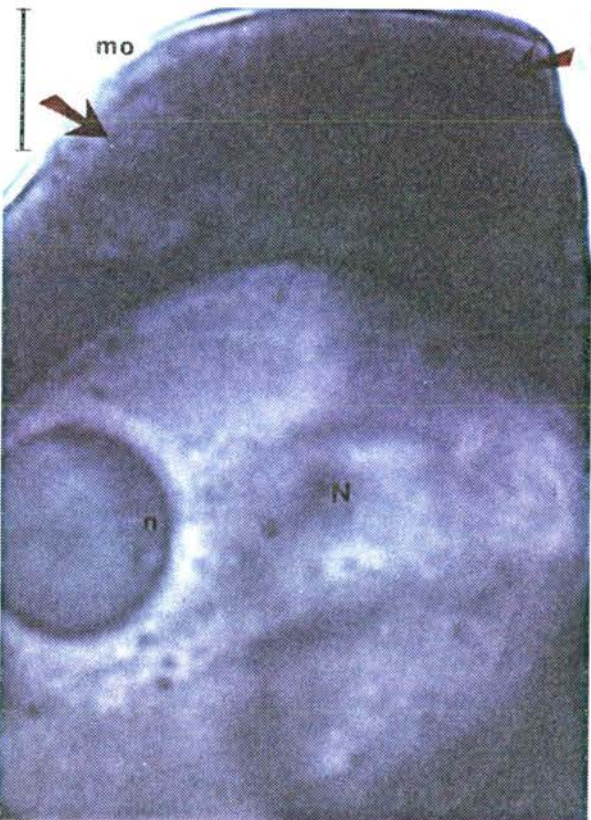
Le tiret représente 10 μ m



1



2



3



4

Chez l'ovocyte en postsynthèse les gouttelettes lipidiques osmiophiles sont localisées dans le cytoplasme de la région pédonculaire (pl VIII.1). On remarque aussi des dépôts de même nature dans les diverticules du tube digestif et dans l'hépatopancréas.

A maturité, le cytoplasme ovocytaire réagit largement à la coloration par le noir soudan, spécifique des lipides autres que osmiophiles. Les figures 2 et 3 de la planche VIII montrent que la plus grande partie du cytoplasme est occupée par des réserves lipidiques. Parallèlement, les cellules épithéliales des diverticules digestifs réagissent à cette réaction (pl VIII.4). Des granules lipidiques osmiophiles sont détectés dans le cytoplasme de l'ovocyte mûr (pl IX.1).

Au fur et à mesure que les ovocytes avancent dans leur synthèse des réserves, on note que la quantité des dépôts osmiophiles diminue, alors que celle des dépôts qui réagissent au noir soudan augmente (pl IX.2).

Depuis ce stade et jusqu'à la maturité, le vitellus des ovocytes change de nature biochimique comme le prouvent ses réactions différentes aux méthodes histochimiques utilisées.

En fin d'été, pendant le repos sexuel, le cytoplasme des ovocytes résiduels, prend progressivement une coloration noire intense sous l'action de l'acide osmique (pl IX.3,4). Ce phénomène traduit la dégénérescence lipidique.

II.5.2.2. Glycogène :

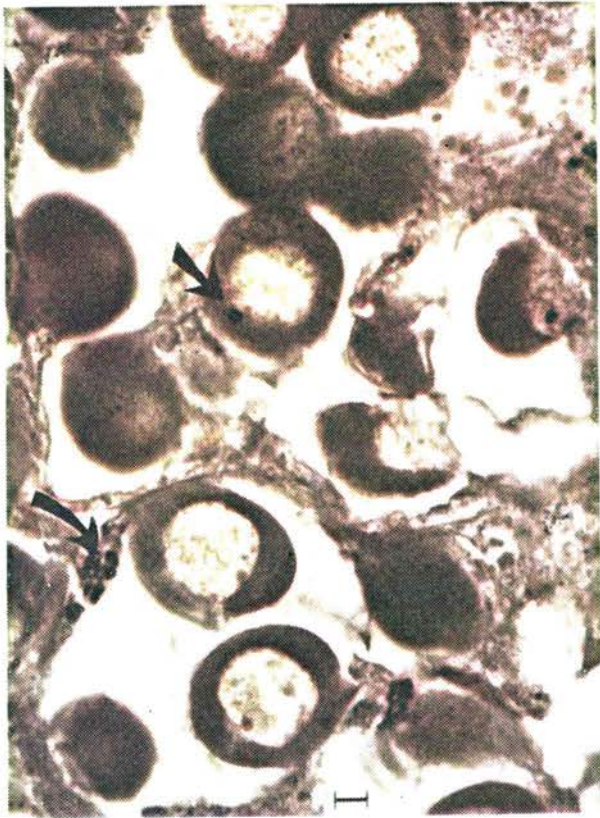
Dans le cytoplasme de l'ovocyte en stade de présynthèse, on constate la présence des grains de glycogène, en petite quantité.

La réaction de Bulmer à l'APS-dimédon et celle du carmin de Best m'ont permis d'identifier des granules de glycogène dans la partie apicale de l'ovocyte en synthèse (ovocyte pédonculé) (pl X.1). Ces granules se trouvent également en grand nombre à l'intérieur des tubules et tapissent la surface de la membrane ovocytaire (pl X.2). Leur présence intraovocytaire (pl X.3) permet de suspecter des échanges directs à la surface des ovocytes. La paroi des tubules réagit positivement à ces deux méthodes.

LEGENDE DE LA PLANCHE IX

- 1 : Gonade femelle: Stade E
 Quelques gouttelettes lipidiques osmiophiles dans le cytoplasme ovocytaire (flèche). On note le dépôt de lipides de même nature dans certains endroit de la paroi du tubule (grande flèche).
- 2 : Gonade femelle: Stade E
 Réaction positive des cytoplasmes ovocytaires au noir soudan, spécifique des lipides complexes (flèches). (x400)
- 3 : Gonade femelle: Fin du stade E
 Phénomène de dégénérescence lipidique (flèche) des ovocytes résiduels (Od).
- 4 : Gonade femelle: Fin du stade E
 Ovocytes en dégénérescence lipidique (Od) (flèche) et dépôt du glycogène dans les cellules de réserve de la paroi du tubule (grande flèche).
- L: lumière du tubule.

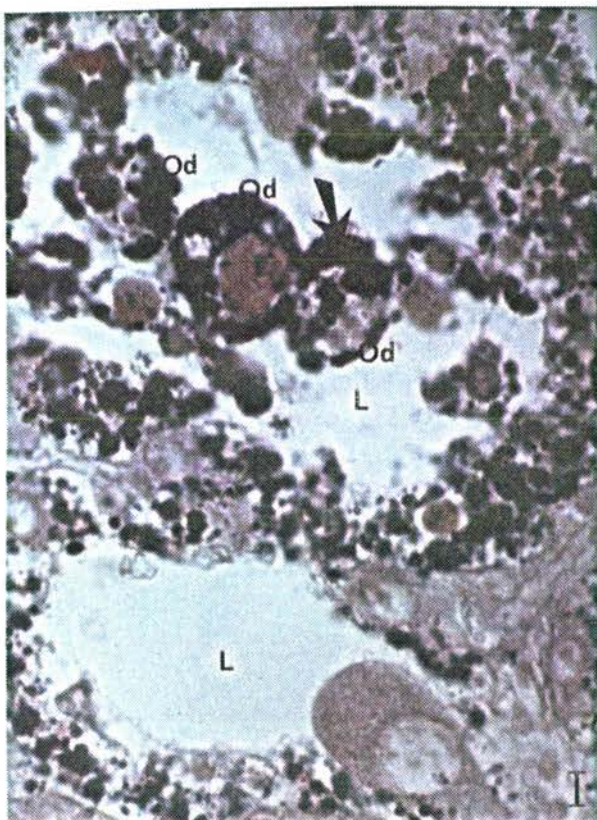
Le tiret représente 10 μ m



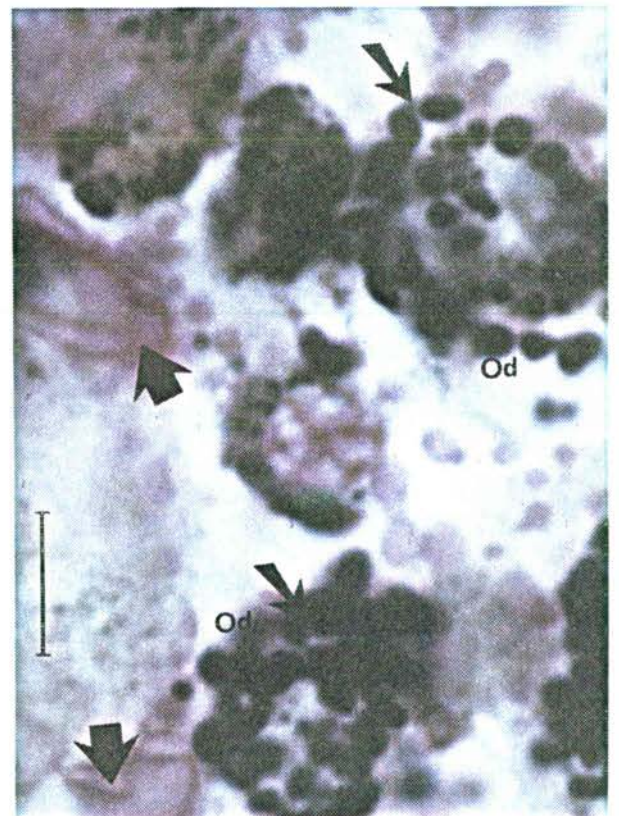
1



2



3



4

LEGENDE DE LA PLANCHE X

- 1 : Gonade femelle: Stade IA S
Ovocytes (o) en vitéllogénèse montrant le dépôt de glycogène coloré en rouge pourpre (méthode de Bulmer) dans la partie apicale (côté lumière) (flèches).
- 2 : Gonade femelle: Stade IA S
Les grains de glycogène (méthode au carmin de Best) se trouvent à la surface des ovocytes (O) (flèches). Au milieu du côté gauche du cliché, la flèche indique des grains de glycogène dans la paroi du tubule ovarien.
- 3 : Section d'un ovocyte dont on reconnaît des grains de glycogène intraovocyttaire (flèche). (coloration par le carmin de Best sans coloration de fond).
- 4 : Section d'un ovocyte qui montre la forme en flaque que peut prendre les grains de glycogène dans le cytoplasme (flèches). (Réaction de Bulmer, coloration de fond par le bleu de toluidine).

N: noyau; n: nucléole

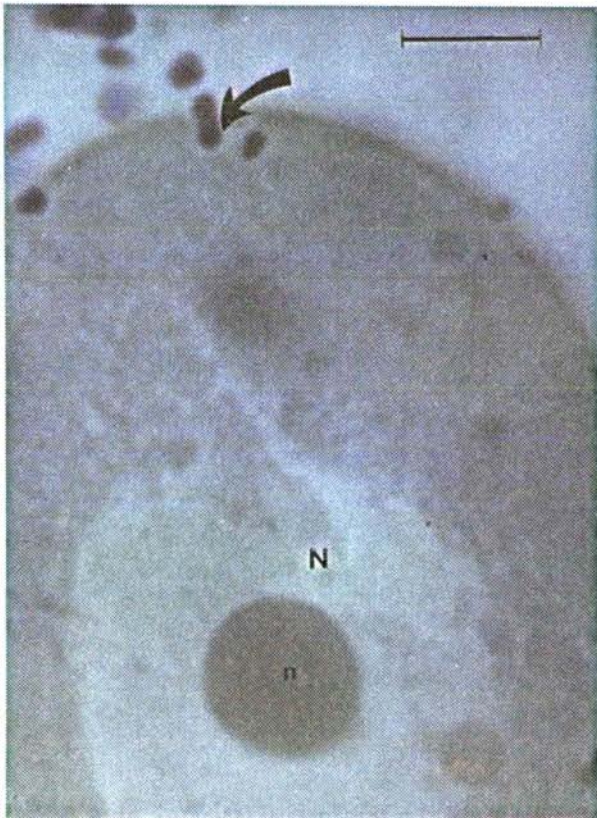
Le tiret représente 10 μ m



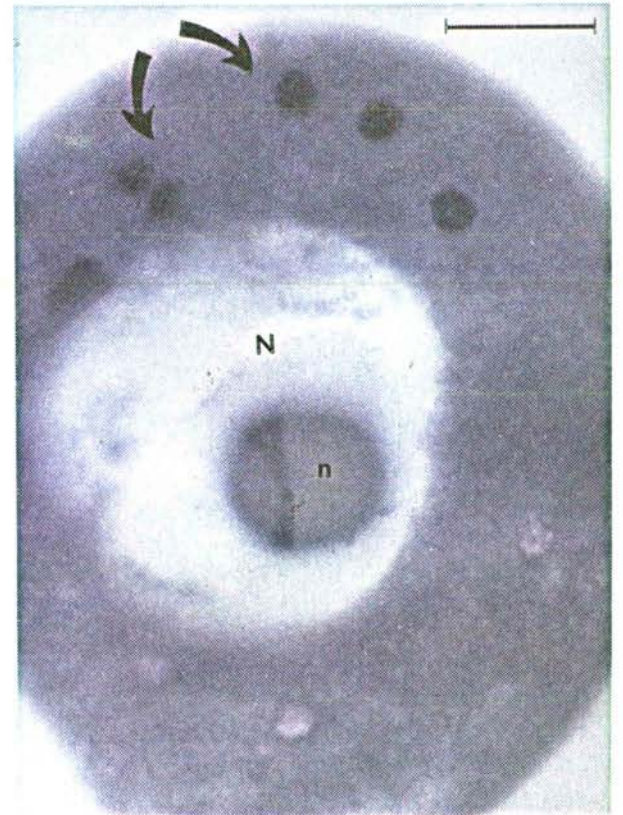
1



2



3



4

lamellibranches. En effet, c'est à ce moment qu'il y a accumulation des métabolites (dont le glycogène) dans un tissu intertubulaire dit de "réserve" (LUBET *et al.*, 1978). Celui-ci est formé par des cellules vésiculeuses ou cellules de Leydig, accumulant du glycogène (BAYNE *et al.*, 1978; LUBET *et al.*, 1978; BAYNE *et al.*, 1982), éléments auxquels s'ajoutent chez les Mytilidae des cellules adipo-granuleuses, riches en grains protéiques et en lipides (LUBET *et al.*, 1978). Cependant chez *D. polymorpha*, l'histochemie montre que ce tissu intertubulaire ne joue pas le rôle primordial dans l'accumulation des réserves vitellines, celui-ci est rempli par le tissu nourricier intratubulaire constitué par des cellules granuleuses accumulant des lipides ou du glycogène suivant la période du cycle sexuel. Ces métabolites sont par la suite progressivement libérés au cours du cycle sexuel permettant de couvrir les dépenses énergétiques, ainsi que la synthèse des éléments intervenant dans la physiologie de reproduction (lipides, vitellus).

Selon COUTEAU *et al.*, 1942 (*in* FRANC, 1960), la conversion du glycogène et d'autres substances en lipides par l'intermédiaire des diastases, serait à l'origine de la synthèse du vitellus. Ce mécanisme est également décrit par BAYNE *et al.* (1982) chez *Mytilus edulis*: le glycogène serait converti en lipides pendant le développement des gamètes. Chez *D. polymorpha*, la synthèse des réserves vitellines semble aussi liée à l'intervention des cellules granuleuses du tissu nourricier intratubulaire et à des phénomènes d'endocytose.

Dans la lignée mâle, ANDERSON et PERSONNE (1970) ont mis en évidence des particules de glycogène dans le spermatozoïde de quelques lamellibranches: *Mytilus edulis*, *Pecten maximus* et *Ostrea edulis*. Par des études ultrastructurales, ils ont établi que ce polysaccharide occupe une position périmitochondriale, parfois intracentriolaire. Chez *D. polymorpha*, j'ai mis en évidence des grains de glycogène à l'extérieur de la lignée spermatique, entre les flagelles sous formes de granules plus volumineux, et en faible quantité dans les espaces intercellulaires. GHARAGOZLOU *et al.* (1971) ont fait les mêmes observations chez certains lamellibranches rencontrés en France.

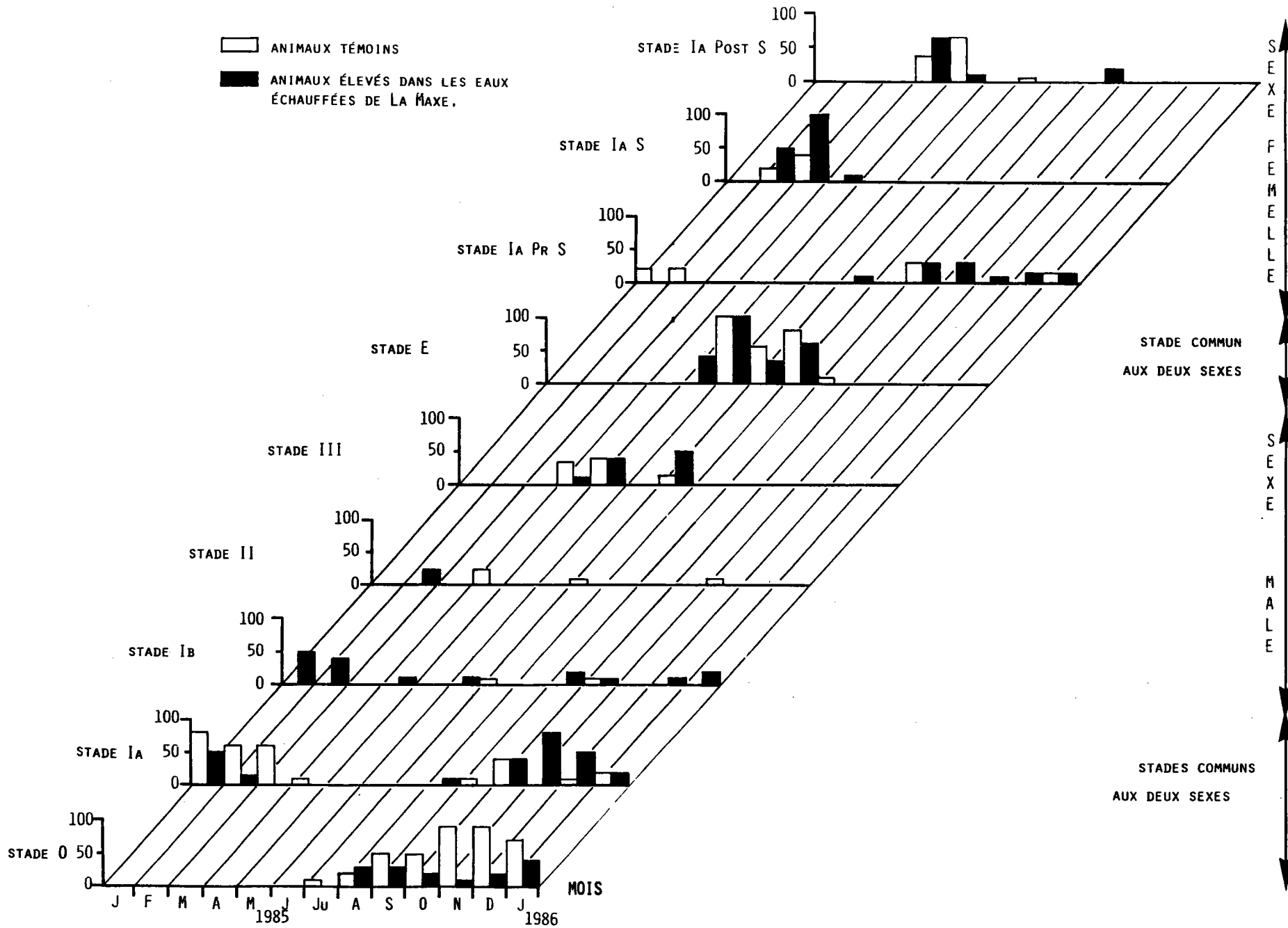


Figure 25 : Pourcentages mensuels des stades sexuels avec distinction des sexes

III. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE SEXUEL DE *D. POLYMORPHA* :

III.1. Etude de l'évolution de la gamétogénèse en pourcentage des stades sexuels : (annexe 2)

III.1.1. Lot témoin :

L'étude simultanée des relevés thermiques et du cycle gamétogénétique *in situ* montre que les premiers indices de reprise de l'activité génitale coïncident (en fin janvier-début février) avec l'augmentation de la température de l'eau. L'émission des gamètes se produit lorsque le seuil de 16-17°C est franchi, elle persiste durant toute la saison estivale. Entre le début de la gamétogénèse (stade IA) et l'émission des gamètes (stade E), toutes les étapes conduisant à la maturité des produits génitaux suivent l'élévation progressive de la température, ce qui correspond à une amplitude thermique d'environ 15°C entre le début et la fin du cycle.

III.1.2. Lot immergé dans le canal chaud :

La figure 25, exprimant les pourcentages mensuels des stades sexuels observés, montre un déphasage dans le temps d'au moins un mois du déroulement de la gamétogénèse entre les individus du canal froid et ceux du canal échauffé, en faveur de ces derniers.

En effet, l'examen de la distribution des stades sexuels dans les échantillons de dreissènes immergées dans le canal chaud montre que:

- au mois de février 85 :

Chez les dreissènes du canal chaud, 40% (tous mâles) ont accomplis leur méiose (stade IB) et 25% ont effectué leur spermiogénèse, contre 60% des témoins qui sont en début de spermatogénèse (stade IA).

Chez les femelles, formant 25% des individus provenant de la station d'eau échauffée, ont commencé leur vitellogénèse (stade IA S) contre 20% chez les témoins.

20% des témoins ont commencé leur accroissement ovocytaire contre 10% sont au début de l'ovogénèse (stade IA).

Le déphasage à cette époque est surtout net chez les mâles.

- au mois de mars 85 :

Toutes les femelles (100% du lot) élevées dans le canal chaud sont en vitellogénèse (stade IA S) contre 40% chez des témoins.

Les mâles qui constituent 60% du lot témoin sont en début de spermatogénèse (stade IA).

- au mois de mai 85 :

40% du lot mis en eau échauffée sont au stade E d'émission des gamètes et 60% sont mûrs alors Tous les individus témoins (100% du lot) sont mûrs.

Au mois de juin 85 la totalité des animaux des deux stations sont au stade d'émission des gamètes .

- au mois d'août 85 :

Chez les dreissènes immergées dans le canal chaud, 60% sont au stade d'émission des gamètes, 30% en repos sexuel et et 10% en début de gamétogénèse.

Chez les témoins 80% sont au stade E et 20% en repos sexuel.

- au mois de septembre 85 :

50% du lot en eau échauffée sont en stades de maturation des gamètes, 20% au stade d'émission et 30% en repos sexuel alors que 40% de l'effectif témoin sont au stades de maturation des gamètes, 10% en émission des gamètes et 50% en repos sexuel.

- au mois d'octobre 85 :

20% seulement des dreissènes du canal chaud sont en repos sexuel et 80% sont aux stades de maturation des gamètes.

Chez les témoins 50% sont en repos sexuel et 50% sont en stades de maturation des gamètes.

- au mois de novembre 85 :

Chez les dreissènes immergées dans le canal chaud, 10% sont en repos sexuel et 90% sont en activité sexuelle contrairement aux témoins chez qui 90% sont en repos sexuel et seulement 10% sont en activité.

- au mois de janvier 86 :

Chez les individus du canal chaud, 40% sont en repos sexuel, 20% en début de gamétogénèse et 20% (tous mâles) sont au stade de méiose. Pendant la même période 70% des témoins sont en repos sexuel, 20% sont en début de gamétogénèse et 10% (toutes femelles) sont en début d'accroissement ovocytaire.

On remarque qu'à partir du mois de septembre 85 et jusqu'à janvier 86, la proportion des mollusques témoins en repos sexuel varie entre 50 et 90%, la température étant inférieure à 3°C.

Pendant la même période, on remarque qu'un pourcentage inférieur à 40% des mollusques immergés dans le canal chaud entrent en repos sexuel et que la majorité est en activité génitale. Ceux-ci entrent très tôt en repos sexuel, ils y restent moins longtemps que les témoins, l'activation de la gonade se fait prématurément, la température de l'eau étant supérieure à 7°C.

Globalement, on a pu ainsi constater que les individus placés dans les eaux échauffées anticipent leur cycle sexuel par rapport aux individus témoins du canal froid. La période de reproduction se trouve ainsi avancée d'un mois (mai au lieu du mois de juin), et la reprise de la gamétogénèse est plus précoce. Ceci rejoint les observations de KORNOBIS (1977) faites sur *D. polymorpha* dans les lacs réchauffés.

III.2. Appréciation par l'indice gonadique de l'influence de la température sur le cycle sexuel:

Les phases de développement et de maturation des produits génitaux se déroulent en plusieurs étapes que j'ai définies précédemment par six stades successifs dont trois présentent des caractéristiques communes aux deux sexes, les trois autres étant spécifiques.

A partir des examens microscopiques, on peut déterminer un indice qui reflète l'état de maturité génitale de la population témoin, et le comparer à celui des individus de la station échauffée. Cet indice établi par SEED (1969) pour *Mytilus edulis*, a été utilisé par, KENNEDY (1977) pour *M. edulis aoteanus* et *Aulacomya maoriana*, par BRALEY (1984) pour *Crassostrea echinata* et par LASIAK (1986) pour *C. cuculata* et *Perna perna*.

III.2.1. Indice gonadique :

Chaque stade défini précédemment est affecté d'un facteur numérique arbitraire de 0 à 5. L'ensemble des facteurs est tel qu'ils sont d'ordre croissant à partir du stade de repos sexuel (0) jusqu'au stade d'émission des gamètes (E):

STADES

S	spécifiquement mâle	mâle ou femelle	spécifiquement femelle
0	-	0	-
1	-	IA	-
2	IB	-	IA PrS
3	II	-	IA S
4	III	-	IA PostS
5	-	E	-

Tableau V: Facteurs numériques S attribués aux stades sexuels définis pour *D. polymorpha*.

L'indice est obtenu par la formule suivante :

$$I.G. = \sum (nS) / N$$

avec :

I.G. : indice gonadique.

n: nombre d'individus dans chaque stade gamétogénétique.

S: facteur numérique arbitraire du stade.

N: nombre total des individus de l'échantillon.

Dans ce travail, cette formule a été modifiée par l'estimation de "n" en pourcentage d'individus dans chaque stade, par conséquent N est toujours porté à 100 individus.

III.2.2. Principe :

La période de développement de la gamétogénèse est indiquée par l'augmentation de l'indice gonadique calculé mensuellement. Au contraire quand il diminue, il indique l'émission des gamètes.

L'évolution de l'I.G. au cours du temps, indique la tendance de la population de dreissènes vers un état sexuel donné du cycle de reproduction. L'indice ainsi calculé varie entre 0, quand tous les individus de l'échantillon sont en repos sexuel (stade 0) ou bien ont tous émis leurs gamètes, et 5 quand tous les individus de l'échantillon au stade d'émission des gamètes (stade E). Il est égal à 4 quand tous les individus sont sexuellement mûrs, prêts à émettre les gamètes (stade III pour les mâles et stade IA Post S pour les femelles).

L'indice le plus élevé est attribué au stade d'émission de gamètes (E) qui marque la fin du cycle sexuel.

III.2.3. Indice gonadique chez les témoins :

La figure 26 montre que l'indice gonadique augmente à partir du mois de janvier pour atteindre sa valeur maximale en juin, cela indique le développement de la gamétogénèse; puis il chute au moment de l'émission des gamètes. De juillet à août on remarque une légère augmentation de l'I.G., en effet, celui-ci est influencé par l'apparition de très jeunes ovocytes faisant partie de la génération ovocytaire de l'année suivante.

De août à septembre, l'I.G. continue à diminuer mais reste supérieur à 1, traduisant ainsi la poursuite de l'émission des gamètes.

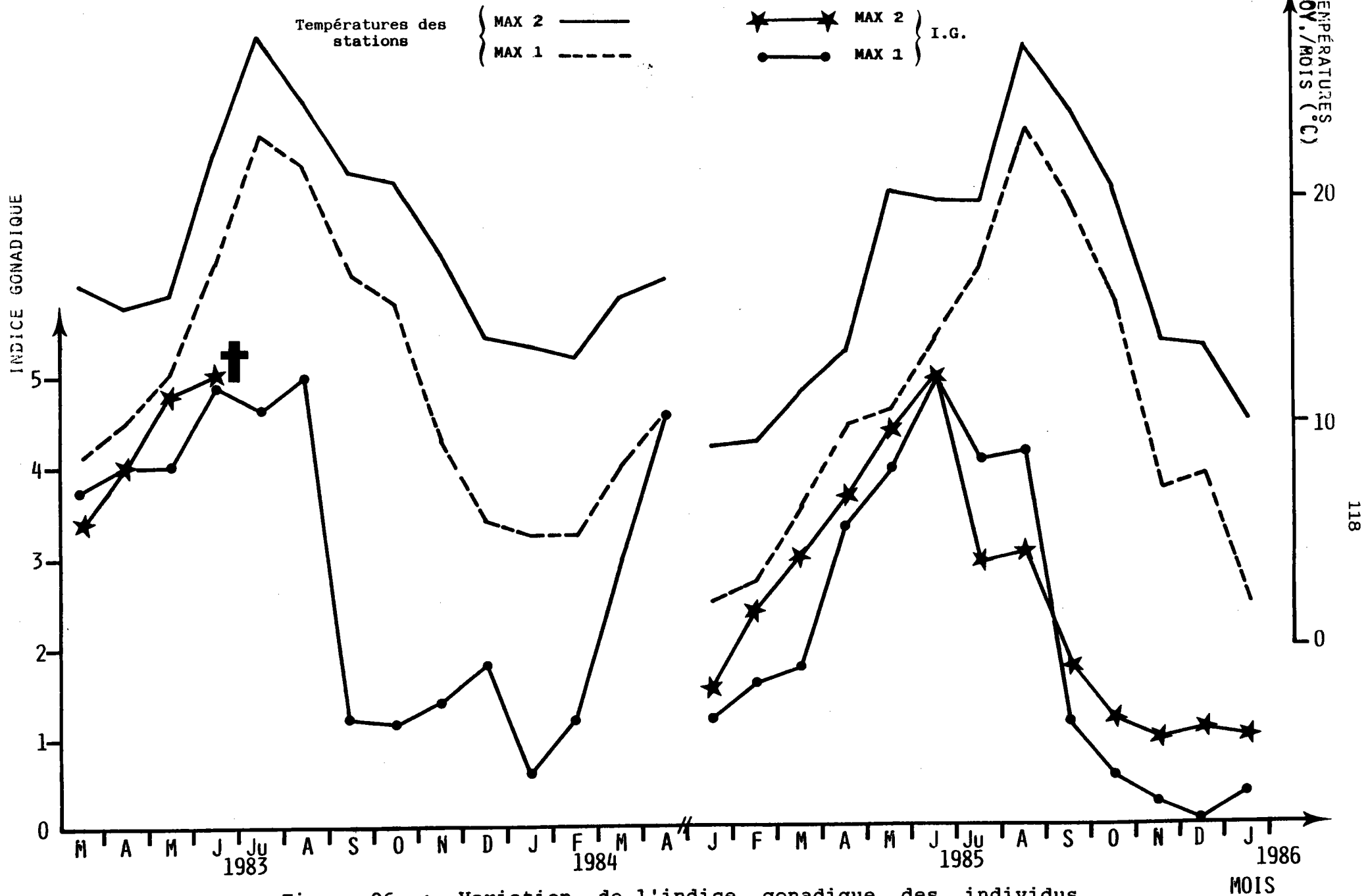


Figure 26 : Variation de l'indice gonadique des individus élevés dans les stations de La Maxe (comparaison avec les années antérieures 1983 et 1984)

D'octobre à décembre, l'I.G. est inférieur à 1; la gamétogénèse est stoppée et la majorité des animaux entre en repos sexuel (stade 0). A partir de la fin du mois de janvier, le cycle sexuel recommence par l'initiation d'un nouveau cycle gamétogénétique.

III.2.4. Indice gonadique Chez les individus se développant en eau échauffée :

La figure 26 montre que l'I.G. mensuel des individus du canal chaud évolue de janvier à septembre de la même manière que chez les témoins, cependant il faut souligner une cinétique différente avec:

- une évolution de la gamétogénèse vers la maturité (phase ascendante) et
- une émission des gamètes plus précoce (phase descendante)

De septembre à octobre, l'émission des gamètes mûrs chez les individus échauffés se ralentit. A partir d'octobre et jusqu'à janvier 1986, l'I.G. se stabilise autour de 1, ce qui correspond à l'initiation de la gamétogénèse chez la majorité des individus sans passage par l'arrêt du processus gamétogénétique.

La figure 26 montre également que les variations de l'indice gonadique suivent d'assez près le gradient thermique dans les deux stations. Par ailleurs, la comparaison de l'évolution de l'I.G. des individus récoltés pendant les années antérieures (1983-1984)^(*), à cycles thermiques différents, confirme avec plus de netteté la cinétique rapide de la phase ascendante vers la maturité. Néanmoins, il faut ajouter qu'au mois de juin 1983, il y a eu une mortalité massive des dreissènes. La température de l'eau a atteint 32,3°C, Température proche de la L50/24h que j'ai déterminée expérimentalement (cf. Chap. III.5).

*** Conclusion:**

La comparaison de l'indice gonadique sans distinction des sexes entre le lot témoin et le lot du canal chaud exprime encore mieux le déphasage du processus gamétogénétique entre les individus des deux lots.

^(*) Je remercie très vivement Mr C. CROCHARD et Mme M.N. BEAUVAIS d'avoir mis à ma disposition les préparations histologiques des années antérieures.

III.3. Manifestations histopathologiques :

l'examen histologique des gonades chez les individus du canal échauffé montre à partir du mois de juin 1985 certaines images pathologiques du tissu gonadique qui peuvent trouver une explication dans le régime thermique subi.

C'est ainsi que chez une femelle récoltée au mois de juin 85, j'ai pu déceler certains ovocytes de forme anormale présentant des protubérances non rencontrées chez les témoins (pl XI.1); à cette période le est de +9°C et la température maximale de 30°C contre 16,7°C pour les témoins.

La planche XI.2 montre une désorganisation tissulaire de la gonade d'un individu prélevé au mois de juillet 1985: le tissu interstitiel est condensé. les cellules sont indiscernables avec quelques tubules vides et de faible diamètre, ne contenant pas de cellules germinales (gonies et jeunes ovocytes pour les témoins).

La planche XI.3 révèle l'aspect vacuolaire du cytoplasme ovocytaire d'une gonade femelle prélevée pendant le mois de juillet 1985.

III.4. Discussion :

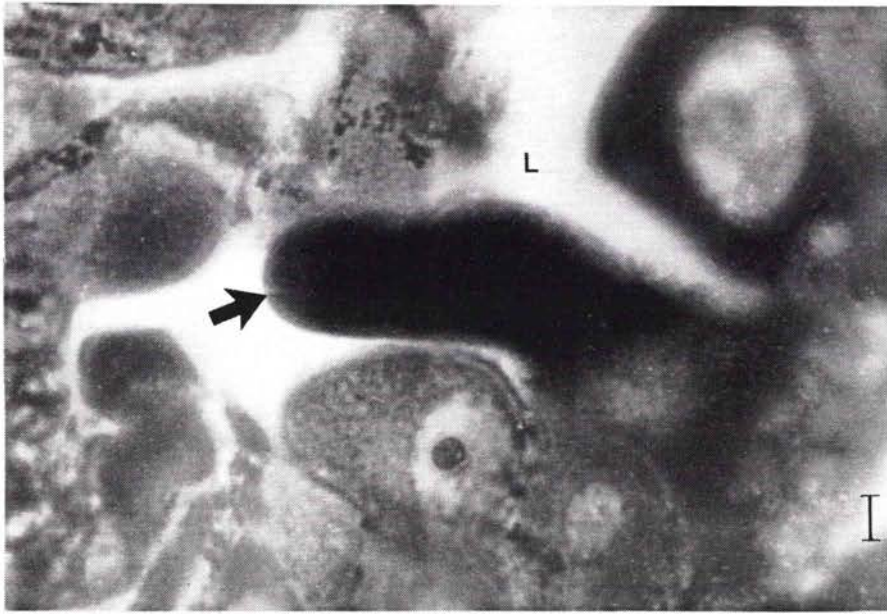
l'examen des pourcentages des stades sexuels chez les mâles et les femelles, ainsi que l'utilisation de l'indice gonadique de SEED (1969) modifié, sans distinction des sexes, ont permis d'établir la différence de la cinétique de la gamétogénèse entre les individus des deux stations.

Sachant que l'immersion des bivalves *in situ* a été réalisée pendant le repos sexuel, la température semble agir comme facteur déterminant la reprise de la gamétogénèse. Celle-ci est plus précoce dans le lot maintenu dans les eaux échauffées, contrairement à ce qui a été observé dans les conditions naturelles chez *M. edulis* et *M. galloprovincialis* (LUBET, 1980-1984) ainsi que chez *Aequipecten irradians* (SASTRY, 1968) espèces chez lesquelles il n'existe pas de relation entre la reprise de la gamétogénèse et les variations thermiques du milieu naturel au moment de cette reprise. Cependant les observations faites par LUBET (1976) chez *Ostrea edulis* et *Crassostrea gigas*, montrent que la reprise de la

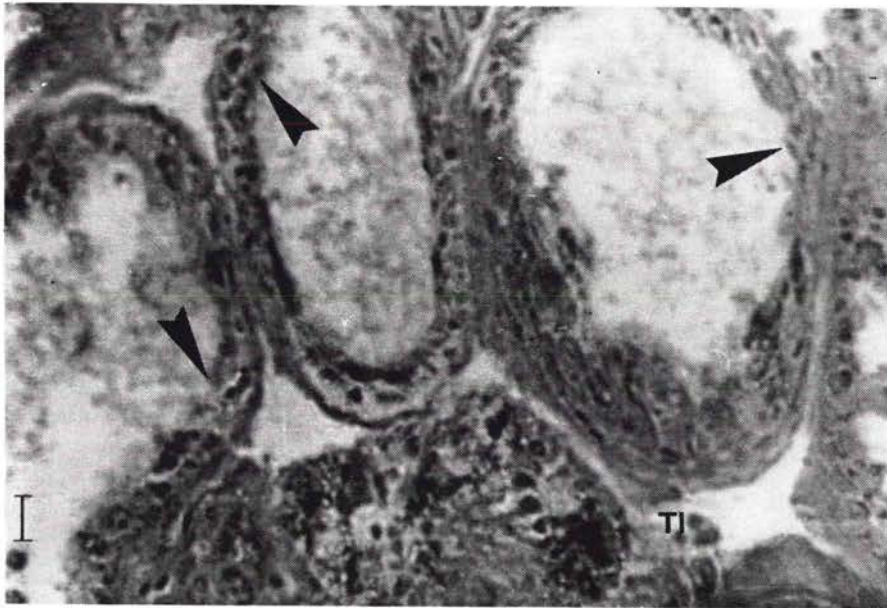
LEGENDE DE LA PLANCHE XI

- 1 : Gonade femelle
Pathologie de certains ovocytes qui présentent des protubérance exagérées (flèche). On note également la déformation du noyau ovocytaire.
- 2 : Gonade pathologique:
Les sections des tubules sont petites et dépourvues de cellules germinales (flèches). le tissu interstitiel (TI) est très condensé.
- 3 : Gonade femelle
Certains ovocytes présentent des vacuoles apicales (flèche).

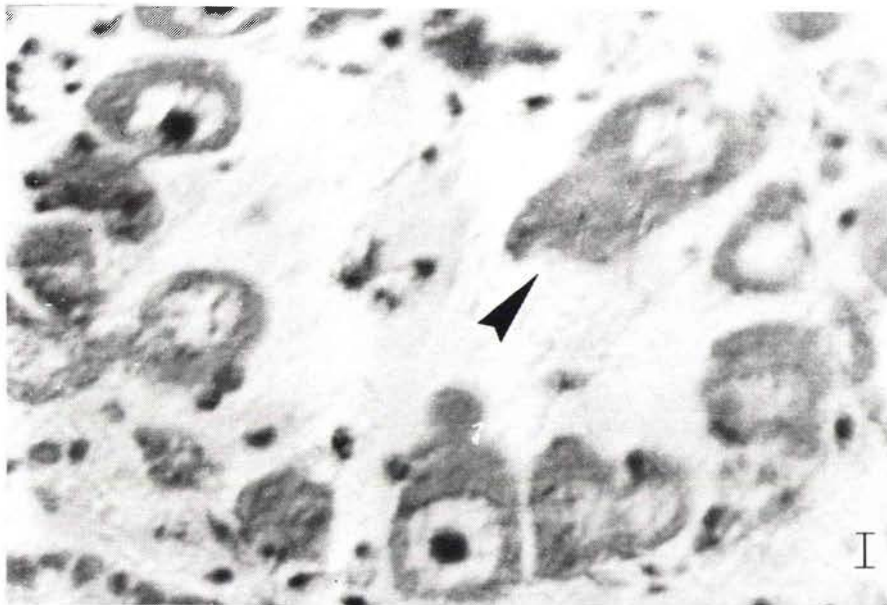
Le tiret représente 10 μm



1



2



3

gamétogénèse dépend des conditions thermiques avec, dans ces deux cas, concordance avec les basses températures.

En ce qui concerne les individus ayant repris leur gamétogénèse (stade IA), la température agit comme facteur conditionnant la maturation des gamètes et favorisant leur émission, laquelle ne se produit que si un seuil de température dit "température critique de ponte" est atteint (16-17°C pour les stations de la présente étude, contre 12-16°C en Pologne (STANCZYKOWSKA, 1976)).

PARACHE (1985) a étudié l'influence de l'échauffement des eaux marines (centrale électrique de Martigues-Pontheau en Méditerranée nord-occidentale) sur le cycle de reproduction de *M. galloprovincialis*. Il a constaté qu'au niveau de la station de rejet, les individus terminent précocément leur gamétogénèse et acquièrent la maturité un mois plus tôt que les témoins. Chez *Dreissena polymorpha* j'ai constaté un déphasage d'au moins un mois du processus de la gamétogénèse en faveur des individus de la station du rejet avec de plus des cas pathologiques chez certains individus. Ceci témoigne de l'action parfois néfaste du stress thermique sur le tissu gonadique de *D. polymorpha* et est conforme aux observations faites par PARACHE (1985) sur *M. galloprovincialis*; l'espèce présente une diminution des réserves par désorganisation tissulaire avec des cellules adipogranuleuses (de réserve intertubulaire) chétives et peu nombreuses.

III.5. Tolérance thermique :

Les conditions du test sont décrites dans le chapitre IV.2.3. à la page 68.

Le pré-test a permis d'obtenir l'intervalle de température correspondant à une mortalité de 0 à 100%. Il se situe entre 30 et 35°C.

Température en °C	nombre d'individus	nombre de mort	% de mortalité
20	15	0	0
25	15	0	0
30	15	2	14
35	15	15	100

Tableau VI : Résultats du test préliminaire de θ L50/24h sur *D. polymorpha*.

Ultérieurement pour rechercher la θ L50/24h, j'ai soumis les organismes aux températures de 31, 32, 33 et 34°C; l'expérience a été doublée.

ESSAI 1

θ °C	nombre de moules	nombre de mort	% de mortalité
31	15	0	0
32	15	4	27
33	15	8	53
34	15	15	100

ESSAI 2

θ °C	nombre de moules	nombre de mort	% de mortalité
31	15	0	0
32	15	3	20
33	15	10	67
34	15	15	100

Tableau VII : Essais de θ L50/24h sur *D. polymorpha*.

On remarque que les résultats obtenus pour les deux essais sont proches, ce qui démontre la fiabilité de l'expérience. Cependant le test préliminaire montre qu'à 30°C la mortalité est de 14% alors que dans les deux essais qui suivent il n'y a pas de mortalité à 31°C. Ceci pourrait être dû à la variabilité biologique des individus testés, d'autant plus que les dreissènes utilisées dans les essais définitifs ont subi une acclimatation d'une durée plus longue avant les expériences (5 jours).

Grâce à un programme informatique, ces résultats sont transformés en probits (annexe 4); les équations des droites et leurs $\theta_{L50/24h}$ correspondantes sont:

- Pour l'essai 1,

$$y = 4,939 + 332,991(\log(\theta) - 1,514)$$

et la $\theta_{L50/24h} = 32,645^{\circ}\text{C}$.

- Pour l'essai 2,

$$y = 5,043 + 227,413(\log(\theta) - 1,514)$$

et la $\theta_{L50/24h} = 32,645^{\circ}\text{C}$

Etant donné qu'il y a peu de différence entre le premier essai et sa répétition, on peut dire que l'estimation des valeurs de températures est bonne, d'autant plus que les $\theta_{L50/24h}$ calculées à partir des droites sont identiques (environ $32,6^{\circ}\text{C}$). Cette température est proche des maxima atteints dans le canal de rejet au mois de juin 1983 ($32,3^{\circ}\text{C}$ pendant quatre jours consécutifs), température ayant provoquée une importante mortalité des dreissènes en élevage. La population naturelle n'ayant pas été contrôlée au moment des essais.

III.6. Etude expérimentale de l'influence des chocs thermiques sur le cycle sexuel de *D. polymorpha* :

Dans ce chapitre, je désignerai par le terme "actif", tous les individus, mâles et femelles cumulés, qui ne sont pas en repos sexuel (stade 0).

Mis à part le cas des températures maximales expérimentées, la mortalité n'a pas dépassé 4% avec des taux variables suivant les lots.

III.6.1. Chocs thermiques appliqués en hiver (fig. 27)

L'examen histologique des dreissènes témoins montre que seulement 35% des individus sont actifs. Chez les mâles 70% sont en repos sexuel apparent, 60% chez les femelles.

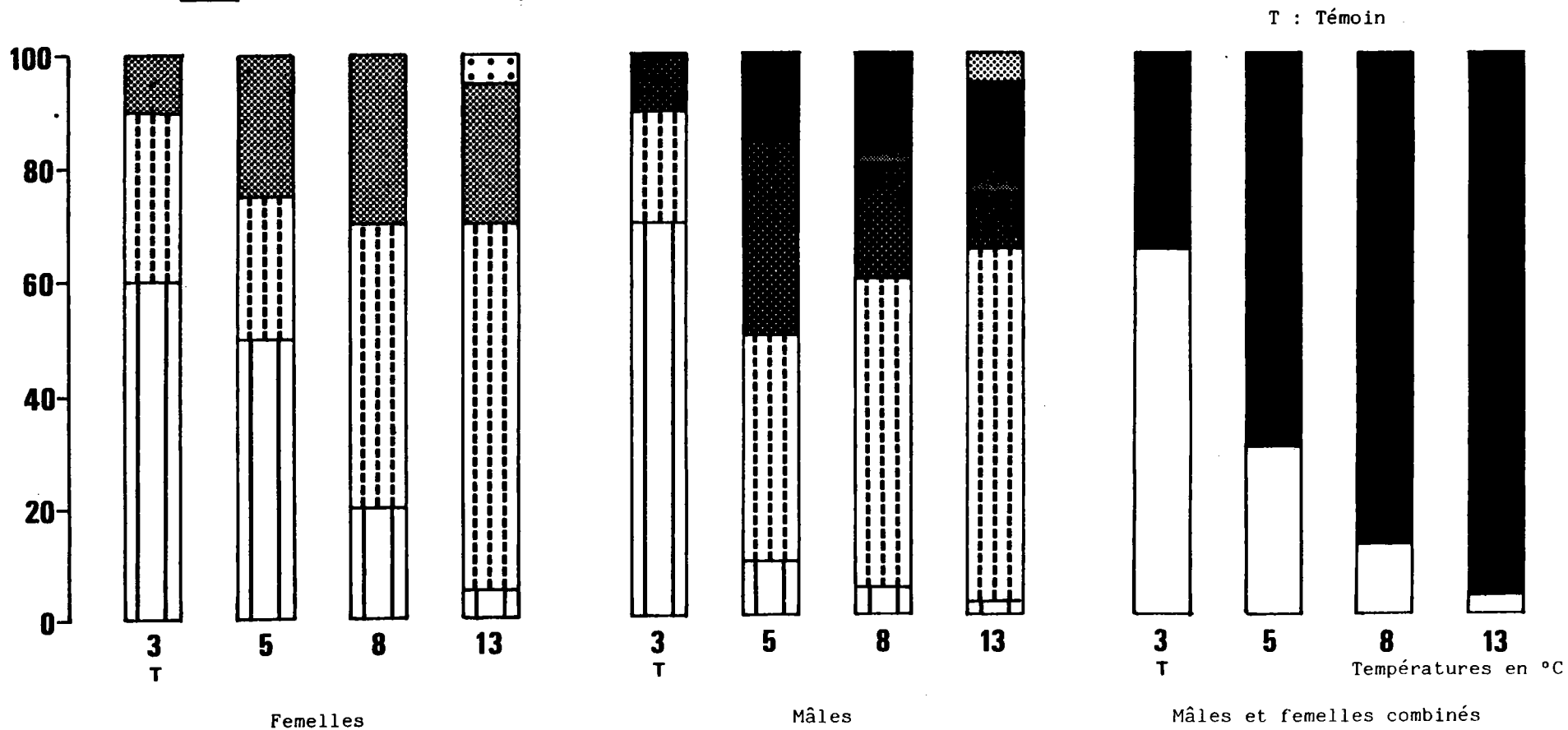
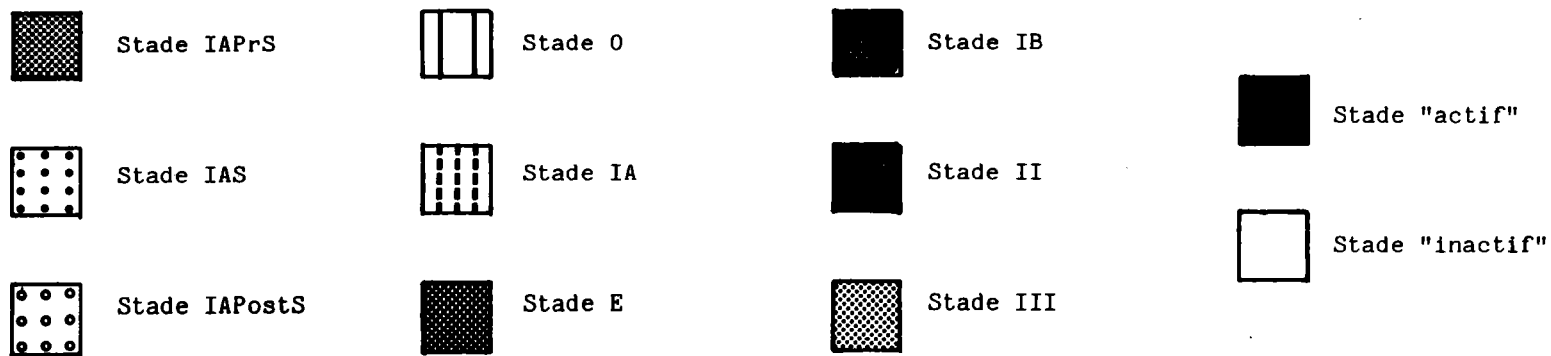


Figure 27 : Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez *D. polymorpha* après des chocs thermiques de +2, +5 et +10°C en hiver durant 15 jours

- A 5°C ($\Delta\theta = +2$) la fréquence des animaux actifs s'élève à 70%. 50% des femelles sont au stade 0, alors que chez les mâles, seulement 10% sont encore à ce stade, ce qui laisse penser que les mâles sont plus sensibles à cette élévation de température.

- A 8°C ($\Delta\theta = +5^\circ\text{C}$) la plupart des animaux sont actifs; 5% des mâles sont encore au repos sexuel contre 20% chez les femelles.

- A 13°C ($\Delta\theta = +10^\circ\text{C}$) la majorité des animaux est active (environ 95%); dont 57,5% des mâles en début de gamétogénèse, 10% commençant leur spermiogénèse et 5% sont mûrs, prêts à émettre leurs gamètes. Quant aux femelles, 65% sont en début d'accroissement ovocytaire, 25% en stade de présynthèse et seulement 5% en voie de vitéllogénèse (stade IA S).

III.6.2 Chocs thermiques appliqués en début de printemps : (fig. 28)

Par rapport aux témoins, on note une accélération du cycle avec l'apparition de quelques gamètes mûrs, plus nombreux chez les mâles que chez les femelles.

Les animaux maintenus à 15 et 20°C (respectivement $\Delta\theta = +5^\circ\text{C}$ et $+10^\circ\text{C}$) ne présentent pas de différences significatives quant à l'avancement du processus de la gamétogénèse quel que soit le sexe. L'étude histologique de la gonade des animaux expérimentés montre que la plus grande partie de la gonade est hétérogène, avec disparition du tissu de réserve intratubulaire et un développement du tissu interstitiel.

III.6.3. Chocs thermiques appliqués en fin de printemps :

Tous les animaux expérimentés ont émis leurs gamètes, alors que chez les témoins, plus de 55% des individus sont encore en voie de maturation des produits sexuels.

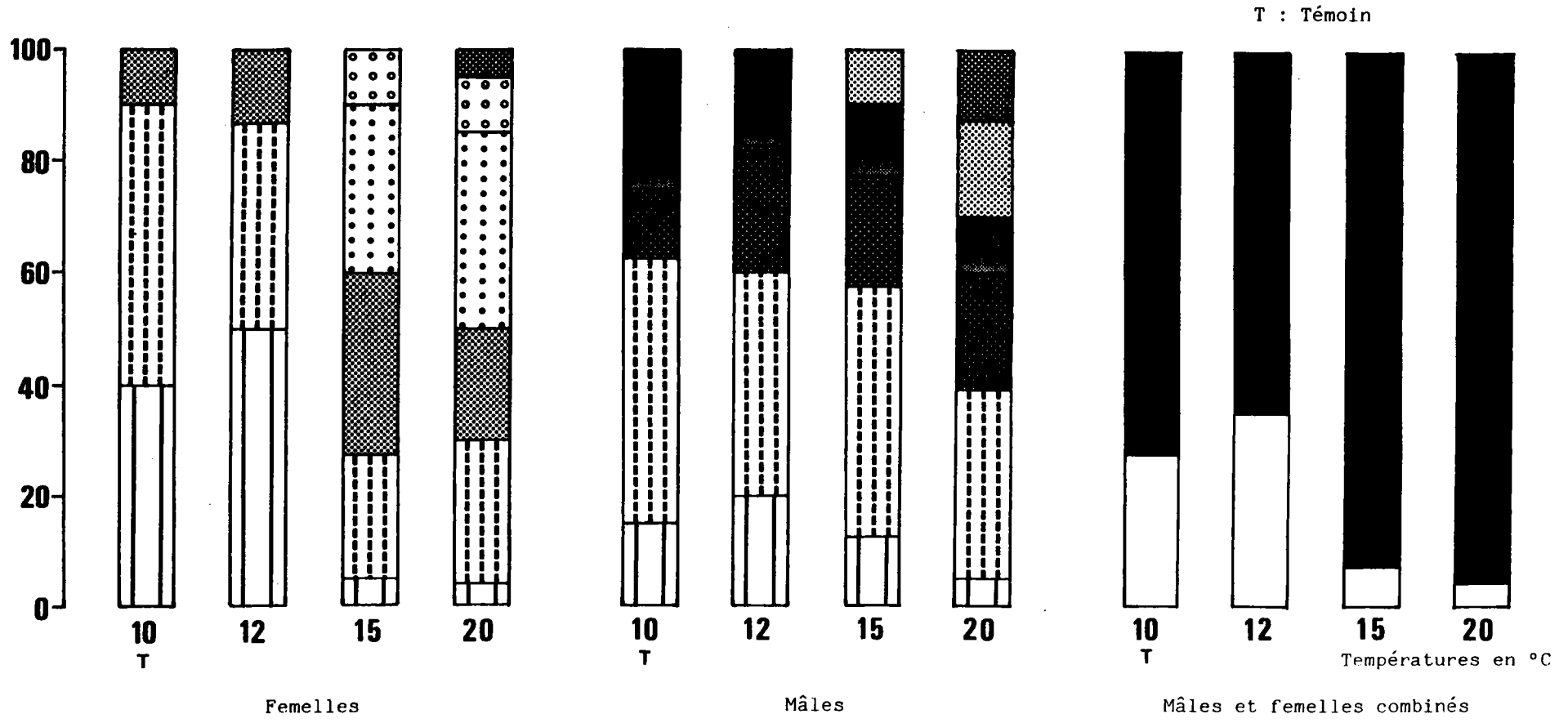
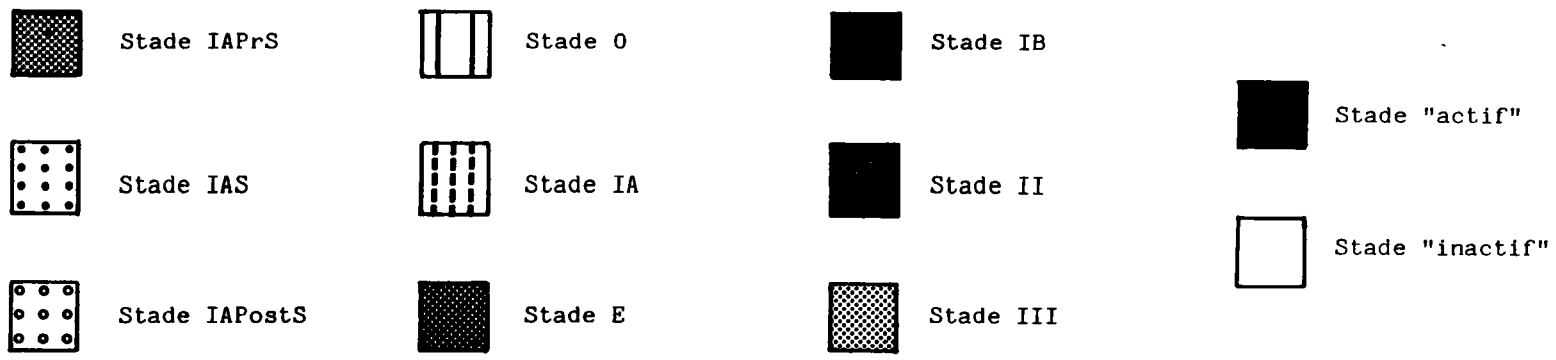


Figure 28 : Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez *D. polymorpha* après des chocs thermiques de +2, +5, et +10°C au printemps durant 15 jours

III.6.4. Chocs thermiques appliqués en été : (fig. 29)

Par rapport aux témoins, on n'a pas observé de différences significatives quant à la fréquence des mollusques qui ont émis leurs gamètes; phénomène qui touche tous les animaux expérimentés. Cependant, à 30°C, les dreissènes présentent des ovocytes en dégénérescence lipidique dans 30% des cas, phénomène révélé par l'osmiophilie des cytoplasmes ovocytaires.

III.7. Histopathologie :

L'examen histologique des gonades chez des individus maintenus à 30°C, révèle qu'ils présentent des pathologies du tissu gonadique. Ainsi la planche XII.1 montre une émission prématurée des cellules immatures chez un mâle. La planche XII.2 rapporte le cas d'une femelle stérile avec présence de macrophages envahissant la lumière des tubules.

III.8. Discussion :

Dans les conditions climatiques naturelles j'ai pu démontrer que chez *D. polymorpha* le début de la gamétogénèse a lieu quand la température de l'eau augmente, vers la fin du mois de janvier/mi-février.

Expérimentalement, chez les femelles, et pendant la phase de repos sexuel, un $\Delta\theta$ de +5°C élevant la température du milieu à 8°C permet une reprise plus précoce de l'ovogénèse. Ceci rejoint les observations faites par GIMAZANE et LUBET (1972a), sur *Cerastoderma glaucum* dont le conditionnement thermique à +15°C au début de la période de repos sexuel, provoque le démarrage de l'activité génitale. Chez *Ostrea edulis* LUBET (1980-1981) a décrit le même phénomène. Les résultats expérimentaux des effets de la température sur la reproduction montrent que les températures du printemps-été sont nécessaires pour le développement des ovocytes et l'acquisition du stade de la maturité.

Chez les mâles un $\Delta\theta$ de +2°C réalisé pendant la même période, amenant la température de l'eau à +5°C, permet la reprise précoce

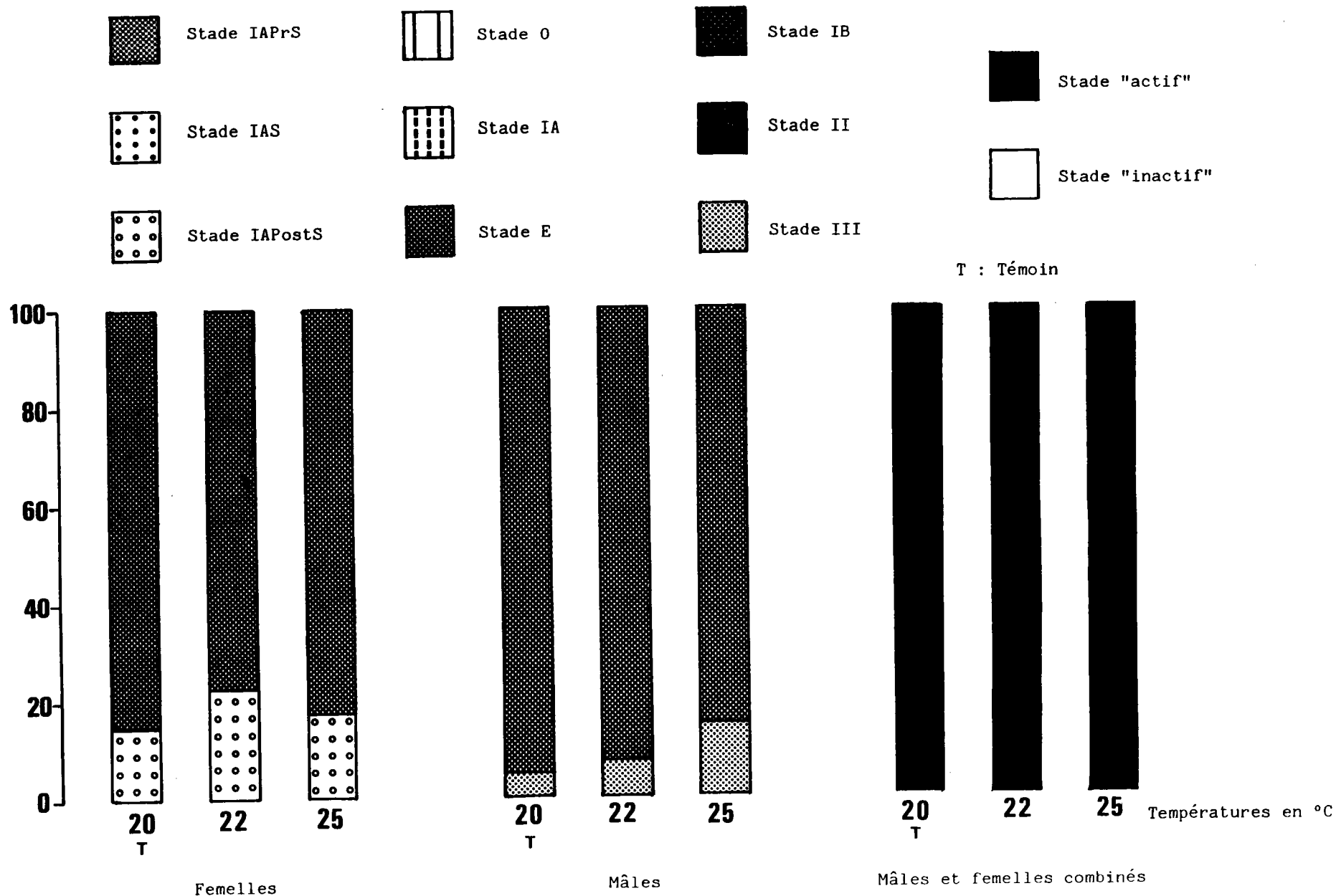
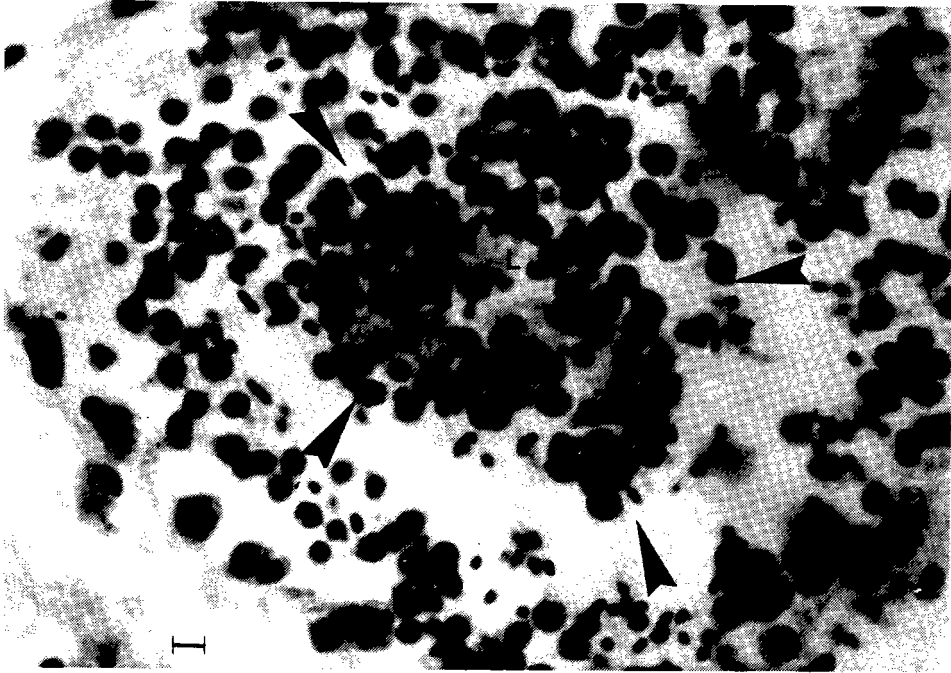


Figure 29 : Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez *D. polymorpha* après des chocs thermiques de +2, +5 et +10°C pendant l'été durant 15 jours

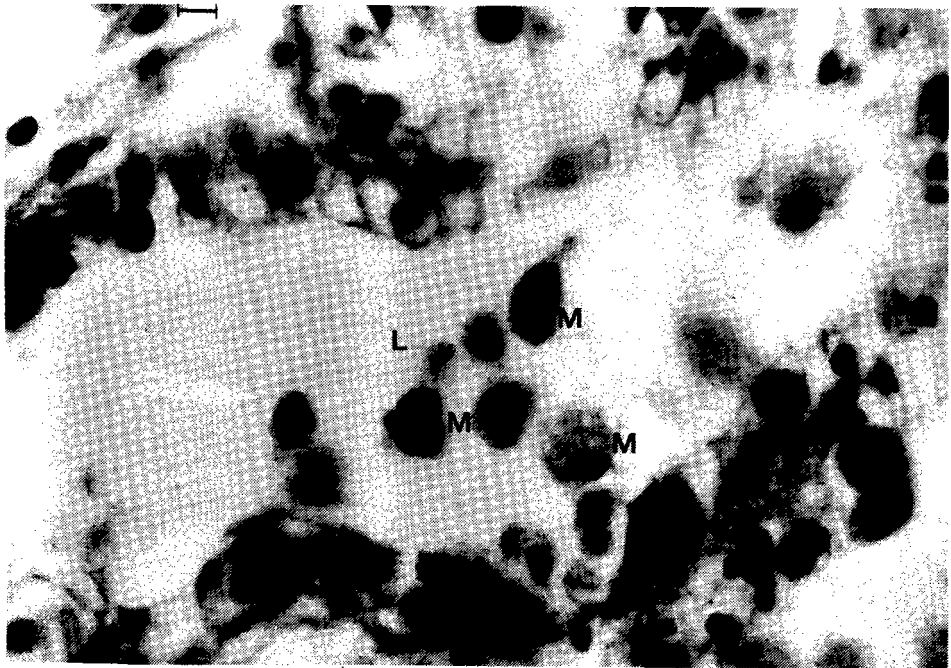
LEGENDE DE LA PLANCHE XII

- 1 : Gonade d'un mâle pathologique
Tubule spermatique montrant l'évacuation prématurée des
cellules germinales immatures pendant la spermatogénèse
(flèches).
- 2 : Gonade d'une femelle pathologique
Section d'un tubule ovarien qui montre l'envahissement
anormale par les "macrophages" (M) et la disparition des
cellules germinale.

Le tiret représente 10 μm



1



2

de la spermatogénèse par rapport aux témoins. Ceci indiquerait une plus grande thermosensibilité du mécanisme chez les mâles.

Les températures comprises entre +15 et +25°C semblent être adaptées à la condition de reproduction chez les dreissènes. Il faut noter cependant que la séquence d'évolution de la lignée germinale est plus rapide chez les mâles que chez les femelles, ce phénomène est net pendant les phases de développement et de maturation.

Comme chez les Ostreidae et les Veneridae (GIMAZANE et LUBET, 1972a; LUBET, 1980-1981), une fois l'activité génitale de *D. polymorpha* établie, l'augmentation de la température ne fait qu'accélérer la gamétogénèse et raccourcit le temps nécessaire à la maturité sexuelle. Celle-ci est plus précoce chez les mâles que chez les femelles, amenant ainsi à envisager une éventuelle "protandrie".

Si on considère les travaux faits sur le terrain (*cf.* Chap. III.1 et III.2), les animaux échauffés présentaient identiquement une cinétique relativement accélérée par rapport aux témoins, dans la mesure où la température reste inférieure au seuil subléthal précédant la $\theta L_{50}/24h$ (+32,6°C) température dépassée dans d'autres expériences (+35°C) et ayant provoqué alors une destruction totale des effectifs.

Les cas pathologiques que l'on a observés *in situ*, avec élévation thermique, et chez les individus soumis expérimentalement à +30°C peuvent témoigner de l'action perturbante voire stérilisante des températures sublétales sur la gamétogénèse; en outre, la forte dégénérescence lipidique des ovocytes observés à ces températures reflète une atteinte physiologique induite par le stress thermique. LUBET *et al.* (1981) constatent chez *M. galloprovincialis* un freinage voire un arrêt du cycle sexuel au delà d'une plage thermique (17-18°C) qui se manifeste par une lyse ovocytaire importante; les produits libérés peuvent servir à la nutrition de l'animal.

III.9. Corrélation température-indice gonadique :

Pour les dreissènes sur lesquelles l'étude thermique en laboratoire a porté, j'ai établi l'indice gonadique correspondant à chaque température testée et ceci pendant les périodes fixées (tableau VIII).

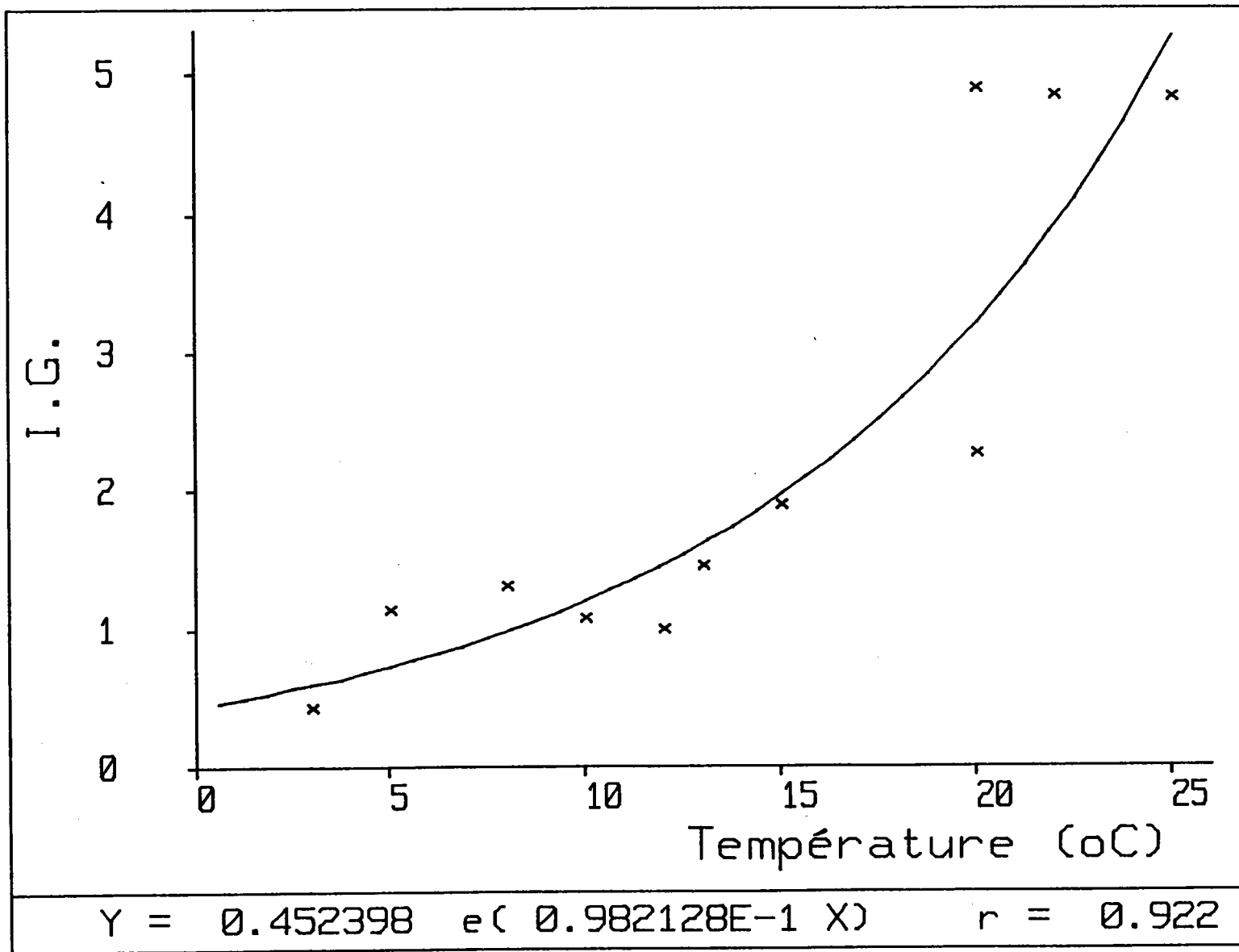


Figure 30 : Courbe de régression de l'indice gonadique en fonction de la température

θ°C	+3	+5	+8	+10	+12	+13	+15	+20	+20	+22	+25
I.G.	0,45	1,15	1,33	1,08	1,01	1,46	1,90	2,28	4,90	4,85	4,84

Tableau VIII: Variation de l'indice gonadique en fonction des températures expérimentées.

La figure 30 montre qu'il y a une corrélation positive exponentielle significative entre l'I.G. et la température ($r=0,92$; $p<0,005$) dans l'intervalle thermique 0 à $+30^{\circ}\text{C}$. Cependant, cette corrélation ne permet pas de distinguer un plateau à partir de 20°C ; l'utilisation du test de rang de Spearman (annexe 9) montre qu'il y a une liaison positive significative entre l'I.G. et la température ($r= 0,878$ et $p<0,05$).

III.10. Conclusion partielle :

L'importance du facteur thermique dans le cycle de reproduction de *D. polymorpha* présente deux aspects:

1°/ La température contrôle la reprise de l'activité génitale et la maturation des produits sexuels. A la suite du maintien *in situ* des mollusques à un échauffement moyen de $+7^{\circ}\text{C}$, la maturation se fait plus précocément. Ce résultat est confirmé par l'étude expérimentale. Le conditionnement thermique des dreissènes à 8°C (pour les femelles) et à 5°C (pour les mâles) pendant le repos sexuel, provoque la reprise de l'activité sexuelle; la spermatogénèse étant plus sensible au facteur thermique que l'ovogénèse.

2°/ La température joue le rôle de stimulus d'émission des gamètes. C'est ainsi que l'apparition du stade de la maturité (III pour les mâles et IA Post S pour les femelles) coïncide avec des seuils d'élévation de la température au dessus de 15°C . Le seuil $16-17^{\circ}\text{C}$ est suffisant pour que les premières émissions des gamètes surviennent.

La maturation des produits génitaux dépend des températures subies par les animaux au moment de la constitution des réserves après la de ponte.

Deuxième partie

**INCIDENCES DES CONDITIONS DU MILIEU SUR LE CYCLE SEXUEL
ET SUR LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE CORPORELLE
DE *D. POLYMORPHA*.
ETUDE *IN SITU* EN MOSELLE (CATTENOM) ET DANS LA RETENUE
DU MIRGENBACH**

Le but de cette deuxième partie est l'étude de l'influence des paramètres physico-chimiques et biologiques en relation avec la température, sur le cycle de reproduction et sur la composition biochimique globale de la partie molle de *D. polymorpha*.

I. CONDITIONS HYDROBIOLOGIQUES :**I.1. Paramètres physico-chimiques :****I.1.1. Evolution de la température :****I.1.1.1. Dans la Moselle :**

* De novembre 1985 à janvier 1987 :(fig. 31)

L'évolution globale de la température de l'eau à la station témoin (CAT 1) suit un cycle annuel. Seules les mesures ponctuelles sont prises en considération.

En hiver, la température de l'eau à la station de prise d'eau en Moselle (CAT 1) varie entre +1 et +8°C. Au printemps, elle s'élève aux environs de +14 à +19°C; tandis qu'en été, la température atteint des valeurs allant de +22 à +25°C. Les plus basses températures ont été relevées en février 86 (+1,8°C) et janvier 87 (+1,9°C).

Au niveau de la station de rejet en Moselle (CAT 2), la température de l'eau a été souvent supérieure de quelques degrés à celle des autres stations. Ainsi par rapport au point 1,

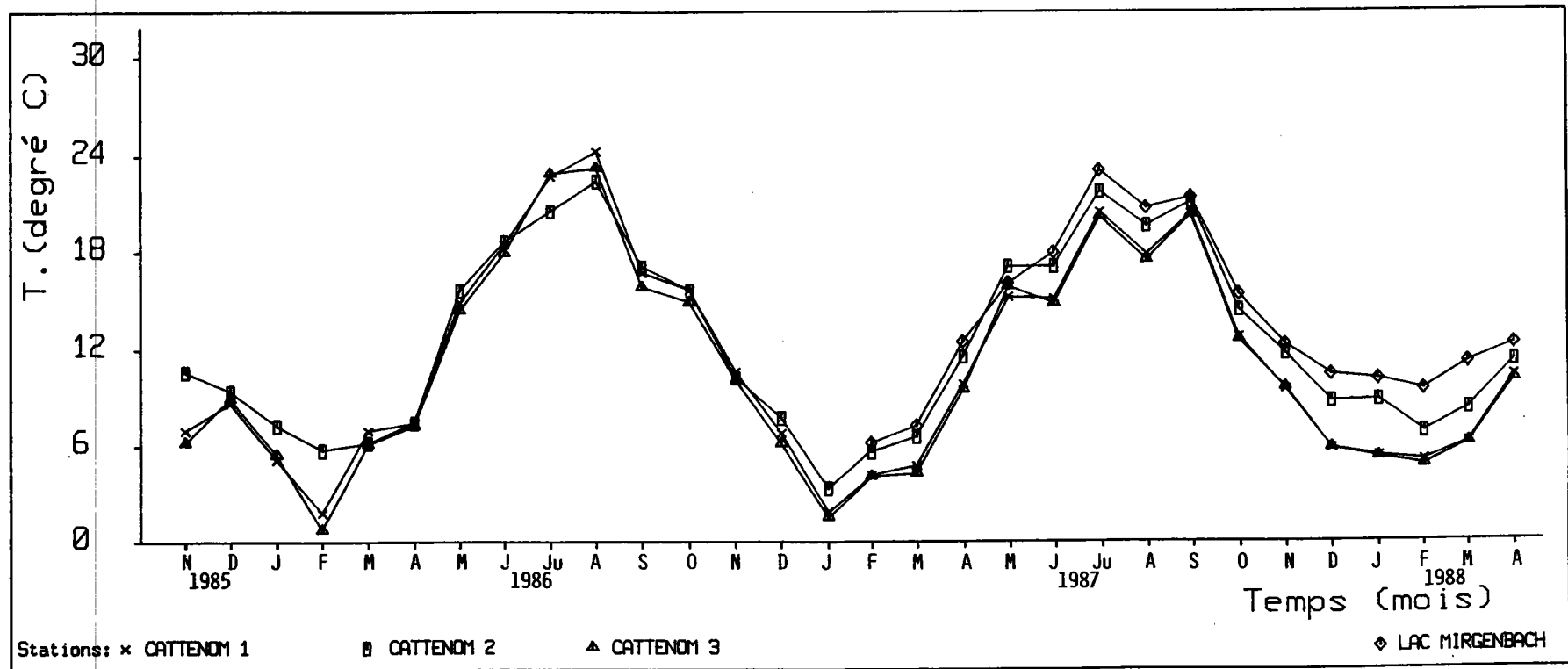


Figure 31 : Variations de la température dans les quatre stations choisies du site de Cattenom

l'écart va de $+2,1^{\circ}\text{C}$ à $+3,9^{\circ}\text{C}$ en hiver et au maximum de $+2,5^{\circ}\text{C}$ en été. Cette différence est cependant très localisée car la température de l'eau à la station d'Apach (CAT 3), en aval, est sensiblement identique voire inférieure à celle du point 1 (tableau IX^(*)).

* De février 1987 à avril 1988 :

Les variations de la température de l'eau sont visualisées par la figure 31.

Au niveau de la station témoin (CAT 1), on retrouve le même cycle thermique que celui de la période précédente, avec cependant une particularité liée aux conditions météorologiques et aux événements climatiques de l'année 87-88. En effet, pendant la saison hivernale, la température ne descend pas en dessous de $+5^{\circ}\text{C}$. Contrairement à ce qui a été relevé pendant les années 85-86 et 86-87 (en février 86 = $+1,8^{\circ}\text{C}$, en janvier 87 = $+1,9^{\circ}\text{C}$ et en janvier 88 = $+5,3^{\circ}\text{C}$).

A partir de février 87 et jusqu'en octobre 87, la figure 31 montre un écart thermique entre les points 1 et 2 de $+1,5$ à $+2^{\circ}\text{C}$. De novembre 87 à mars 88 l'écart thermique se situe entre $+2$ et $+3,5^{\circ}\text{C}$.

1.1.1.2. Dans la retenue du Mirgenbach :

Au niveau de la retenue du Mirgenbach, les températures ne varient pas ou peu de la surface au fond (PIHAN, 1987). Le maximum d'écart est de $+6,4^{\circ}\text{C}$ en août 87 avec un refroidissement des eaux en profondeur. Les températures maximales ont été enregistrées en surface au début de juillet 87 ($+23,5^{\circ}\text{C}$). la température minimale est relevée en février ($+6,1^{\circ}\text{C}$). Des températures localement supérieures sont mesurées en bordure au sein des herbiers ($>+30^{\circ}\text{C}$).

La température est corrélée aux rejets d'eau échauffée dans la retenue, le mois d'août 87 se caractérise par une diminution de l'échauffement en liaison avec une baisse de l'activité de la centrale.

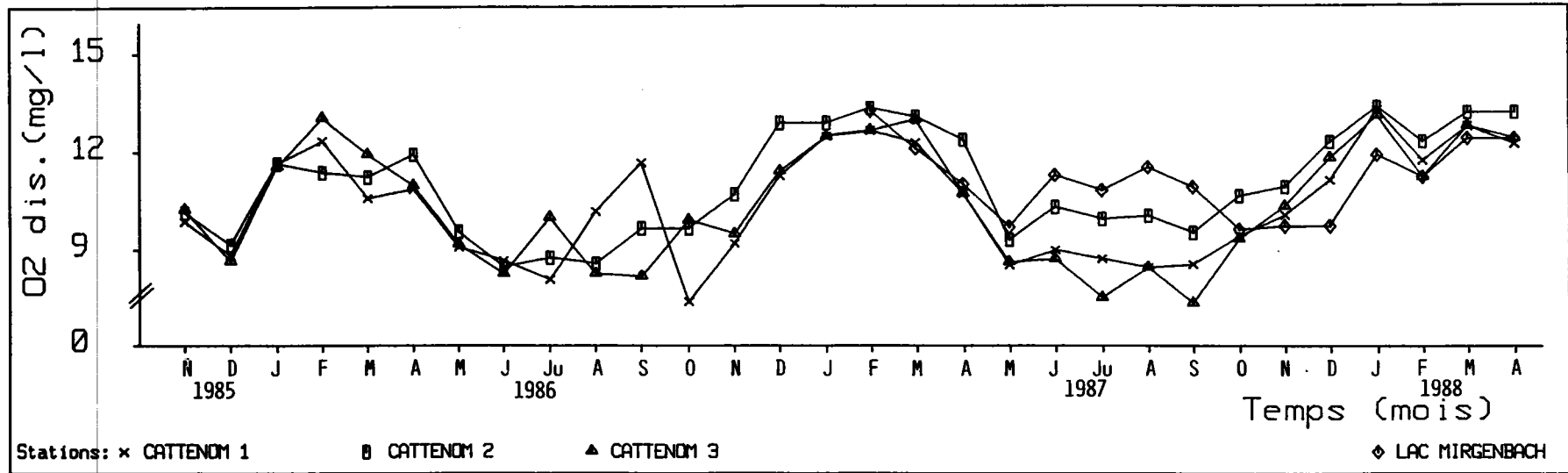


Figure 32 : Evolution saisonnière de l'oxygène dissous

L'analyse des données thermiques aux quatre points montre bien l'impact des eaux échauffées dans la retenue et au point 2 en Moselle (tableau IX).

stations	($\Delta\theta \pm s$)°C	% de variation
MIR-CAT 1	+3,6 \pm 1,9	52,8
MIR-CAT 2	+1,6 \pm 0,8	66,7
CAT 2-CAT 1	+1,9 \pm 0,9)(*)	47,3
CAT 2-CAT 3	+2,0 \pm 1,2)	59,5

Tableau IX: Ecart thermique entre les différentes stations pendant la durée de l'étude.

Le tableau IX indique les écarts thermiques moyens entre les différentes stations. Il en ressort le rôle joué par le lac comme tampon thermique, Le temps de séjour des eaux dans celui-ci (10 jours), permet une perte d'au moins 1,5°C entre l'entrée dans le lac et le rejet à la station CAT 2 en Moselle.

Pendant l'hiver et le printemps 88, on constate que le entre le lac et la station CAT 1 est supérieur à +4,5°C, il est de +5°C en mars 88. Pendant cette période, la température de l'eau en retenue est supérieure à +10°C, alors que celle du point 1, se situe entre +5 et +6°C.

I.1.2. Evolution de l'oxygène dissous :

Au niveau de toutes les stations, les teneurs en oxygène dissous sont comprises entre 7 et 13 mg O₂/l (fig. 32). Les eaux sont bien oxygénées. Les mesures sont effectuées entre 10 et 11 heures du matin.

Dans les stations de Moselle les valeurs les plus courantes sont voisines de 10mg/l. Généralement, les teneurs en oxygène dissous sont en moyenne basses en fin d'été et en automne (7,3mgO₂/l), et élevées en fin d'hiver et au printemps (12,6mgO₂/l). Le brassage des eaux est presque continu au niveau de la station CAT 2, le rejet d'eau se faisant par une chute de deux mètres, d'où une meilleure oxygénation. Ce phénomène semble assez général pour LEYNAUD (1968). Selon cet auteur la diminution de la

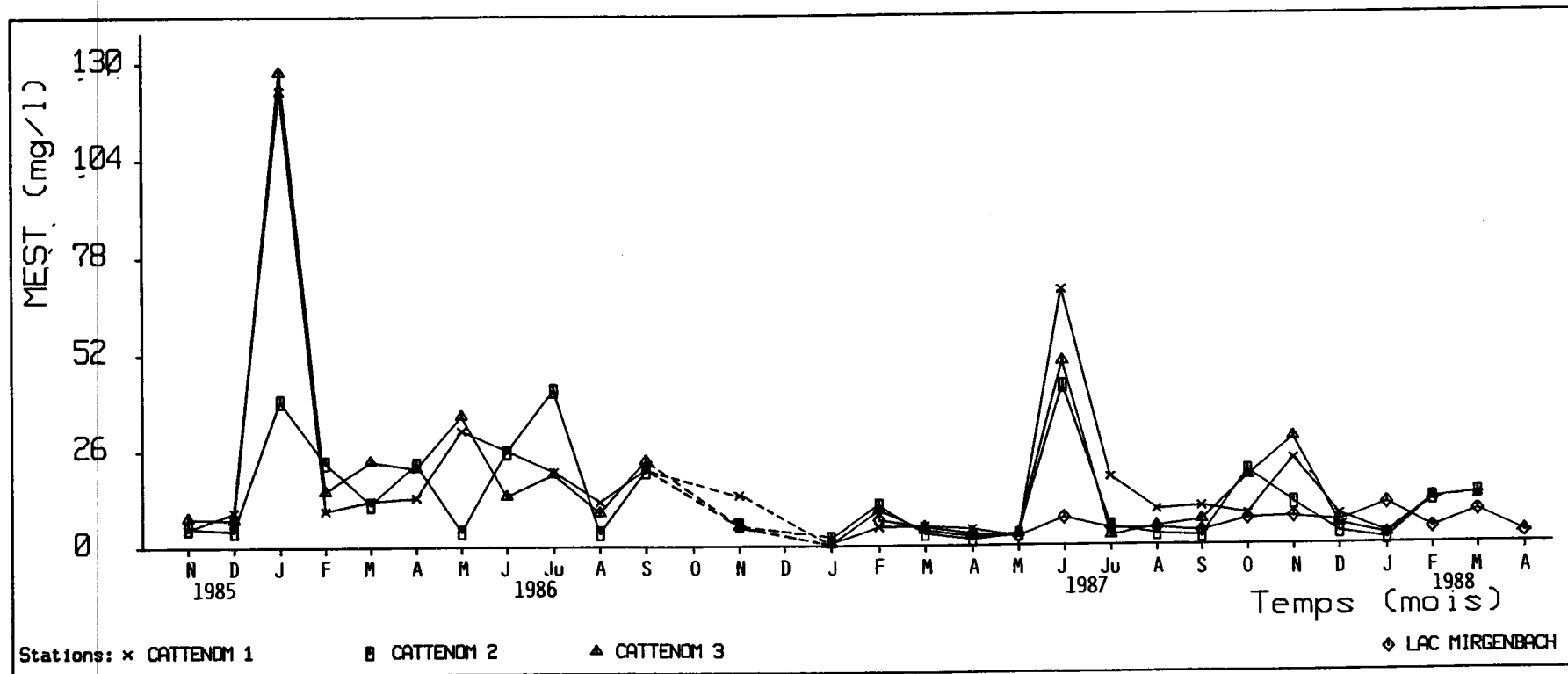


Figure 33 : Evolution saisonnière des matières en suspension totales

teneur en oxygène interviendrait en aval du rejet avant que l'eau n'ait repris sa température initiale, c'est ce que l'on constate au niveau de la station CAT 3 surtout aux mois d'octobre 86 et de mai à octobre 87 (fig. 32).

Les pourcentages de saturation en oxygène dissous varie entre 80 et 90% pour les stations non affectées par la tache thermique (CAT 1 et CAT 3).

Au niveau du lac, la teneur en oxygène dissous est globalement homogène avec sursaturation (jusqu'à 130% en août 87), en relation avec une importante biomasse phytoplanctonique qui produit de l'oxygène.

Ainsi, contrairement à ce qu'on pouvait attendre, les eaux échauffées sont bien oxygénées comparativement aux autres stations. Par conséquent il n'y a pas de risques d'anoxie pour les dreissènes immergées dans les cinq premiers mètres.

I.1.3. Matières en suspension totale et turbidité : (méthode en annexe 10)

Les teneurs en matières en suspension totales (MEST) des stations de la Moselle (fig. 33), ne dépassent guère 26 mg/l, sauf pendant les mois de janvier 86 (122mg/l pour la station témoin CAT 1; 127,3mg/l pour CAT 3) et de juin 87 (68mg/l au point 1; 50mg/l pour les points 2 et 3).

Les valeurs maximales peuvent être expliquées par les crues hivernales et du début d'été pouvant être favorable au développement algal.

Dans la retenue du Mirgenbach, les teneurs en MEST sont en dessous de 10mg/l et relativement constantes (fig. 33). Ce sont des valeurs normales pour ce type d'écosystème favorable à la décantation.

La transparence des eaux de la Moselle varie entre 0,20 et 1,30m au niveau de toutes les stations, avec des minima en janvier 86 et juin 87 (0,20m) (fig. 34).

Au niveau du lac, le même phénomène est constaté avec cependant des valeurs de transparence supérieures (fig. 34). Elles varient de 0,7 à 3m avec une moyenne de 1,5m. Cependant ces valeurs ne sont pas dues aux MEST comme dans la Moselle, mais aux populations zoo et phytoplanctoniques, sources de nourriture pour les dreissènes.

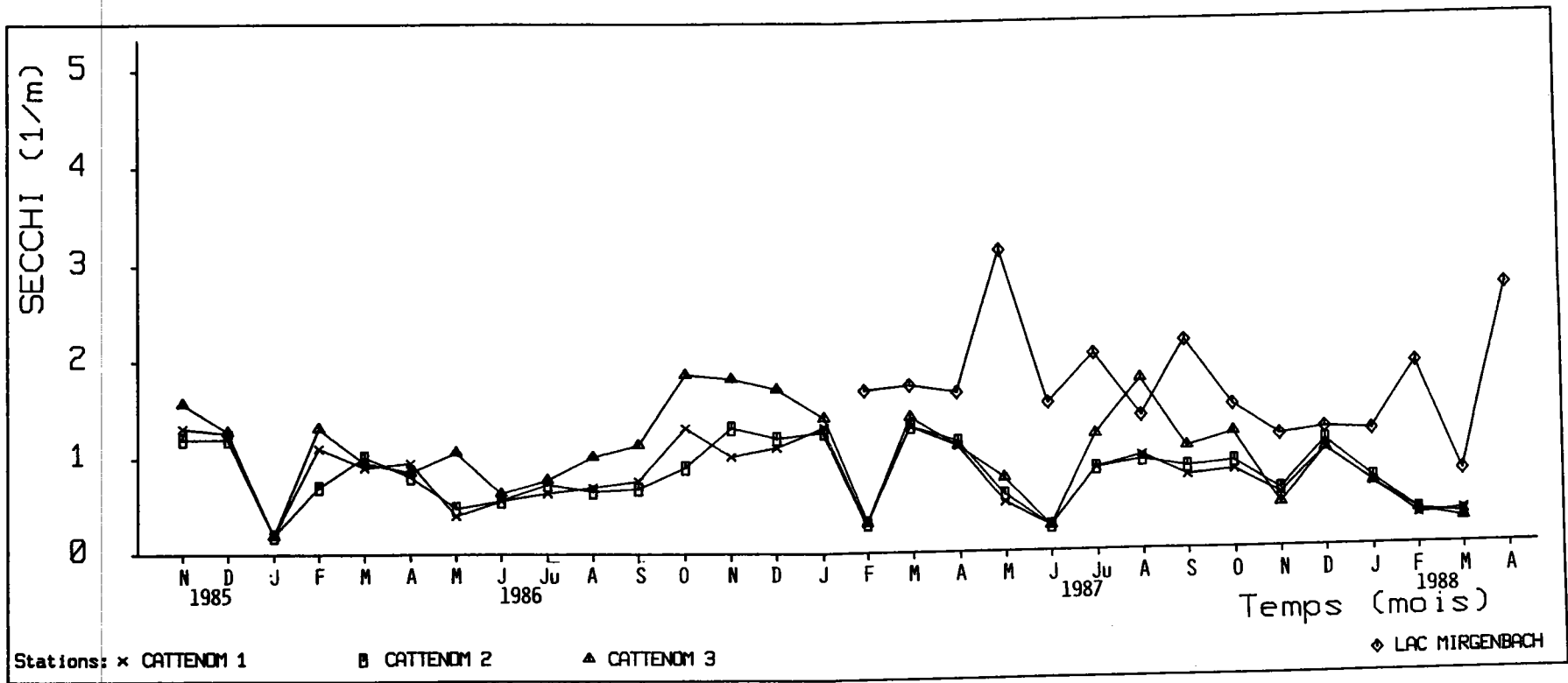


Figure 34 : Variation saisonnière de la transparence

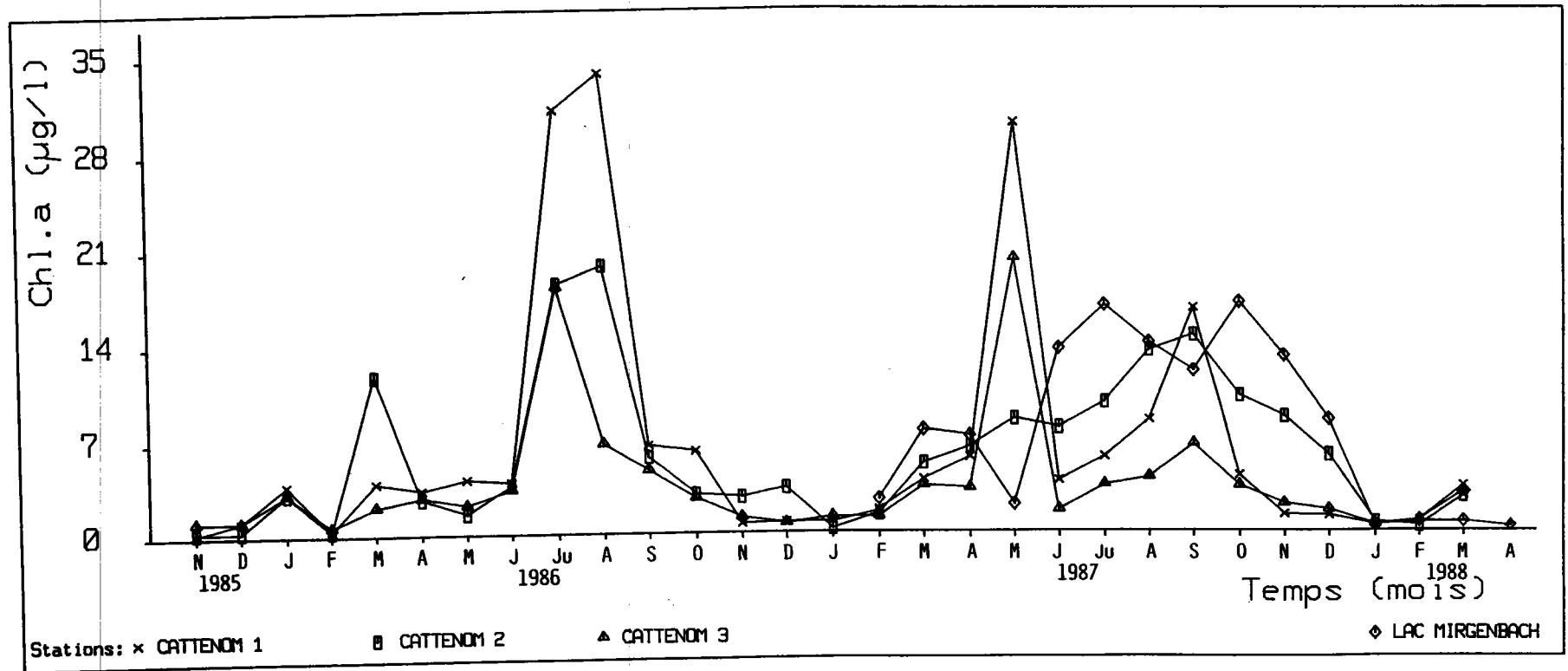


Figure 35 : Variation saisonnière des teneurs des eaux en chlorophylle.a des stations d'étude: site de Cattenom

I.2. Paramètres biologiques de l'eau :

I.2.1 Pigments chlorophylliens :

I.2.1.1. Variations temporelles :

La Chlorophylle active (Chl.a) est un pigment indispensable à l'activité photosynthétique des algues. Dégradée à la mort des cellules, elle peut rester associée à des chloroplastes ou des structures cellulaires après la lyse, et se maintenir pendant un certain temps sous forme dosable. Pour ces raisons, les éventuelles sources d'erreur dans l'estimation de la biomasse active par dosage de la Chl.a, soulignées par BENON *et al.* (1977), sont évitées par le dosage simultané des phéopigments, après acidification (GIGLEUX, communication personnelle)

En Moselle, les valeurs des teneurs des eaux en Chl.a varient de 0,3 à 37 μ g/l. Les fluctuations saisonnières (fig. 35) révèlent deux principaux pics annuels, avec des décalages spatio-temporels. L'un printannier, qui est faible (jusqu'à 11,6 μ g/l), l'autre fort, souvent noté en été (de 20 à 34 μ g/l).

Dans la retenue du Mirgenbach, les teneurs en Chl.a varient de 0,4 μ g/l à 16,6 μ g/l. Leur évolution est très irrégulière avec cependant deux pics légers en juillet et octobre 87 (16,6 μ g/l).

I.2.1.2. Variations spatiales :

Les teneurs en Chl.a sont plus importantes dans la station CAT 2 et dans le lac du Mirgenbach de juillet à décembre 87. Elles apparaissent liées aux rejets thermiques et aux conditions climatiques exceptionnellement favorables pendant cette période.

Les teneurs des eaux en phéophytines sont en général en dessous de 12 μ g/l. Leur répartition saisonnière (fig. 36) ressemble à celle de la chl a aux quatre stations. Dans la station de rejet en Moselle (CAT 2) un pic s'individualise en mars 86 correspondant au bloom printannier constaté dans la lac. Les phéophytines consti-

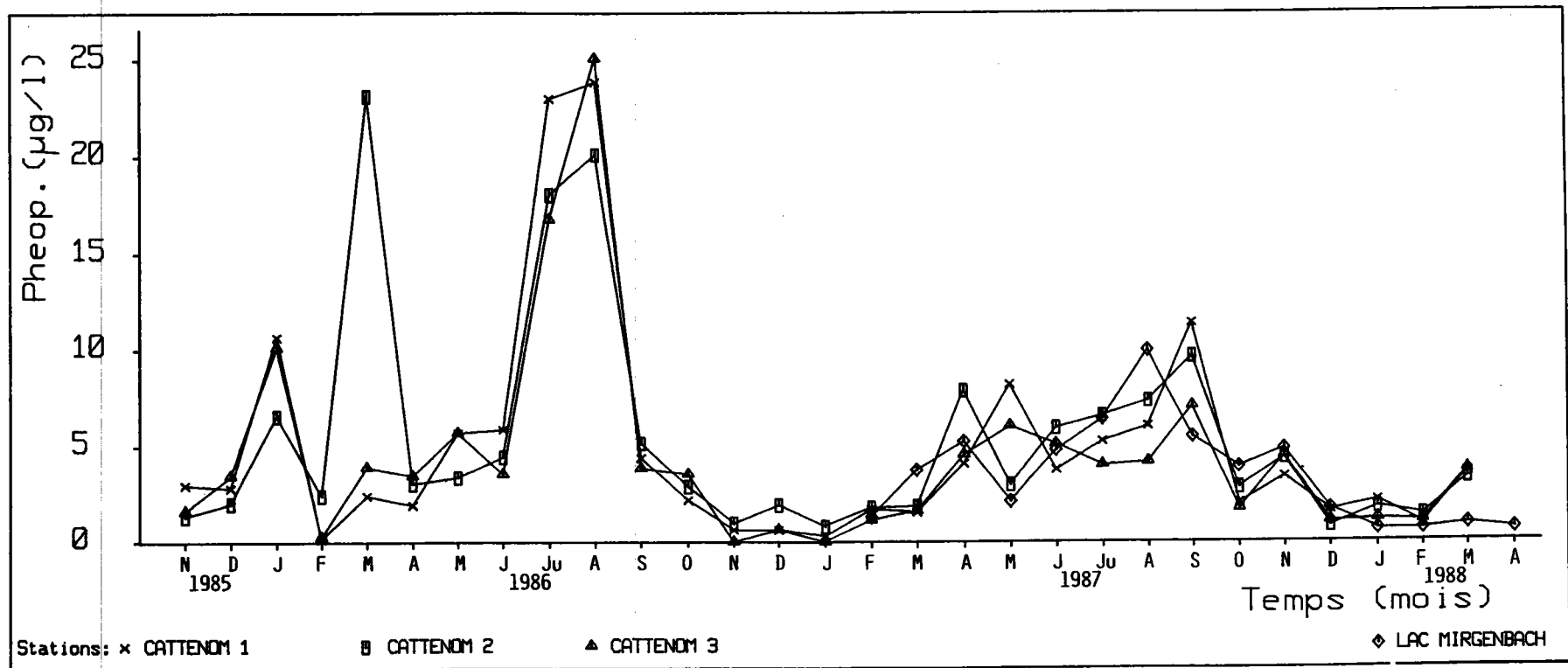


Figure 36 : Evolution saisonnière des teneurs des eaux en phéophytine

tuent une part importante du total des pigments chlorophylliens pendant la saison froide, avec des variations liées aux stations.

Le pourcentage de Chl.a par rapport au total "phéopigments + Chl.a" est en moyenne de 50% aux stations CAT 1 et CAT 3, et de 35% à la station de rejet CAT 2, en retenue, il est de 60%.

L'analyse statistique globale (cf. annexe 3, test de Fischer-Snedecor d'après BOIS, 1984) du pourcentage de la Chl.a, en fonction de la saison et des stations, montre l'influence normale du premier facteur sur celui-ci. Au printemps et en hiver ces pourcentages sont comparables dans les quatre stations (62%) mais restent moins élevés à la station CAT 2 (50%). Par contre en été, on note seulement 40% en chl a à la station CAT 3 contre 55% à CAT 1, 57% à CAT 2 et 68% en retenue.

La répartition de la biomasse phytoplanctonique estimée par la concentration en chlorophylle active et en phéophytines confirme le caractère eutrophe dans les stations de Moselle, cette tendance a été déjà signalée par LEGLIZE (1985).

Les valeurs des concentrations en Chl.a classent la retenue du Mirgenbach dans le stade méso-eutrophe de la classification OCDE de 1982 (PIHAN, 1987).

I.2.2. Production primaire journalière (PPj) :

(méthode en annexe 11)

En Moselle, la figure 37 montre un cycle saisonnier de la PPj qui est étroitement lié aux conditions climatiques, d'ensoleillement et aux régimes de débit. Ce cycle se caractérise par une production hivernale et printannière faible (0,3 à 1,5gO₂/m²/j) et un maximum en été (7 à 15gO₂/m²/j).

Si l'on compare les trois stations, on constate que la production moyenne est sensiblement identique avec une tendance légère à la baisse à l'aval de la centrale au niveau de la station CAT 3. Quant aux fluctuations observées à la station de rejet (CAT 2), elles sont vraisemblablement liées à la qualité des apports en provenance de la retenue du Mirgenbach.

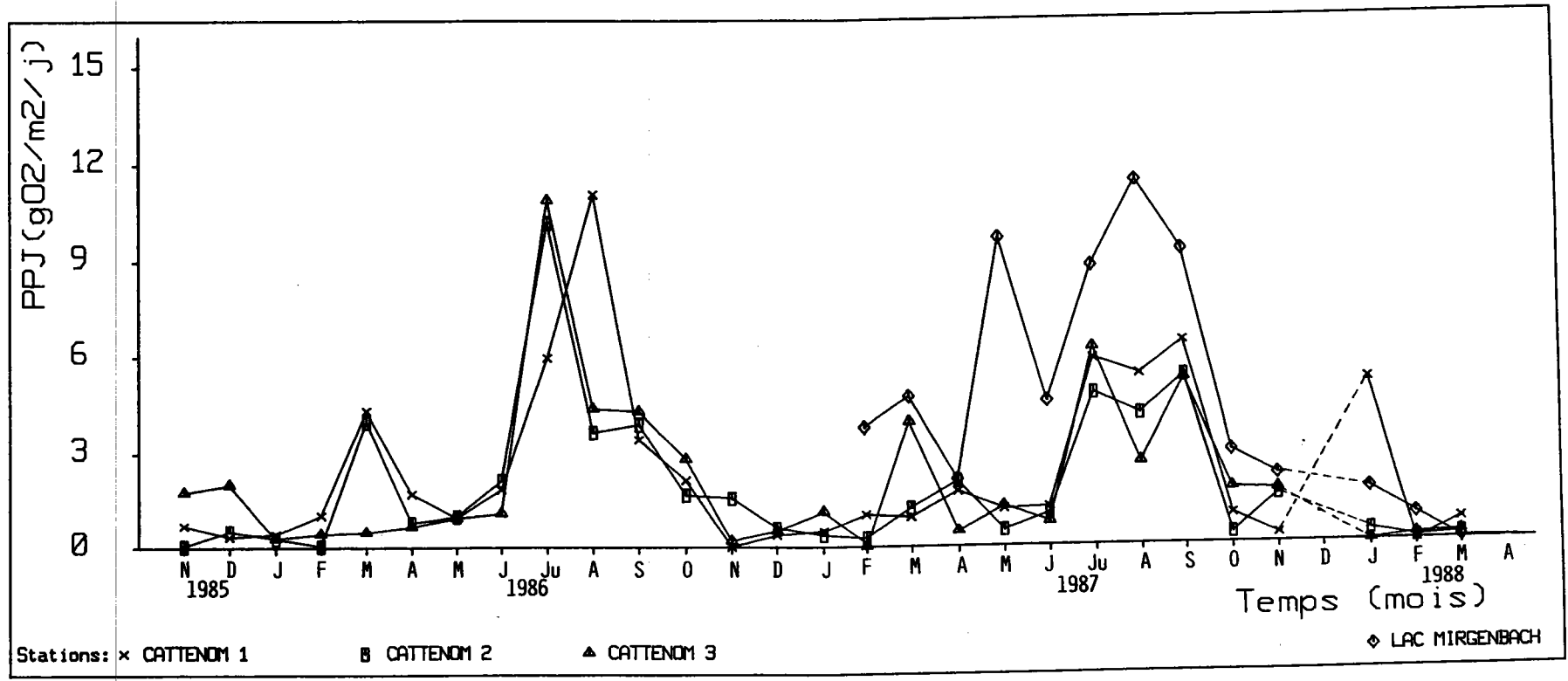


Figure 37 : Variation saisonnière de la production primaire journalière des eaux des stations de prélèvement: site de Cattenom

Dans la retenue du Mirgenbach, la production moyenne est de $6,5\text{gO}_2/\text{m}^2/\text{j}$ avec un cycle saisonnier identique à ceux des autres stations de la Moselle.

La comparaison spatiale montre que les valeurs de la PPj des stations de Moselle sont légèrement inférieures à celles du lac. Il n'y a pas d'arrêt de production hivernale dans la retenue, ce qui fait du lac, un milieu très riche pour le développement des dreissènes. Il convient de signaler que les variations de débit et la turbidité sont responsables de l'abaissement de la biomasse en Moselle

I.3. Conclusions sur le potentiel trophique des secteurs étudiés :

On sait que la biomasse phytoplanctonique, les facteurs abiotiques et les matières en suspension totales, jouent un rôle déterminant dans la nutrition des lamellibranches filtreurs (BAYNE, 1976; STANCZYKOWSKA, 1977; AMOUROUX, 1981).

L'étude hydrobiologique des quatre stations confirme :

- le degré élevé de trophie des stations de Moselle; la méso-eutrophie des eaux du lac du Mirgenbach avec une production primaire intense pendant l'été.

- une productivité phytoplanctonique importante lorsque les conditions de températures, de luminosité, de débit et de disponibilité en nutriments sont propices.

- la saturation en oxygène dissous des stations de rejet en Moselle et du lac en relation avec la production photosynthétique et le brassage des eaux.

Enfin l'étude des relevés thermiques montre que, les stations sont différentes, avec un gradient croissant selon l'ordre CAT 1 ≈ CAT 3, CAT 2, Mirgenbach.

II. CYCLE SEXUEL DE *D. POLYMORPHA* SUR LE SITE DE CATTENOM

II.1. Comparaison de l'indice gonadique des individus des différentes stations CAT 1, CAT 2 et CAT 3:

* Novembre à décembre 85 :

L'étude du cycle sexuel des dreissènes transplantées dans les stations 1, 2 et 3 est visualisée par l'évolution spatio-temporelle de l'I.G. calculé mensuellement à partir des pourcentages des stades sexuels chez les individus échantillonnés (annexe 6). La première partie de la figure 38 montre que seulement 60% des individus de la station 2 sont en repos sexuel en novembre, contre 80% chez ceux des stations 1 et 3 (80%). Cette différence se maintient en décembre avec 100% des dreissènes des stations 1 et 3 en repos sexuel contre 80% à la station 2, 20% sont déjà en stades de maturation des gamètes.

* De janvier à septembre 86 :

On remarque que pour l'ensemble des stations de la Moselle et jusqu'au mois de mai, il n'y a pas de différences significatives quant à l'état de la gonade. La reprise de l'activité génitale est effective à partir de la fin du mois de janvier. La maturité est atteinte dès le mois de mai pour les dreissènes des stations CAT 2 et CAT 3, et en juin pour les témoins. L'émission des gamètes survient à partir du mois de mai pour les animaux des stations CAT 2 et CAT 3 (respectivement 60% et 20% au stade E) et à partir du mois de juin pour les dreissènes de la station témoin (75% au stade E); cette émission se poursuit jusqu'au mois de septembre 86.

* D'octobre 86 à janvier 87 :

La figure 38 montre une diminution de l'I.G. d'octobre 86 à décembre 86, ce qui indique la fin de la ponte et l'entrée des mollusques en repos sexuel apparent; on remarque également que la totalité des sujets de la station 3 présente ce stade dès le mois de novembre, contrairement à ceux des stations 1 et 2 (80%).

100% des individus de la station témoin CAT 1 restent en repos sexuel pendant les mois de décembre 86 et janvier 87. Ils reprennent leur gamétogénèse un mois plus tard que ceux des stations 3 et surtout 2. Par ailleurs, le décalage dans le processus gamétogénétique entre les dreissènes des trois stations est validé par le dénombrement des larves (fig. 39) (NOURISSON, 1987).

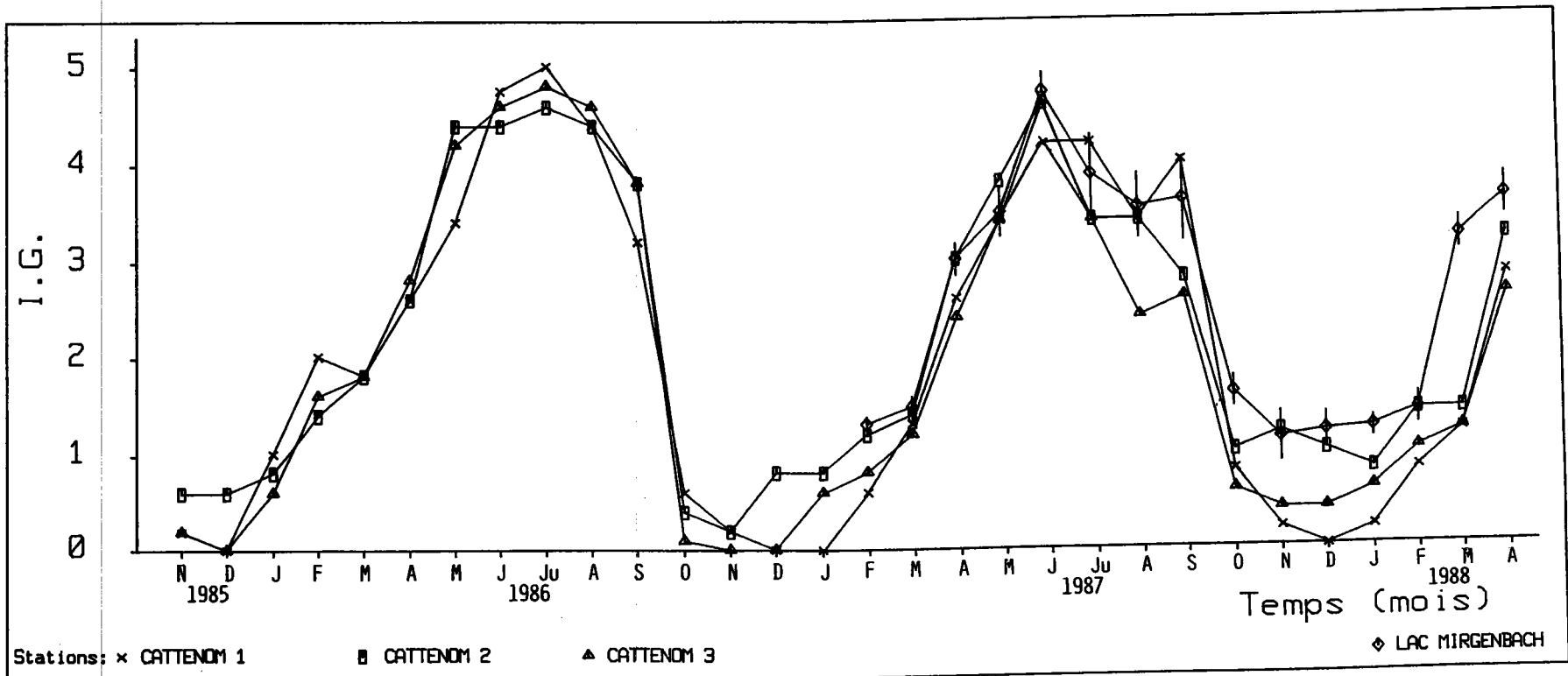


Figure 38 : Variation spatio-temporelle de l'indice gonadique de *D. polymorpha*

En effet, à partir du mois de juillet 86, les larves de *D. polymorpha* sont abondantes dans la station 2 (46,9% du zooplancton) et la station 3 (41%). Ce n'est qu'à partir du mois d'août qu'on retrouve des larves de dreissène dans la station témoin (57%). On peut émettre l'hypothèse que la présence précoce des larves dans la station 3 est due à la dérive de ces organismes vers l'aval à partir de la station de rejet.

* De février à juin 87 :

L'augmentation de l'I.G. de février à mai montre que le processus du déroulement de la gamétogénèse est plus accéléré pour les sujets de la station 2 que pour les individus des stations 1 et 3 (fig. 38).

Au mois de juin, 40% des mollusques des stations 2 et 3 sont mûrs et 60% en émission des gamètes, contrairement à ceux de la station témoin dont 80% des individus sont mûrs et seulement 20% au stade d'émission des gamètes ce qui se traduit par un I.G. du mois de juin pour les dreissènes des stations 2 et 3 (4,6) supérieure.

* De juillet 87 à décembre 87 :

La diminution de l'I.G. à partir du mois de juin indique l'émission massive des gamètes. Cette émission dure jusqu'à la fin du mois d'août pour les dreissènes des stations 1 et 3, suivie d'une reprise de développement de la gonade au mois de septembre (montré par la croissance de l'I.G.). Par contre on note une émission étalée et continue jusqu'au mois d'octobre avec une reprise de développement de la gonade en novembre chez les individus de la station 2. Au mois de décembre 87, on remarque que tous les individus de la station témoin (CAT 1) sont en repos sexuel (seulement 60% pour ceux de la station 3), alors que tous les individus de la station 2 ont repris leur gamétogénèse.

* De janvier 88 à avril 88 :

A partir de la mi-janvier, on constate une reprise de l'activité génitale chez les dreissènes des stations 1 et 3, contrairement à celles de la station 2 chez qui la diminution de l'I.G. doit être interprétée par le rejet des cellules ayant déjà commencé leur évolution. Celle-ci reprend en février. La cinétique

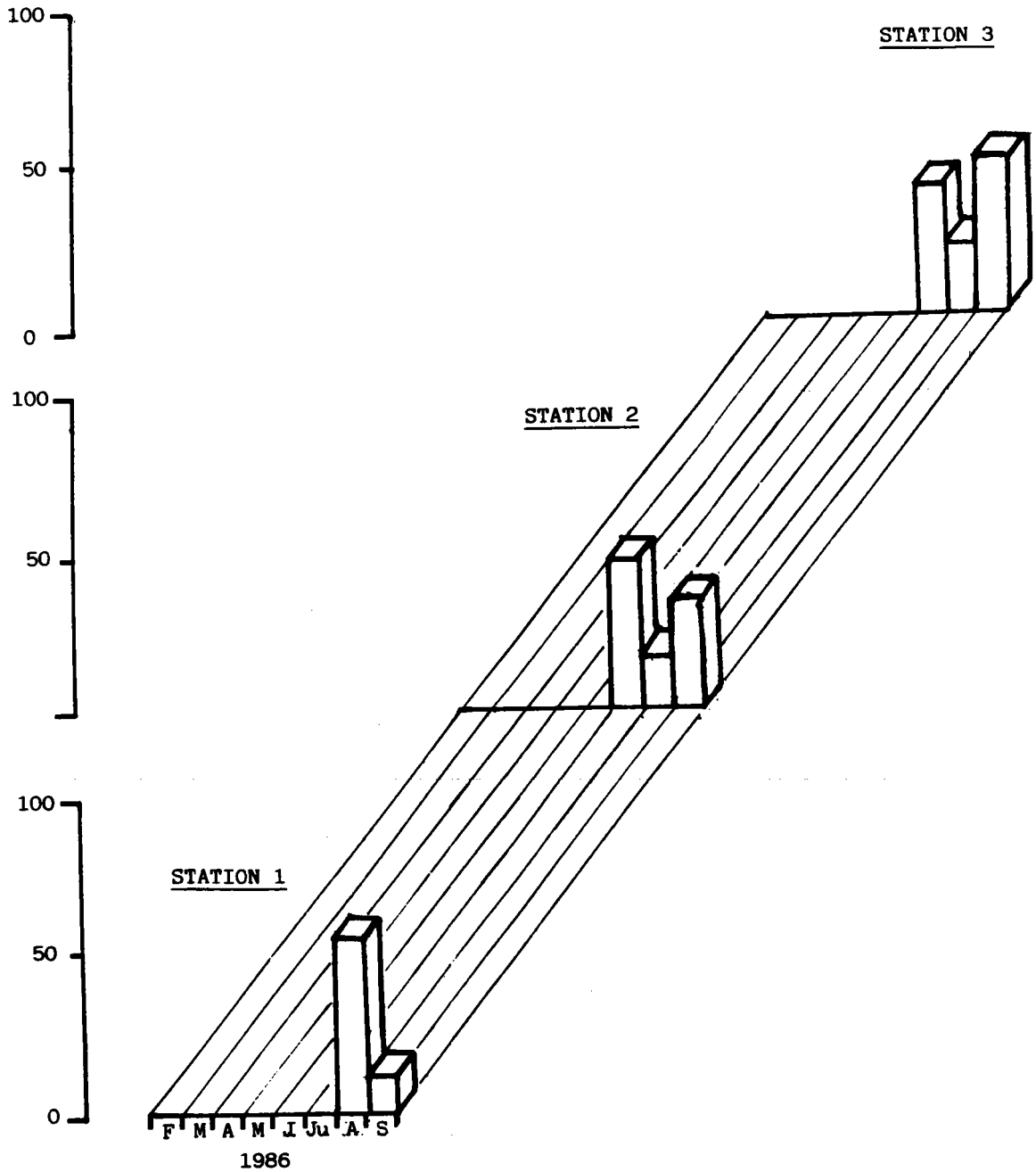


Figure 39 : Larves de *D. polymorpha* dans les stations de Cattenom (Moselle) "en pourcentage de la biomasse zooplanctonique" (modifié selon NOURISSON, 1986)

des processus de la gamétogénèse est plus rapide chez les dreissènes de la station 2 et ceci jusqu'au mois d'avril.

Par ailleurs, on note quelques cas pathologiques relatifs à la gamétogénèse chez les individus de la station de rejet tels que :

- une gonade à tubules germinaux désorganisés.
- des tubules germinaux de faible diamètre sans cellules en développement (pl XIII.1).
- une forte activité des macrophages qui attaquent le cytoplasme ovocytaire (pl XIII.2)
- l'absence de reprise de développement de la gonade après l'émission des gamètes, ce qui indique une éventuelle stérilité.

Parmi les facteurs responsables, il faut retenir la température mais aussi d'autres substances chimiques diluées dans l'ouvrage de rejet (radioéléments entre autres).

II.2. Cycle sexuel des dreissènes transplantées dans la retenue du Mirgenbach :

L'étude du cycle sexuel des individus transplantés dans le lac est réalisé en suivant la variation temporelle de l'I.G. (pourcentage des stades sexuels en annexe 7) . En effet, la figure 38 montre qu'à partir de février et jusqu'au mois de mai 87, la vitesse de développement du processus gamétogénétique normal se rapproche de celle des individus de la station 2 en Moselle. Au mois de juin, 100% des individus sont sexuellement matures.

La diminution de l'I.G. à partir du mois de juin 87 indique la ponte . Ce phénomène se poursuit, avec une légère interruption d'août à septembre, jusqu'à la fin du mois d'octobre 87.

On remarque ensuite un faible pourcentage de dreissènes entrant en repos sexuel au mois de novembre (20%). La reprise de l'activité génitale survient en décembre 87. Cette activité continue jusqu'au mois de février 88 avec une cinétique relativement supérieure à celle des individus des stations de Moselle.

En avril 88, on constate une maturité précoce des populations du lac (environ 80%) dont une forte proportion de mâles.

Par comparaison avec les populations témoins en Moselle, les individus de la retenue présentent une maturité génitale précoce

LEGENDE DE LA PLANCHE XIII**1 : Gonade pathologique:**

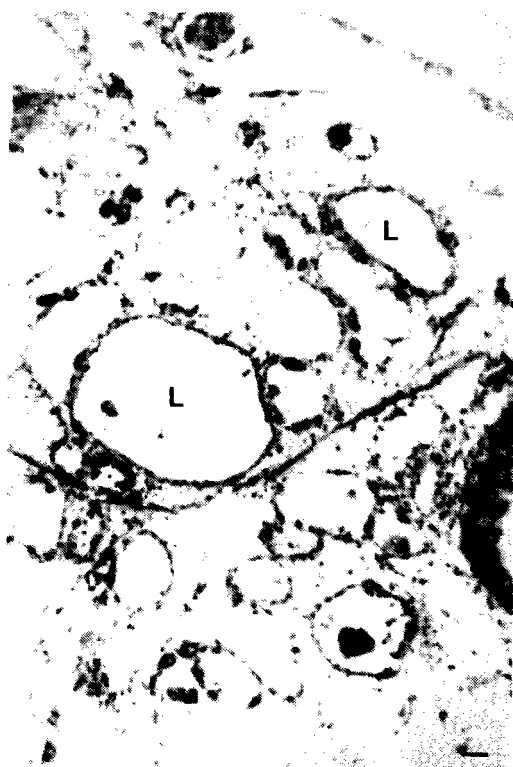
On note la disparition des produits génitaux de la lumière (L) des tubules: individu stérile.

2 : Gonade femelle:

Tubule ovarien montrant une activité intense des "macrophages" (M) pendant le stade IA S, qui n'attaquent que les cytoplasmes ovocytaires. Les flèches indiquent le résultat de cette activité: noyaux "libres".

3,4: Cas d'individus hermaphrodites. Les grandes et petites flèches indiquent respectivement la partie femelle et la partie mâle. Certains tubules sont bisexués.

Le tiret représente 10 μ m



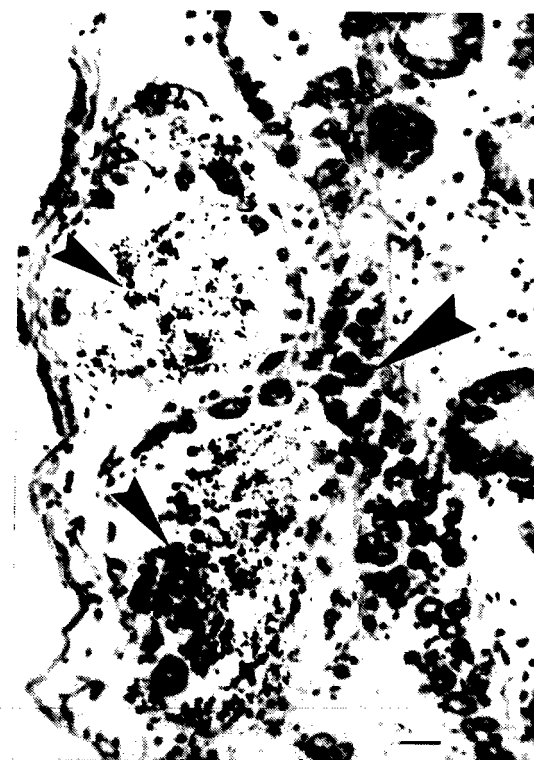
1



2



3



4

(tableau IV, page 101), avec cependant des manifestations pathologiques dont exceptionnellement une fréquence élevée d'hermaphrodisme (20% dans certains lots)(pl XIII.3,4). Dans une étude antérieure sur une rivière recevant des effluents sidérurgiques, polluée par des métaux lourds, CROCHARD (1985) a décrit quelques cas d'hermaphrodisme chez le même animal. L'effet métaux lourds ne semble pas exister dans la retenue (THEOBALD, 1988) et nous proposons le seul effet de la température.

On peut penser qu'en raison de l'activité industrielle sur le site et de la température de l'eau, qui peut dépasser ponctuellement la $\theta_{L50}/24$ heures, les individus sont soumis à un stress qui engendre les pathologies observées chez les individus de la station 2 en Moselle et du lac.

II.3. Discussion :

Les dreissènes se nourrissent par filtration de la microflore et des microorganismes en suspension dans l'eau, à savoir des Diatomées, des algues, des détritiques et des bactéries (STANCZYKOWSKA, 1977). L'étude des fluctuations des paramètres biologiques du milieu montre que la production phytoplanctonique présente un cycle saisonnier tributaire du cycle thermique. Le maximum de production se situe en printemps-été et le minimum en hiver. Le développement de la gonade suit étroitement l'élévation de la température et la production du phytoplancton au printemps.

Chez *D. polymorpha*, la période de reproduction est régulée dans le secteur étudié par les températures relativement élevées de l'été et du début de l'automne. Le développement de la gonade survient à une période où le phytoplancton est le plus abondant. Celui-ci semble fournir une nourriture accumulable dans les réserves et utilisable pour la maintenance. Au moment de la reproduction, il y a mobilisation d'une partie des réserves.

L'abondance de la nourriture a été généralement associée avec la période de reproduction chez les invertébrés marins. Cette abondance assure la disponibilité nutritionnelle adéquate pour les larves issues de la fécondation externe et qui sont trophoplanctoniques (GIESE, 1969). Bien que la synchronisation de la ponte avec la période pendant laquelle, la nourriture est très abondante

pour les larves soit importante. les adultes demandent aussi des quantités importantes de nourriture pour le développement de la gonade. Simultanément (printemps-été) au développement de la gonade et de la ponte, l'augmentation de la production phytoplanctonique est constatée (fig. 36 et 38). La nourriture recherchée par les larves et les adultes peut être différente dans sa quantité et dans sa qualité, *D. polymorpha* a un régime alimentaire qui varie suivant les saisons comme le montre le tableau X.

SAISONS	Printemps/début été	Fin juillet/début août	Fin août/ automne
qualité	algues bleues algues vertes diatomées	dinoflagellés (<i>Ceratium</i> <i>hirundinella</i>)	algues bleues algues vertes
quantité	importante	99% du phytoplancton	plus faible qu'au printemps
consommation et assimilation	très élevées	peu élevées	élevées

Tableau X : Variations saisonnières du régime alimentaire des dreissènes du lac MIKOLAJSKIEV (STANCZYKOWSKA, 1977)

Il convient de signaler que les mollusques transplantés dans les cages se trouvent à une densité largement inférieure à celle rencontrée dans la nature, et de ce fait l'interaction nutrition-température leur a été certainement bénéfique.

En conclusion, les différentes phases du cycle sexuel de *D. polymorpha* apparaissent comme régulées par les teneurs en phytoplancton et la température du milieu. Le développement de la gonade a lieu quand le phytoplancton est abondant et que la température est favorable. L'intensité et la durée de ces deux facteurs dans l'environnement peuvent déterminer la longueur des processus gamétogénétiques.

III. EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DU POIDS CORPOREL, DE LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE GLOBALE ET DE LA VALEUR ENERGETIQUE DE *D. POLYMORPHA* EN RELATION AVEC LE CYCLE DE REPRODUCTION: ETUDE SUR LE SITE DE CATTENOM

III.1. Introduction :

Les paramètres physiologiques des populations naturelles d'invertébrés sont sujets à des variations saisonnières dont la connaissance est utile pour pouvoir interpréter les réponses de ces animaux à des changements de leur environnement (BAYNE *et al.*, 1981). Chez les lamellibranches, l'état normal de leur biologie générale, est fortement influencé par les processus de la reproduction en relation avec les conditions physico-chimiques et trophiques du milieu.

Au cours de la gamétogénèse, Il existe une étape temporaire d'accumulation de réserves qui sont abondantes chez les femelles et qui sont évacuées par la ponte.

Il est donc important de caractériser chez *D. polymorpha*, les fluctuations spatio-temporelles d'une part, des paramètres pondéraux et d'autre part, de la composition biochimique corporelle et de la valeur énergétique, en relation avec le cycle de reproduction. Cette étude porte sur des animaux "standard" de 18 à 22mm de longueur pendant la durée du cycle de reproduction de l'espèce (de février 87 à avril 88). Cette méthode permet de mettre en évidence l'évolution des formes de réserve liées à la reproduction indépendamment de celles liées à la croissance (BEUKEMA et DE BRUIN, 1977 ; ANSELL *et al.*, 1980 ; BODOY, 1980 ; PARACHE, 1985). En outre l'effort de reproduction dépend de l'âge (MORCHID et MASSE, 1987).

III.2. Paramètres pondéraux :

III.2.1. Variations temporelles :

Chez les dreissènes de la station témoin, la figure 40 met en évidence un accroissement de 25 % du PSSC de février à mai correspondant à la phase de préparation des animaux au cycle sexuel. Il se produit ensuite une augmentation rapide de 30 % du PSSC de mai à juin, qui reflète le phénomène de synthèse de réserves,

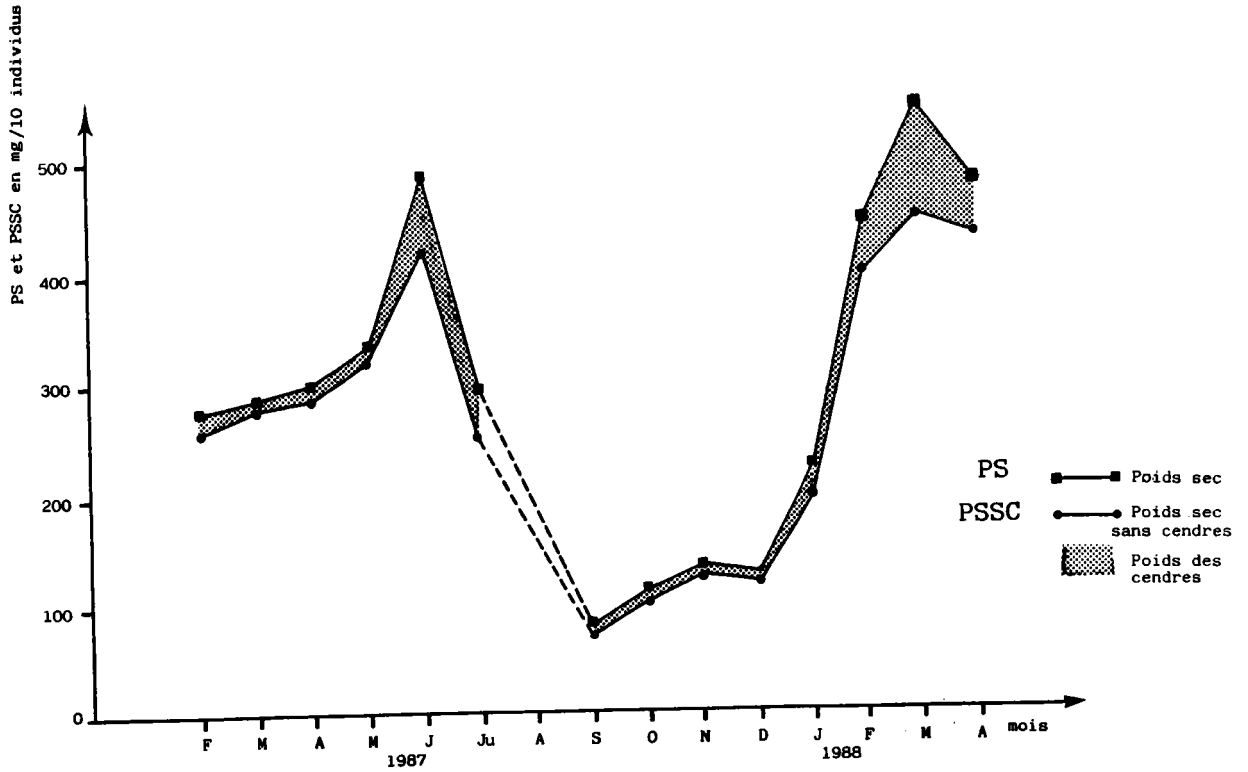


Figure 40 : Evolution mensuelle des paramètres pondéraux dans la station témoin (CAT 1)

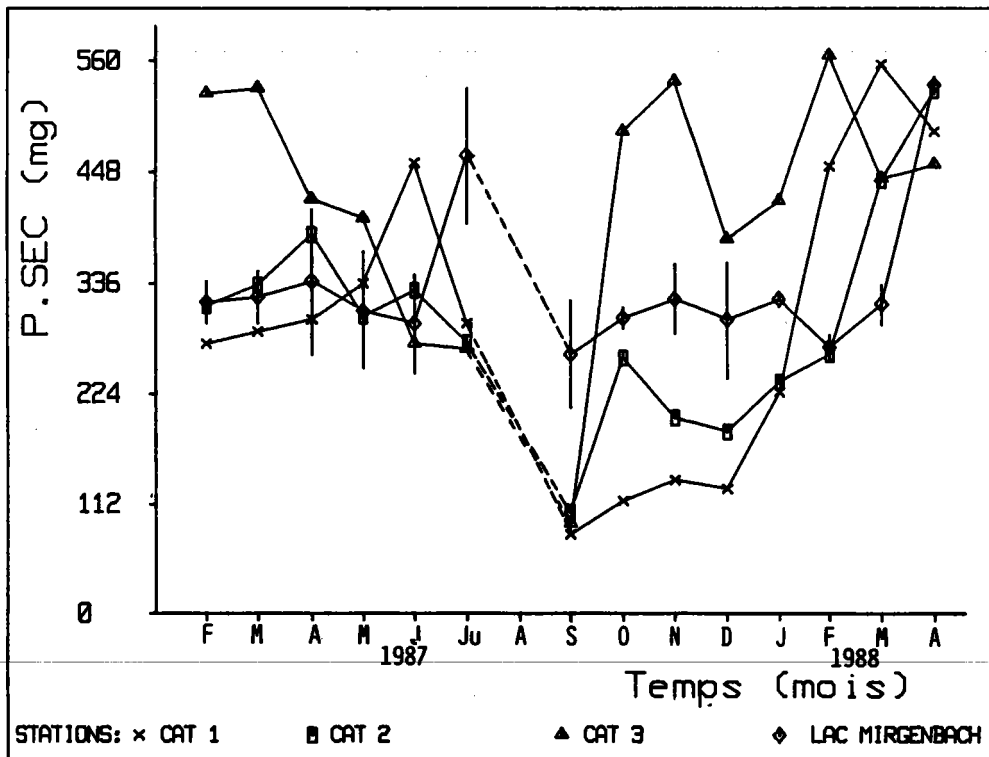


Figure 41 : Evolution spatio-temporelle du poids sec de la partie molle de *D. polymorpha*

surtout chez les femelles pendant la vitéllogénèse. L'émission des gamètes, constatée histologiquement, se traduit par une diminution importante de 40 % du FSSC maximum, survenant de juin à juillet; la perte en FSSC se poursuit jusqu'au mois de septembre. En fonction des observations histologiques, cette dernière chute peut être interprétée par le rejet des cellules germinales immatures. Le phénomène s'accompagne d'une perte de près de 60% du FSSC entre le début du cycle et la ponte.

Durant la phase automnale et le début de l'hiver, on assiste à une augmentation du FSSC correspondant à la reconstruction de la gonade avant un nouveau cycle gamétogénétique, à cette période la croissance est nulle (fig. 9). On remarque également que pendant le printemps, les individus atteignent un poids supérieur à celui de l'année précédente pendant la même saison; l'incidence de la croissance corporelle pourrait intervenir.

A la station 2, Il y a une augmentation de 30% du poids sec (PS) de février à avril, puis une légère baisse du PS en mai (fig. 41). L'examen microscopique montre que cette baisse est due aux premières émissions mineures de gamètes. Il se produit ensuite une augmentation puis une baisse en été. cette dernière baisse, forte par rapport à la première, est due aux pontes majeures. Contrairement aux témoins, les individus retrouvent une partie de leur poids initial en octobre. Une baisse du PS en fin d'automne est due à la décharge des gamètes d'individus tardifs avant l'entrée en repos sexuel.

De janvier à avril, on assiste à une augmentation du PS selon une vitesse se rapprochant de celle des témoins.

Le PS des individus de la station 3 est sujet à des variations saisonnières qui ne sont pas toujours dues aux phénomènes de la reproduction. En effet, la figure 41 montre une légère augmentation du PS de février à mars puis la baisse de celui-ci jusqu'au mois de mai sans liaison avec l'émission des produits génitaux comme l'histologie le confirme. Par contre, Il se produit une forte chute du PS de mai à septembre en liaison avec l'émission des gamètes.

Durant l'automne il y a une croissance pondérale puis une chute constatée en fin d'automne qui serait le résultat de l'émission des cellules germinales immatures.

Les individus élevés dans la retenue du Mirgenbach subissent des fluctuations de faibles amplitude du PS. Celui-ci présente la même variation que celle des individus témoins pendant la phase printanière; bien que la condition pondérale des dreissènes du lac soit supérieure. Une baisse du PS d'avril à juin est concomitante de l'émission mineure des gamètes. Ensuite, il se produit une augmentation du PS en juillet puis une forte chute de celui-ci jusqu'en septembre correspondant aux émissions majeures. Pendant la saison automnale et printanière les individus retrouvent leur poids initial.

III.2.2. Variations spatiales :

L'étude pondérale permet d'avancer l'existence, à toutes les stations, d'émissions majeures pendant la saison chaude, caractéristiques du cycle sexuel de *D. polymorpha* dans la région. Cependant, à la station 2 et dans le lac, il y a des pontes mineures qui peuvent se produire dès la fin du mois d'avril, par conséquent il y a un décalage du cycle sexuel par rapport aux témoins d'au moins un mois en avance. Les dreissènes transplantées dans ces stations y ont trouvé les conditions thermiques et trophiques favorables à leur reproduction.

III.2.3. Discussion :

Chez les mollusques bivalves, les variations temporelles du poids sec sans cendres des individus standard font partie des indicateurs de l'émission des gamètes (BODOY et MASSÉ, 1979); BODOY, 1980; BENINGER et LUCAS, 1984), dans la mesure où celles-ci sont brusques et de grande amplitude. Lorsqu'elles sont moins nettes il est nécessaire de suivre parallèlement l'évolution biochimique corporelle notamment les teneurs en lipides (PARACHE, 1984). Néanmoins la confirmation de l'émission par l'examen histologique est obligatoire.

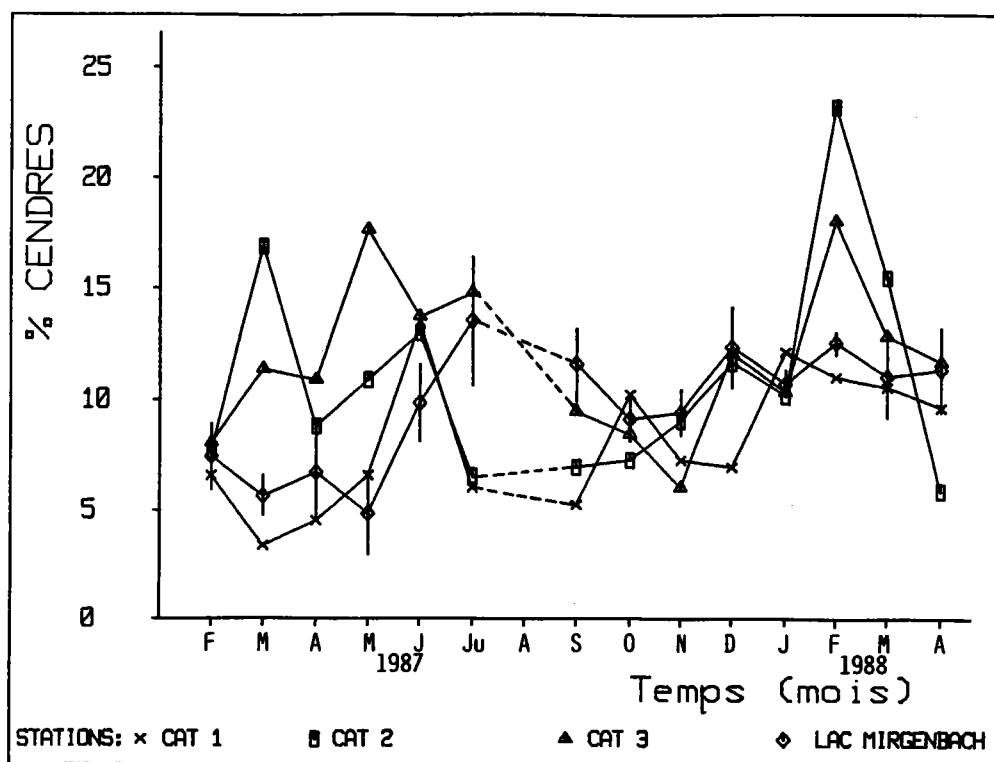


Figure 42 : Variation spatio-temporelle du pourcentage des cendres de la partie molle des dreissenés

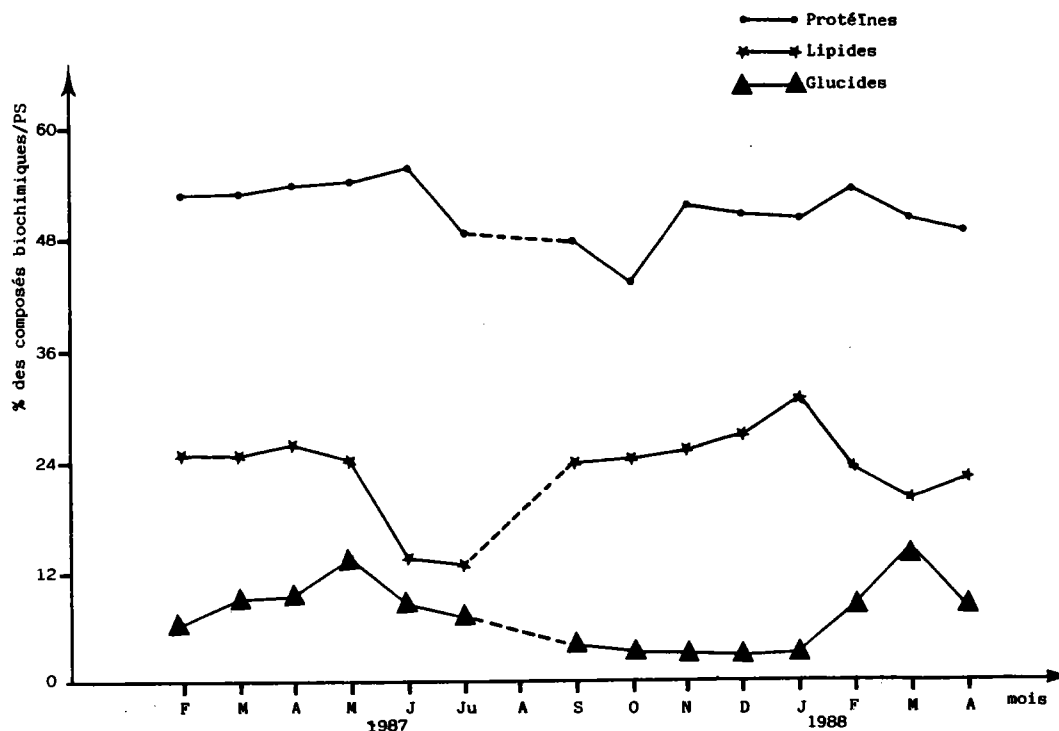


Figure 43 : Variation saisonnière de la composition biochimique de la partie molle de *D. polymorpha* dans la station témoin (CAT 1)

Chez *Dreissena polymorpha* on observe ce phénomène assorti d'une diminution concomitante de la teneur en cendres (fig. 42), contrairement à ce qui a été signalé chez *Donax vittatus* par ANSELL (1972), chez *Spisula subtruncata* par BODOY (1980) et chez *Mytilus galloprovincialis* par PARACHE (1985). Par contre la teneur en cendres augmente après l'émission des gamètes (entre septembre et octobre); *Placopecten magellanicus* présente le même phénomène (THOMPSON, 1977).

L'augmentation du PS correspond à l'élaboration des gamètes. Leur émission, décalée dans le temps suivant les stations, entraîne une chute de celui-ci. En septembre la chute peut être due aux rejets des cellules germinales en voie de maturité. STANCZYKOWSKA (1977) a étudié l'évolution pondérale de *D. polymorpha* (classe 22mm) dans le lac de Mikolajskie. Elle a montré une chute de 30% du PS au moment de la ponte quand la nourriture est suffisante. Par contre dans les conditions défavorables les individus perdent jusqu'à 70% de leur poids initial(*).

Après l'émission des gamètes les PS se situent à un niveau relativement équivalent à celui du début du cycle sexuel.

III.3. Variations spatio-temporelles de la composition biochimique globale :

A la station 1, les variations relatives de chaque composant sont mises en évidence par la figure 43, en pourcentage du poids sec de la chair.

On note une dominance pondérale des protéines (en moyenne 52 % du PS). Le maximum est de 55,6 % du PS en juin puis le pourcentage baisse jusqu'en octobre avec un minimum de 43,3 %. Le pourcentage en lipides totaux par rapport au PS présente un minimum (12 à 14 % du PS) en juin-juillet encadré par deux périodes, l'une stable en fin d'hiver et pendant le printemps (24 à 26 % du PS), l'autre ascendante de l'automne au début de l'hiver (28 à 30 % du PS) qui marque la fin du cycle sexuel avec la dégénérescence lipidique des ovocytes résiduels et l'évacuation des cellules germinales non matures. Le tissu de réserve intratubulaire riche en glucides commence alors à se développer.

La teneur en glucides n'est jamais importante. En moyenne elle est inférieure à 10 % du PS. On note cependant une augmentation de l'hiver au printemps avec un léger pic se situant en mai (12 à 13 % du PS), puis les valeurs chutent en été et automne avec un minimum de 3 à 4 % du PS.

(* Pourcentages calculés à partir des données de l'auteur.

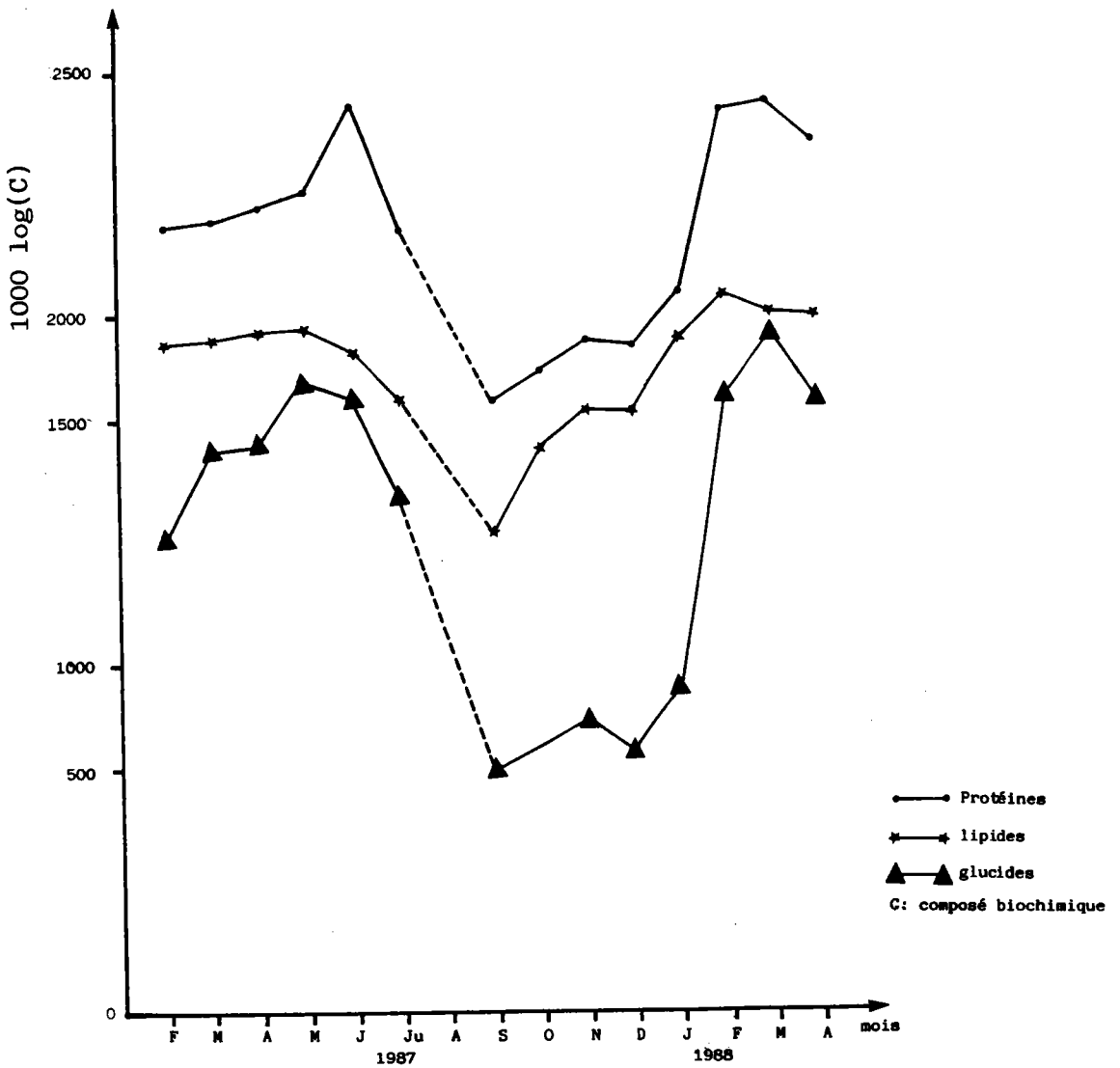


Figure 44 : Evolution des composés biochimiques élémentaires de la partie molle de dreissènes de la station témoin (CAT 1) au cours du cycle étudié

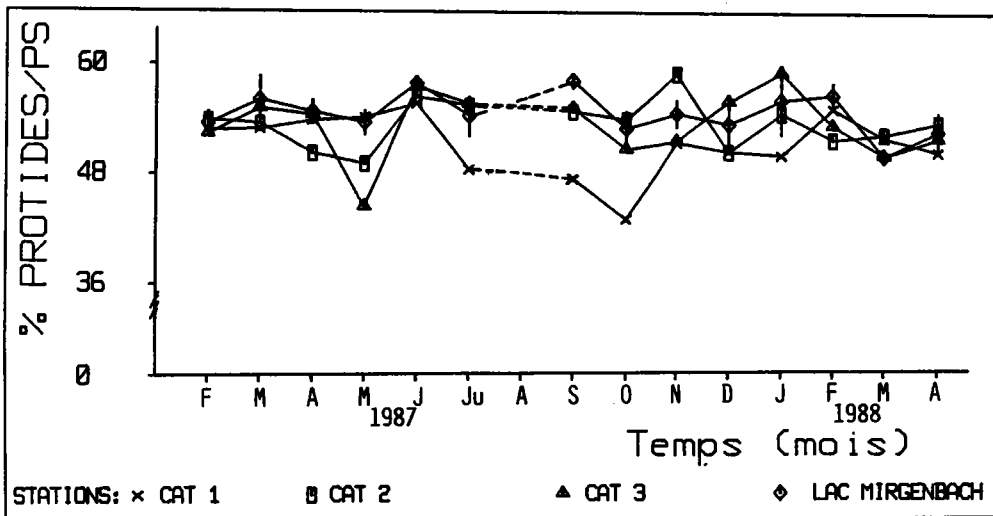


Figure 45 : Evolution spatio-temporelle de la composition relative en protéines de la partie molle de *D. polymorpha*

On constate des teneurs maximales en lipides et en glucides au stade de pleine maturation des gamètes, après quoi, la ponte survient avec une diminution de 25% des lipides et des protéines par rapport aux valeurs maximales constatées.

L'expression des teneurs des composés biochimiques, en valeurs absolues (fig. 44), montre mieux l'influence des protéines sur l'évolution du PS et du PSSC.

Les variations des protéines corporelles des dreissènes transplantées dans les stations 2 et 3 suivent la même évolution que celle des témoins (fig. 45); avec cependant une exception en fin de printemps où on assiste à une diminution du taux des protéines, et à une élévation de celui-ci en automne.

Les teneurs en lipides diminuent de février à mars, contrairement aux témoins, puis elles augmentent jusqu'en avril (fig. 46), ce qui confirme qu'il n'y a pas de pontes mineures chez les individus de ces stations entre mars et avril. Par ailleurs, certains individus présentent des ovocytes mûrs. D'avril à juillet, on constate une chute des teneurs en lipides. Pendant l'automne et la fin de l'hiver 88, deux minima sont notés en novembre 87 et en février 88 avec alternance de baisse et d'augmentation des teneurs. Celles-ci restent proches de celles des témoins sauf pendant les mois où les chutes sont constatées.

En ce qui concerne les glucides et à quelques rares exceptions, on assiste, pendant le printemps et le début de l'été à une évolution similaire des teneurs des individus par rapport aux témoins (fig. 47). Néanmoins, les pourcentages des glucides sont de beaucoup supérieurs entre les mois de septembre 87 et mars 88. Le maximum est constaté chez les dreissènes de la station 2 pendant ce dernier mois.

Dans la retenue du Mirgenbach, le pourcentage des protéines corporelles des dreissènes varie de la même manière que celui des individus témoins (fig. 45). Globalement, on remarque que les mollusques se portent bien, vu le taux relativement élevé des protéines. Ils ont profité de la nourriture abondante et des conditions thermiques du lac.

L'évolution des lipides est (en raison des amplitudes des écart-types (fig. 46)) la même que celle des individus élevés dans

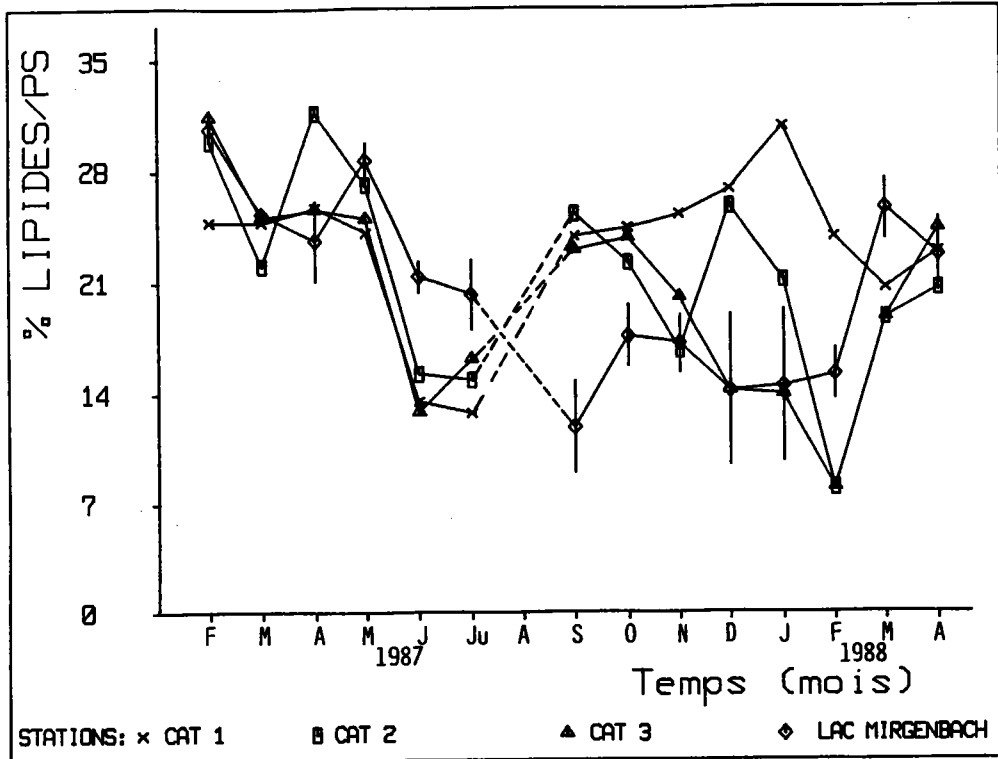


Figure 46 : Variation spatio-temporelle des teneurs relatives en lipides de *D. polymorpha*

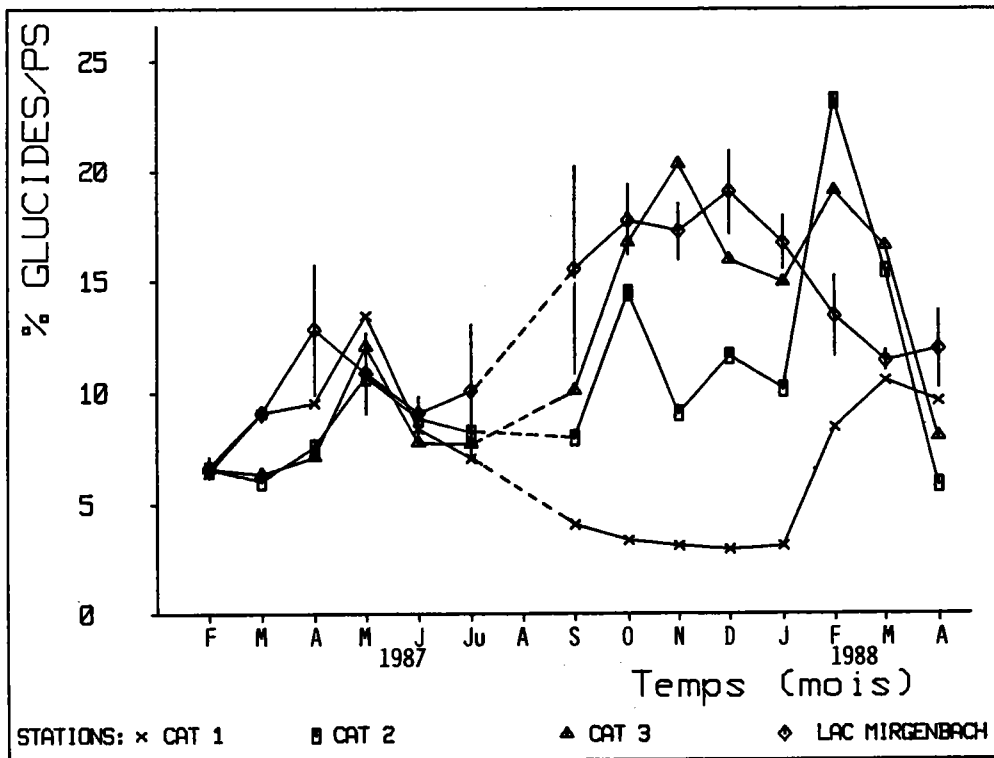


Figure 47 : Variation spatio-temporelle des teneurs relatives en glucides de *D. polymorpha*

les stations 2 et 3. Toutefois l'augmentation du taux des lipides entre avril et mai est un élément en faveur de la non émission des gamètes, du moins chez les femelles. Les teneurs restent élevées entre juin et juillet par rapport aux individus des autres stations. Ceci amène à supposer l'existence d'ovocytes mûrs qui seront pondus tardivement.

Les glucides évoluent de la même manière que chez les individus témoins entre février et juillet sauf peut-être un maximum en avril (fig. 47). De septembre à janvier 88, la variation de ces composés et celle des individus de la station 3 sont similaires. Pendant l'hiver les glucides baissent jusqu'aux valeurs observées au début du cycle sexuel.

III.4. Valeur énergétique de la chair sèche estimée par la méthode indirecte :

Bien que cette méthode sous estime la valeur énergétique (MORCHID et MASSÉ 1987), dans toutes les stations, elle est en moyenne de 5 cal/mg de PS. On constate une augmentation de celle-ci au printemps (6 cal/mg de PS en avril et en mai) (fig. 48). Les individus élevés dans le lac sont plus énergétiques en mai et juin. Puis une chute se produit en été (4 cal/mg de PS en juillet) succédant à l'émission de gamètes ce qui montre que 11% de l'énergie est utilisée pour la formation des gamètes et non pour la croissance; HERAL et al. (1983) ont fait la même observation chez *C. gigas* avec 18% de l'énergie consacrée à l'effort de la reproduction. Ensuite il y a croissance de la valeur énergétique de la chair de septembre à janvier, correspondant à la synthèse de réserve pour la reproduction suivante.

STANSZYKOWSKA et LA WACZ (1976) ont déterminé la valeur calorifique de *D. polymorpha* sur dix lacs de Mazurien par la méthode du dosage de l'azote. Ils ont montré que dans les lacs où la densité des populations est faible les individus sont en bonne condition et les valeurs calorifiques sont beaucoup plus élevées que celles des populations plus denses. Celles-ci sont sujettes à des variations saisonnières comme le montre le tableau XI :

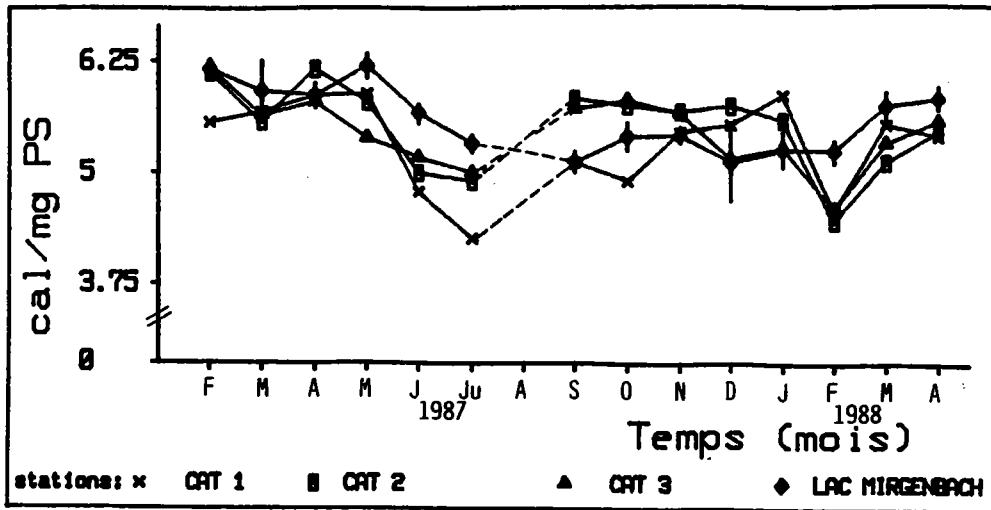


Figure 48 : Evolution spatio-temporelle de la valeur énergétique de la chair de *D. polymorpha*

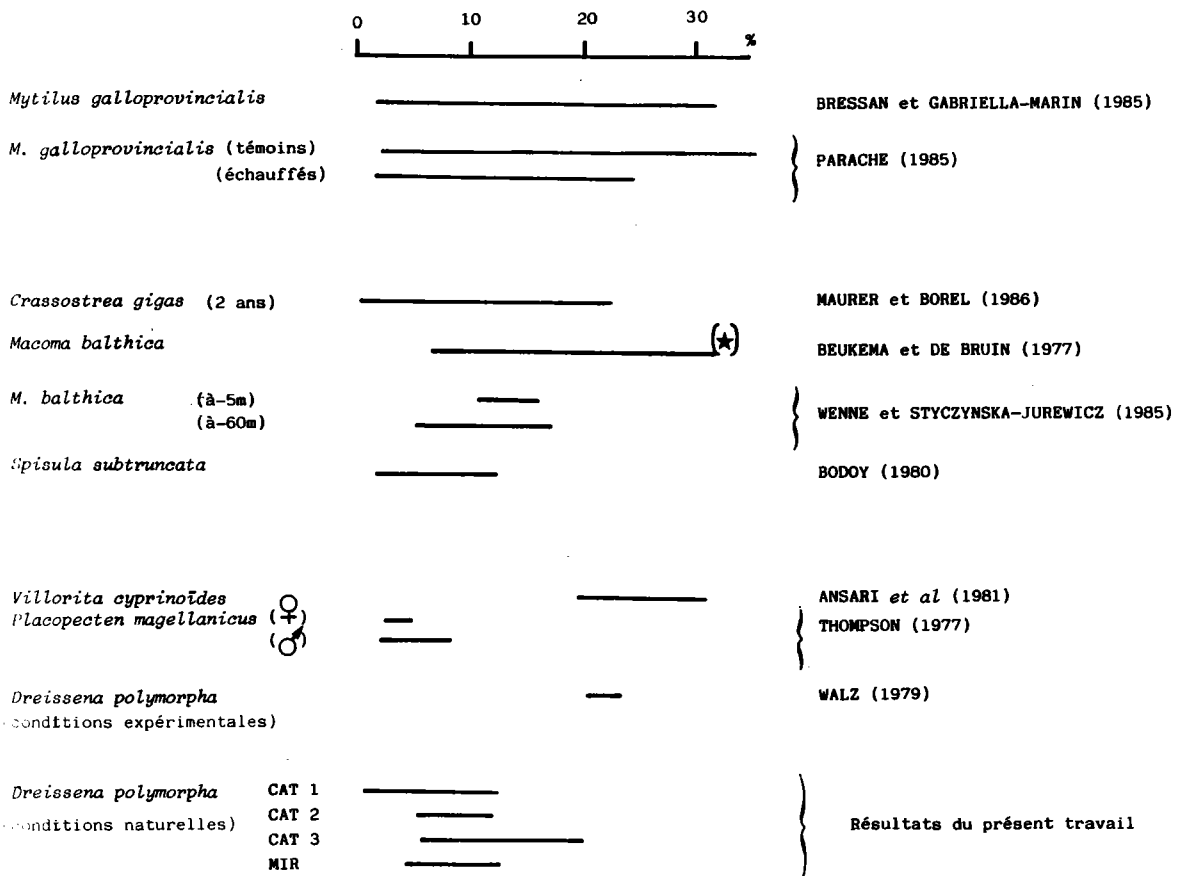


Figure 49 : Comparaison des teneurs relatives en glucides (% du poids sec) de *D. polymorpha* avec celles de certains bivalves

(*) Pourcentages calculés à partir des données de l'auteur.

MOIS	juin	juillet	août	septembre
jeunes dreissènes	4,132	4,538	4,611	4,523
dreissènes adultes	3,962	5,096		

Tableau XI : Changements saisonniers de la valeur calorifique de *D. polymorpha* en cal/mg du poids sec (STANCZYKOWSKA et LA WACZ, 1976)

Pour d'autres lamellibranches d'eau douce, CUMMUINS et WUYCHECK (cité par STANCZYKOWSKA et LA WACZ, 1976) notent une valeur calorifique plus basse chez le genre *Sphaerium*, mais chez les mollusques bivalves en général, toutes les mesures s'inscrivent dans le même intervalle obtenu chez *D. polymorpha* (BREY et al, 1988).

La superposition de la courbe des lipides et de la courbe de l'évolution de la valeur énergétique (V.E.), met en évidence l'influence prépondérante des lipides. Ils sont responsables des variations de la valeur énergétique par leurs fortes teneurs. La valeur énergétique calculée est corrélée positivement et significativement avec le pourcentage des lipides des dreissènes:

$$\text{V.E. en cal/mg} = 0,124 (\% \text{ lipides}) + 2,48 \quad (r=0,843, p<0,001).$$

III.5. DISCUSSION :

Les recherches sur les changements saisonniers de la composition biochimique corporelle des lamellibranches marins sont relativement nombreuses par rapport à celles menées sur les bivalves d'eau douce (GIESE, 1969; ANSELL, 1972; BAYNE, 1976; BEUKEMA et DE BRUIN, 1977; SHAFEE, 1978; GABBOTT et BAYNE, 1973; BENINGER et LUCAS, 1984 et PARACHE, 1985). Les changements saisonniers de la composition biochimique de *D. polymorpha* ne peuvent être comparés qu'à travaux en laboratoire de WALZ (1979) sur l'influence de la nourriture et de la température.

Les résultats confirment qu'il y a une émission mineure des gamètes entre avril et mai pour les individus de la station de rejet en Moselle et probablement pour ceux de la station en aval (CAT 3). La valeur énergétique et les teneurs en lipides chutent à cette époque, Contrairement à celles relatives aux animaux témoins et à ceux du lac qui montrent une stabilité.

La composition biochimique globale des tissus suit un cycle annuel et elle évolue en liaison avec le cycle de reproduction. Ce phénomène a été signalé chez les bivalves marins (BOURCART et LUBET, 1965) et c'est pendant les périodes déterminantes du cycle annuel que l'on note les plus grandes variations des teneurs des constituants biochimiques. (repos sexuel, maturité et ponte). Par ailleurs, le cycle de reproduction affecte la consommation d'oxygène (VO_2) (TOURARI et MOUABAD, 1987 sous presse); lors de l'activité gamétogénétique intense en printemps-été avec des niveaux élevés de VO_2 . La période de repos sexuel correspond à des niveaux faibles de VO_2 pendant la saison froide.

D'après GIESE (1969), on ne peut parler de réserves lipidiques que quand celles-ci dépassent 10% du poids. Ces lipides sont stockés principalement dans les ovocytes et constituent l'essentiel du matériel de réserve ovocytaire, assurant ainsi la couverture énergétique du développement embryonnaire et larvaire lécitotrophe (GABBOTT, 1975-1976). Selon ces indications, les lipides semblent jouer un rôle primordial dans la maturation des gamètes chez *D. polymorpha*; alors que chez *Mytilus galloprovincialis*, PARACHE, (1985) attribue ce rôle aux glucides (fig. 49). De plus, les lipides jouent un rôle de réserves énergétiques pour les adultes en dehors de la période de reproduction, principalement pendant les époques d'insuffisance alimentaire (ANSELL, 1972). Ainsi, la phase printanière d'accumulation des réserves en lipides et en glucides est synchronisée de la gamétogénèse et principalement de la vitellogénèse chez les femelles. Le même phénomène a été observé chez *Mytilus edulis* par GABBOTT et BAYNE (1973): les glucides chutent avec l'avancement de la maturité sexuelle et les teneurs en lipides augmentent très fortement. Histologiquement, on constate aussi des dépôts de lipides osmiophiles ou colorés par le noir soudan dans les diverticules du tube digestif et dans les cellules circulantes; de ce fait, la

glande digestive doit jouer un rôle important dans la mobilisation des réserves au bénéfice de la gonade.

L'importance des lipides dans le métabolisme énergétique des lamellibranches a été rapportée chez beaucoup d'espèces, par exemple chez *Tapes sp.*, (BENINGER, 1984) et chez *Macoma balthica* (WENNE et STYCZYNSKA-JUREWICZ, 1987). Chez *D. polymorpha* 22 à 46% de l'énergie sont fournis par les lipides, 4 à 13% par les glucides. Chez *M. edulis* ces pourcentages sont respectivement de 15% par les lipides et 10% par le glycogène. Chez *M. balthica* WENNE et STYCZYNSKA-JUREWICZ (1987) montrent que 31 à 54%(*) de l'énergie sont fournis par les lipides et seulement 0,2 à 0,9%(*) par les glucides. Ceci confirme l'hypothèse de HERAL et DESLOUS-PAULI (1983) selon laquelle une quantité élevée de lipides contenue dans les gamètes est reflétée par une valeur énergétique élevée.

Parmi les bivalves *D. polymorpha* semble être un des rares bivalves chez qui les lipides jouent un rôle important comme substances de réserve. En plus de leur rôle dans la reproduction, les lipides sont abondamment présents dans d'autres tissus. Les valeurs observées dans cette étude (supérieures à 30% du PS) sont parmi les plus élevées chez les bivalves. WENNE et STYCZYNSKA-JUREWICZ (1987) rapportent des teneurs similaires chez *Macoma balthica*.

Les intervalles des teneurs en lipides chez onze espèces de bivalves sont résumés dans la figure 50; *Dreissena polymorpha* présente les teneurs les plus élevées. Dans une étude en laboratoire, WALZ (1978) a trouvé des teneurs en lipides plus faibles; cependant elles s'inscrivent dans la gamme de variation rapportée dans cette étude, les résultats de cet auteur découlent d'un mode de calcul indirect et non d'un dosage d'où la difficulté pour établir une comparaison.

Les glucides qui semblent avoir un rôle secondaire en tant que matériel de réserve, se retrouvent en proportion inférieure à celle des lipides dans les ovocytes et dans les cellules de réserve intratubulaires. Histochimiquement, les glucides se présentent sous forme de grains de taille variable à la surface des ovocytes en développement. Leur présence intraovocytaire ultérieure permet de supposer l'existence d'échanges directs à travers la membrane des ovocytes.

(*) Pourcentages calculés à partir des données des auteurs.

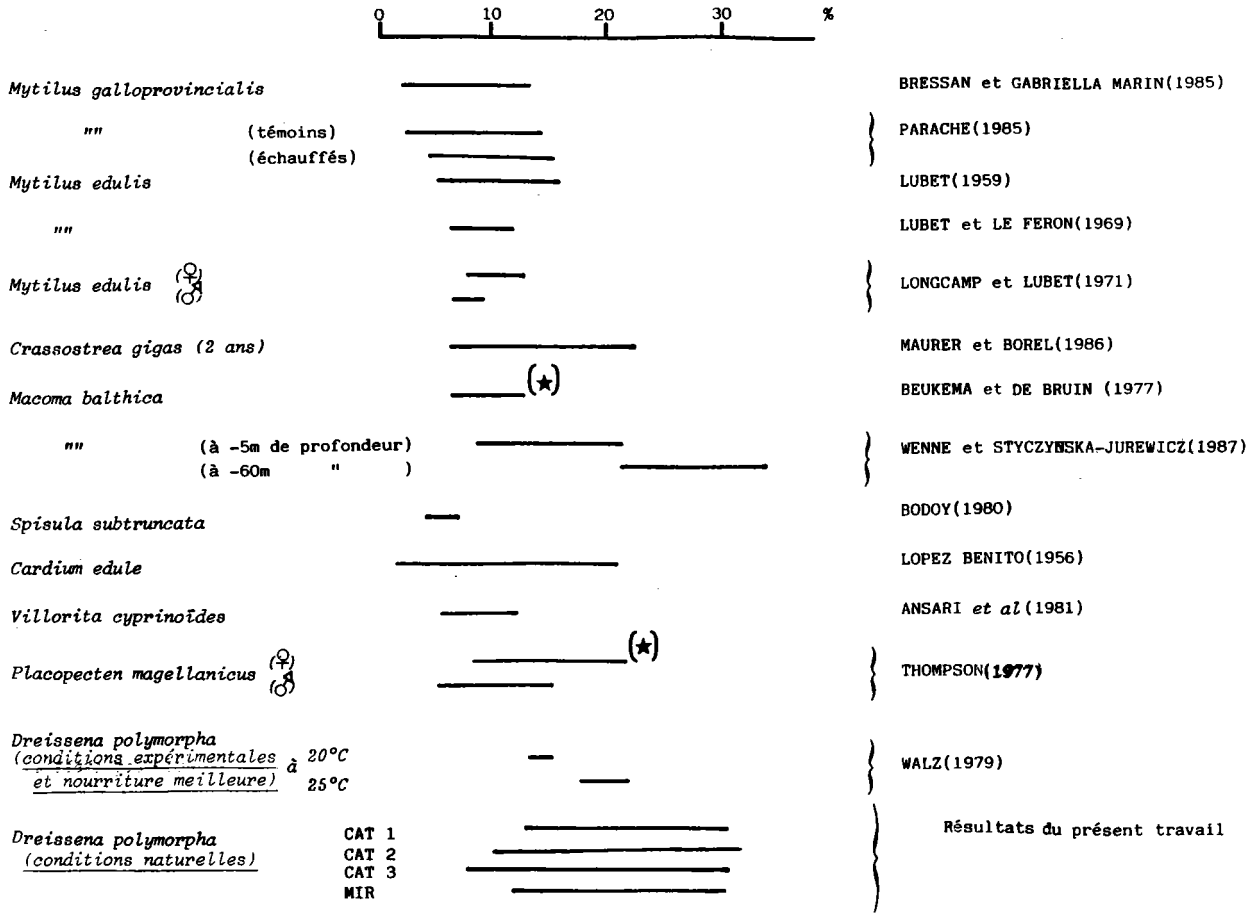


Figure 50 : Schéma comparatif des teneurs relatives en lipides chez *D. polymorpha* avec celles de certains bivalves

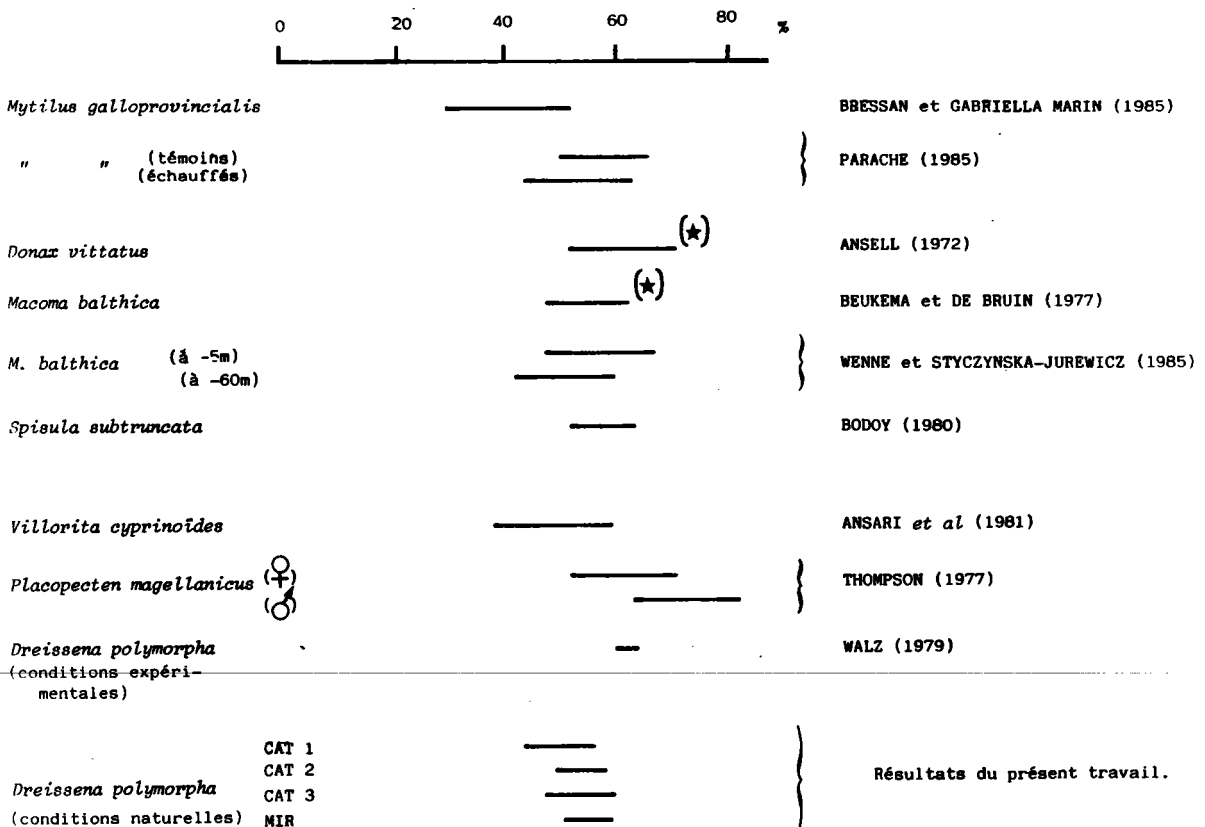


Figure 51 : Comparaison des teneurs relatives en protéines corporelles de *Dreissena* avec celles de certains bivalves

(*) Pourcentages calculés à partir des données des auteurs.

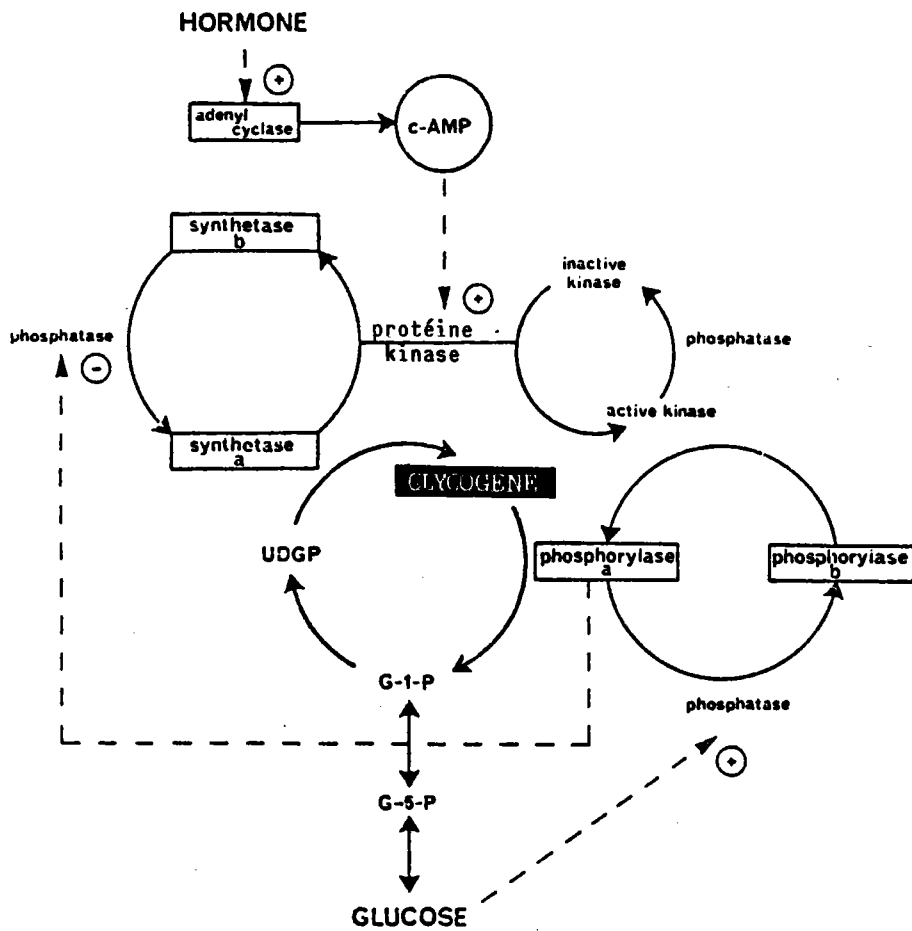


Figure 52 : Contrôle du métabolisme glucidique et lipidique chez *Mytilus edulis* (selon HERS, DE WULF et STALMAN, 1968 in GABBOTT, 1975)

Le décalage de l'évolution glucides-lipides pendant l'automne et le début de l'hiver, semble indiquer une conversion des glucides en lipides de réserve suivant la voie de la glycogénolyse (cycle de Krebs); le même phénomène a été signalé par GABBOTT (1975) et par BAYNE et al. (1982) chez les bivalves des mers septentrionales d'Europe (fig. 52).

Par rapport aux autres bivalves, les teneurs de *D. polymorpha* en protéines se situent en moyenne entre 45 et 55% avec une bonne condition des individus élevés dans le lac (fig. 51).

*** Relation entre la composition biochimique et les conditions du milieu:**

Plusieurs travaux sur les invertébrés marins et dulcicoles montrent que le cycle de reproduction, les conditions du milieu, la quantité et la qualité de la nourriture disponible sont reflétés par les fluctuations pondérales et la composition biochimique corporelle. Le cycle de reproduction étant contrôlé par l'interaction des facteurs environnementaux et des facteurs endogènes propres à l'organisme (SASTRY, 1979).

WALZ (1979) a entrepris des expériences sur *D. polymorpha* de la classe de taille 30mm, dans des conditions standard et pendant deux mois. Il a conclu que, à une température de 25°C, le pourcentage des lipides corporels augmente avec la concentration en nourriture (fig. 50). L'élévation de la température ainsi que celle de la nourriture disponible entraînent une baisse des protéines. Les résultats de la présente étude montrent que le pourcentage des lipides est relativement faible lorsque les températures sont élevées dans les stations exposées aux rejets thermiques. Chez *Chlamys tuhuelcha*, MATHIEU (1979b) constate le même phénomène et conclue qu'il y aurait probablement une perturbation du métabolisme glucidique lié à celui des lipides.

La composition biochimique corporelle dépend des facteurs environnementaux en particulier de la biomasse phytoplanctonique et de la température. D'après GABBOTT et BAYNE (1973), l'importance des substances de réserve est essentiellement déterminée par l'état physiologique du corps et par l'état trophique du milieu.

Ainsi la maturité précoce acquise par les individus élevés dans la retenue et dans la station CAT 2 par rapport aux témoins est le résultat de l'interaction synergique ou additive entre la température et la nourriture disponible.

Enfin, les variations biochimiques liées au cycle de la reproduction, s'accompagnent des modifications de la valeur énergétique des tissus durant l'année en fonction de l'état thermique et de la nourriture disponible du milieu. Les besoins énergétiques augmentent avec la température.

CONCLUSION GENERALE

CONCLUSION GENERALE

L'objectif de ce travail était de caractériser les effets d'une élévation de la température sur le cycle de reproduction de *Dreissena polymorpha*. Il convenait préalablement d'établir, par des examens histologiques et histochimiques, une échelle de la chronologie du cycle sexuel de référence; celui-ci devant être comparé par la suite au cycle d'individus soumis à un régime thermique différent. Pour ce faire, l'étude a porté sur des populations témoins de dreissènes et sur des populations transplantées dans des stations aux eaux échauffées.

* Sites d'étude

Deux sites ont été choisis . D'une part le site de LA MAXE où une centrale thermo-électrique est installée sur la rive de la Moselle, et d'autre part le site électronucléaire de CATTENOM, plus en aval. Ce dernier possède un réservoir de sécurité: la retenue du MIRGENBACH par laquelle transitent les eaux échauffées des purges des réfrigérants atmosphériques avant leur rejet en Moselle. Le choix de ces deux sites nous permet de vérifier *in situ* l'effet du facteur thermique avec un variant de +1 à +7°C

les mesures ont montré que la température des eaux échauffées émanant de la centrale de La Maxe modifiait le régime thermique de la station de rejet en fonction de l'exploitation de l'usine. Pendant la durée de l'étude l'écart thermique moyen entre les deux stations a été de $+5,2 \pm 1,7^\circ\text{C}$. La température de l'eau au rejet (MAX 2) est toujours supérieure à $+7^\circ\text{C}$, alors que celle de la station témoin (MAX 1) s'abaisse jusqu'à $+2^\circ\text{C}$ en hiver.

Dans la station de rejet en Moselle (CAT 2) au droit de la centrale de Cattenom, l'écart moyen de température est de $+1,0 \pm 0,9^\circ\text{C}$ avec la station témoin (CAT 1) et de $+2,0 \pm 1,2^\circ\text{C}$ avec la station d'Apach (CAT 3) située à 10Km en aval de celle-ci. Ce léger échauffement est dû probablement aux activités urbaines en amont de la station CAT 3.

Dans la retenue du Mirgenbach (MIR), l'écart thermique moyen avec la station témoin en Moselle est de $+3\pm 1,9^{\circ}\text{C}$. La température des eaux ne descend jamais en dessous de $+6^{\circ}\text{C}$.

Globalement et pour les deux sites on assiste, en tenant compte des fréquences à un gradient thermique croissant selon l'ordre: MAX 1 \approx CAT 1 \approx CAT 3, MAX 2 \approx CAT 2, MIR. En effet, les eaux de la station de rejet de La Maxe (MAX 2) sont échauffées ponctuellement en raison du régime discontinu de la centrale, alors que celles de la station de rejet de Cattenom et surtout en Moselle (CAT 2) celles de la retenue du Mirgenbach (MIR) ont tendance à être échauffées continuellement même si l'amplitude thermique est inférieure à celle de La Maxe.

Le facteur thermique et l'analyse du cycle de reproduction des dreissènes ont été suivis à La Maxe pendant treize mois: de janvier 1985 à janvier 86. Sur le site de Cattenom, il a été possible d'exploiter des données supplémentaires concernant les capacités biotiques du milieu. En ce qui concerne les individus du site de Cattenom, les variations du poids corporel et celles de la composition biochimique en relation avec le cycle de reproduction des dreissènes ont été suivies pendant une période de quatorze mois: de février 1987 à avril 88. L'étude a été effectuée selon un rythme mensuel: d'octobre 1985 à avril 88 pour les stations situées en Moselle au droit du site, et de février 1987 à avril 88 pour la retenue de Mirgenbach.

Pour caractériser l'état sexuel des dreissènes, le calcul d'un indice gonadique a été mis au point. Il est inspiré de celui établi par SEED (1969) pour *Mytilus edulis*. Cet indice a permis d'apprécier les effets de la température sur le cycle de reproduction de la dreissène.

En parallèle aux études *in situ*, j'ai réalisé au laboratoire une étude expérimentale de l'influence de chocs thermiques afin de pouvoir définir tout d'abord la température qui cause la mortalité de 50% de la population après 24 heures, puis la valeur minimale capable de déclencher l'activité génitale chez les animaux en repos sexuel, enfin celle capable de perturber le processus de la gamétogénèse.

* Cycle sexuel de référence

Chez *Dreissena polymorpha* les sexes sont séparés, cependant seul l'examen microscopique de la gonade permet de les distinguer. Les cas d'hermaphrodisme sont très rares. Sur 1920 specimens examinés pour l'ensemble de l'étude, 46,8% sont des mâles, 52,9% sont des femelles et 0,3% sont hermaphrodites. Compte tenu de ces résultats et des données préexistantes, il semble que cette espèce soit stable gonochoriquement. Aucun cas d'hermaphrodisme n'a été noté par WALZ (1978) sur 306 dreissènes du lac de Constance, le sex-ratio étant de 44,1% pour les mâles et 55,9% pour les femelles; respectivement 40% et 56% avec 4% d'hermaphrodisme chez les dreissènes étudiées par ANTHEUNISSE (1963) en Hollande.

Les séquences et les modalités du cycle sexuel ont été étudiées sur les dreissènes adultes de la classe de taille 18-22mm. Dans les conditions normales, ce cycle est caractérisé par une phase de repos sexuel pendant la saison froide, les phases de développement et de maturation des produits génitaux commencent au printemps, lorsque les conditions trophiques, évaluées par les teneurs en chlorophylle a, deviennent favorables et que la température de l'eau augmente. L'émission des gamètes débute à la fin du printemps quand la température franchit le seuil de 16-17°C, elle se poursuit durant toute la saison estivale.

L'étude histologique a montré que le stade de repos sexuel se caractérise par le développement du tissu de réserve intratubulaire et le maintien de l'architecture du tissu gonadique. On observe chez les femelles, des phénomènes de dégénérescence lipidique des ovocytes résiduels tandis que chez les mâles, les spermatozoïdes non émis sont phagocytés par des macrophages.

Pendant la phase de maturation, l'étude histochimique a révélé que les substances de réserves intraovocytaires changent de nature biochimique au cours de la vitellogénèse. Les principaux constituants sont des lipides complexes et, en moindre quantité, le glycogène ainsi que des substances APS positives. L'ovocyte est expulsé au stade de la prophase méiotique.

Chez les mâles mûrs, des grains de glycogène ont été mis en évidence entre les flagelles de spermatozoïdes et entre les cellules germinales.

L'évolution de l'indice gonadique présente une augmentation de janvier à juin indiquant le développement de la gamétogénèse, puis une chute au moment de l'émission des gamètes, jusqu'au mois de septembre.

Dans le but de vérifier les aspects histochimiques et le déroulement de la gamétogénèse, l'analyse des variations pondérales et celle des principaux constituants biochimiques corporels (protéines, lipides et glucides totaux) a permis de renforcer l'interprétation du cycle de reproduction en fonction de l'évolution des paramètres saisonniers du milieu. L'étude a été effectuée sur les individus du site de Cattenom (CAT 1) et sur une période de 14 mois (février 87 - avril 88)

Les fluctuations du poids sec (PS) reflètent les différentes phases du cycle sexuel de *Dreissena*. À maturité le PS est maximum précédé par une croissance de celui-ci pendant les stades de maturation des gamètes. La chute des valeurs est concomitante aux émissions des produits génitaux. Le repos sexuel est caractérisé par une stabilité du PS.

Les techniques histochimiques et biochimiques se complètent et permettent d'affirmer que les lipides jouent un rôle primordial en tant que matériel de réserve (jusqu'à 30% du poids sec), la ponte s'accompagne d'une chute des teneurs en lipides. En conséquence la valeur énergétique de la partie molle en dépend principalement (en moyenne 5 cal/mg de poids sec)

* Influence de la température sur le cycle sexuel de *Dreissena polymorpha*

- Etude in situ

L'étude de l'indice gonadique calculé sans distinction des sexes, ainsi que l'examen du pourcentage des stades sexuels chez les mâles et chez les femelles, ont permis de constater, pour les individus immergés dans le canal échauffé de La Maxe, une

précocité d'au moins un mois du processus gamétogénétique. En effet l'initiation de la gamétogénèse survient début janvier et les premières émissions des gamètes ont été observées dès le mois de mai. Des résultats analogues ont été obtenus par KORNOBIS (1977) dans des lacs échauffés.

Sur le site de Cattenom et dans les stations échauffées (station de rejet et retenue de Mirgenbach), la précocité est encore accrue avec une émission mineure des gamètes à partir du mois d'avril. Compte tenu des données concernant les paramètres abiotiques et biotiques, seul le facteur thermique peut expliquer cette précocité de la maturation et de l'émission des gamètes chez les dreissènes des stations échauffées.

La gonade en état de répletion maximale peut atteindre 2/3 du poids corporel (STANSZYKOWSKA, 1977) par conséquent les fluctuations pondérales et celles des composés biochimiques, notamment des lipides et des glucides, reflètent les régulations métaboliques intervenant dans le cycle sexuel.

Les teneurs en lipides font partie des indicateurs de la ponte. L'analyse biochimique globale réalisée sur les individus du site de Cattenom a montré que contrairement aux témoins, les individus provenant de la station de rejet et de la retenue du Mirgenbach, montrent une diminution des lipides au printemps indiquant ainsi l'émission précoce des gamètes (à partir d'avril (CAT 2) et mai (MIR)).

Les protéines corporelles des individus provenant de toutes les stations ne montrent pas de différences significatives. Leur teneur présente peu de variations aux cours du cycle de reproduction.

Par rapport aux témoins, les pourcentages des glucides totaux sont plus importants chez les individus transplantés dans les stations de rejet, d'Apach et de la retenue du Mirgenbach.

- Etude expérimentale de chocs thermiques

Pendant le repos sexuel, le conditionnement thermique à +8°C (choc thermique de +5°C) durant au moins quinze jours permet chez les femelles une reprise précoce de l'ovogénèse. Un choc thermique de +2°C élevant la température du milieu à +5°C déclenche la reprise de la spermatogénèse chez les mâles.

Après la reprise de la gamétogénèse, une augmentation de la température comprises entre +5 et +17°C par rapport au milieu, accélère les processus gamétogénétiques avec une acquisition précoce de la maturité sexuelle.

L'exposition des dreissènes aux températures élevées a des effets pathologiques sur celles-ci. Les études *in situ* et en laboratoire ont montré que l'échauffement des eaux issues des centrales et le maintien expérimental des dreissènes à et au dessus de +30°C sont à l'origine de stress pouvant causer la stérilité des animaux (absence des cellules germinales dans la gonade, rejet des cellules non matures ou tissu gonadique désorganisé). Par ailleurs la $\theta_{L50/24h}$ a été établie à +32,6°C. Histochimiquement, on constate que dans 30% des cas, la gonade des dreissènes maintenues à +30°C présentent une dégénérescence lipidique des ovocytes pendant la période de ponte. Cette forte lyse des ovocytes reflète une atteinte physiologiques induite par le choc thermique.

PERSPECTIVES ET DEVELOPPEMENT POSSIBLE

Au cours de ce travail les difficultés rencontrées sont surtout de deux ordres:

- d'une part la définition d'une classe de taille. En effet la morphologie de la coquille parfois globuleuse pose le problème de la détermination de l'âge

- d'autre part, l'exploitation des données de l'analyse histologique et histochimique à partir d'un effectif limité de dreissènes.

Par ailleurs, la petite taille de *D. polymorpha*, l'absence de dimorphisme sexuel apparent et l'intrication de la gonade dans la masse viscérale, posent un problème pour une différenciation de

l'analyse biochimique pour les mâles et les femelles. En outre la séparation des organes pour pouvoir déterminer les variations respectives de leurs composés est difficilement réalisable (glande digestive par exemple).

Dans une perspective à venir et dans le but d'approfondir la connaissance de la biologie de cette espèce en vue de son utilisation comme bioindicatrice de pollution, il semble intéressant de bien étudier sa croissance dans un site donné et d'établir la relation poids-volume. Dans ces conditions on pourrait choisir un individu "standard" chez qui la croissance n'influe pas sur l'évolution des composés biochimiques. Il serait également intéressant d'étudier la composition biochimique de la matière organique particulaire du milieu pour pouvoir d'une part estimer la capacité nutritive de celui-ci et d'autre part suivre le transfert d'énergie organisme-milieu. La retenue du Mirgenbach est un milieu très favorable à une poursuite de l'étude, puisqu'on doit assister dans l'avenir à des températures supérieures et à des rejets de polluants divers qui agiront en synergie avec ceux-ci (chloration).

Il serait également nécessaire de caractériser les formes biochimiques que peuvent prendre certains composés, comme les lipides, parallèlement à l'étude des interactions du facteur "température" avec les autres éléments toxiques du milieu.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABEL P.D., 1976, Effects of some pollutants on the filtration rate of *Mytilus*, Mar. Poll. Biol., 7: 228-231.
- ADAM W., 1960, Mollusques terrestres et dulcicoles, in Faune de Belgique: 360-362, Institut Royal des Sc. Nat. de Belgique, Bruxelles.
- ALLARACH C., 1979, Recherches histologiques et cytologiques de la différenciation sexuelle et du cycle de reproduction de *Chlamys opercularis* L. (Mollu. Lamellibranche), thèse Doct. 3^{ème} cycle, Univ. de Caen, Caen: 148p.
- AMOUREUX J.M., 1982, Ethologie, filtration, nutrition, bilan énergétique de *Venus verrucosa* L. (Bivalves), Thèse Doct. d'Etat, Univ. de P. et M. Curie, Paris VI, 99p + appendice.
- ANDERSON W. & PERSONNE P., 1970, The localisation of glycogen in spermatozoa of various invertebrate and vertebrate species, J. Cell. Biol., 44: 29-51.
- ANSARI Z.A., PARULEKAR A.N. & MATONDKAR S.P.G., 1981, Seasonal changes in meat weight and biochemical composition in the black clam *Villorita cyprinoides* (Grey), Indian J. Mar. Sc., 10: 137-150.
- ANSELL A.D., 1972, Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (Da Costa) from Kames Bay, Millport, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 10: 137-150.
- ANSELL A.D., FRENKIEL L. & MOUEZA M., 1980, Seasonal changes in tissue weight and biochemical composition of the bivalve *Donax trunculus* L. on the Algerian coast, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 45: 105-116.
- ANTHEUNISSE L.J., 1963, Neurosecretory phenomena in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas, Arch. Neerl. Zool., 15: 237-314.
- AVARGUES M., BAPSERES P., BREBION G., DANGREAUX J., LE FAUCHEUX O. & MATTEI J., 1972, Précis général des nuisances. 2: nuisances dues aux activités industrielles, Guy Le Prat ed., Paris VI, N° d'édit. 231: 363p.
- BAYNE B.L., 1976, Marine mussels: their ecology and physiology, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1^{er} édit.: 506p.
- BAYNE B.L., HOLLAND D.L., MOORE M.N. & WIDDOWS J., 1978, Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of *Mytilus edulis*, J. Mar. Biol. Ass. U.K., 58: 825-841.
- BAYNE B.L., CLARKE K.R. & MOORE M.N., 1981, Some practical considerations in the measurement of pollution effects on bivalve molluscs, and some possible ecological consequences, Aquatic Toxicology, 1: 159-174.
- BAYNE B.L., BUBEL A., GABBOTT P.A., LIVINGSTONE D.R., LOWE D.M. & MOORE M.N., 1982, Glycogen utilisation and gametogenesis in *Mytilus edulis* L., Mar. Biol. Lett., 3: 89-105.
- BEAUCHAMP K.A., 1986, Reproductive ecology of brooding hermaphroditic clam *Lasaea subviridis*, Mar. Biol., 93: 225-235.

- BENINGER P.G., 1984, Seasonal variations of the major lipid classes in relation to the reproductive activity of two species of clams raised in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffereys 1863) and *T. philippinarum* (Adams & Reeve 1850), J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **79**: 79-90.
- BENINGER P.G., 1987, A qualitative study of the reproductive cycle of the giant scallop *Placopecten magellanicus* in the bay of Fundy (New Brunswick, Canada), Can. J. Zool., **65**: 495-498.
- BENINGER P.G. & LUCAS A., 1984, Seasonal variations in condition, reproductive activity and cross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffereys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve), J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **79**: 19-37.
- BENON P., BOURGADE B. & KANTIN R., 1977, Impact de la pollution sur les écosystèmes Méditerranéens côtiers: aspect planctonique, Thèse Doct. de 3ème cycle Océanol., Univ. Bretagne Occident: 191p.
- BENYAHIA M., CROCHARD C. & PIMAN J.C., (sous presse), Toxicité, bioaccumulation et relargage du plomb chez *Dreissena polymorpha*. Effet de l'EDTA et des phosphates. in VII^{ème} Congrès de la S.F.M. et Symp. Internat. sur la conchyliculture et l'heliciculture, Rennes, 31 août-5 septembre 1987.
- BEUKEMA J.J. & DE BRUIN W., 1977, Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the Tellinid Bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden sea, Netherl. J. Sea Res., **11**, (1): 42-55.
- BIAS R. & KARBE L., 1985, Bioaccumulation and partitioning of cadmium within the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas), Int. Rev. Ges. Hydrobiol., **70**, (1): 113-125.
- BILLARD R. & GILLET C., 1981, Viellissement des ovules et potentialisation par la température des effets des micropolluants du milieu aqueux sur les gamètes chez la truite, Cah. Lab. Hydrobiol. Montereau, **12**: 35-42.
- BLIGH E.G. & DYER W.J., 1959, A rapid method of total lipid extraction and purification, Can. J. Biochem. Physiol., **37**, (8): 911-917.
- BODOY A., 1980, Croissance et variations de la composition biochimique du bivalve *spisula subtruncata* (Da Costa), dans le golf de Marseille, Tethys, **2**, (4): 345-354.
- BODOY A. & MASSÉ H., 1979, Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un mollusque bivalve au cours du cycle saisonnier, Publ. Sc. Tech. CNEXD Actes colloq., **7**: 753-766.
- BOIS F., 1984, Influence des paramètres physico-chimiques du milieu sur la toxicité des produits chimiques: cas du zinc et du pentachlorophenol, DEA de toxicologie, Univ. de Metz, Metz: 75p.
- BOURKART C. & LUBET P., 1965, Cycle sexuel et évolution des réserves chez *Mytilus galloprovincialis* (Lmk), Rapp. PV. Commission internat. Mer Médit., Monaco, **18**, (2): 155-158.
- BRADFORD M.M., 1976, A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilising the principle of protein-dye binding, Analytical Biochem., **72**, 248-254.
- BRALEY R.D., 1984, Mariculture potential of introduced Oysters *Saccostrea cucullata tuberculata* and *Crassostrea echinata*, and a histological study of reproduction of *C. echinata*, Aust. J. Mar. Fresh. Res., **35**: 129-141.
- BREITIG G., 1961, *Dreissena polymorpha* als Schädling in Kraft-und Industrieanlagen Nord deutschlands und Versuche zu ihrer Bekämpfung mit Ultraschall, Verh. Internat. Verei. Limnol., **14**: 690-694.
- BRESSAN M. & GABRIELLA-MARIN M., 1985, Seasonal variations in biochemical composition and condition index of Cultured mussels (*Mytilus galloprovincialis* LMK) in the lagoon on venise (North Adriatic), Aquaculture, **48**: 13-21.

- BREY T., RUMOHR H. & ANKAR S., 1988, Energy content of macrobenthic invertebrates general conversion factors from weight to energy, J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **117**, (3): 271-278.
- BRODY S., 1945, Bioenergetic and growth, Reinhold, New-York, USA: 1013p.
- BROUSSEAU D.J., 1984, Reproductive cycle of *Anomia simplex* (Pelecypoda: Anomiidae) from Cape Cod, Massachusetts, The Veliger, **26**, (4): 299-304.
- BROUSSEAU D.J., 1987, Gametogenesis and spawning in population of *Macoma balthica* (Pelecypoda: Tellinidae) from Long Island Sound, The Veliger, **29**, (3): 260-266.
- COSSA D., BOURGET E. & PIUZE J., 1979, Sexual maturation as a source of variation in the relationship between cadmium concentration and body weight of *Mytilus edulis* L. Mar. Poll. Bull., **10**: 174-176.
- CRĂCIUN C., 1980, Effect of high temperatures on the ultrastructure of Leydig cells in *Mytilus galloprovincialis*, Mar. Biol., **60**: 73-79.
- CRAVENS J.B., 1981, Thermal effects, J.W.P.C.F., **53**: 949-965.
- CRAWFORD C.M., NASH W.J. & LUCAS J.S., 1986, Spawning induction, and larval and juvenile rearing of the giant clam, *Tridacna gigas*, Aquaculture, **58**: 281-295.
- CROCHARD C., 1985, Essai d'utilisation d'un mollusque bivalve (*Dreissena polymorpha* Pallas) pour estimer le degré de pollution d'une rivière. IV. Histologie et histopathologie de l'organisme intoxiqué, Rapport "Minist. Environn. Convention n° 81370", Université de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 112p.
- DEGRANGE Ch. & SEASSU M.D., 1971, Une introduction accidentelle: *Dreissena polymorpha* au grand lac de Laffrey, Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble, **62**: 59-73.
- DEWILDE P.A.W.J. & BERGHUIS E.M., 1977, Laboratory experiments on the spawning of *Macoma balthica*; its implication for production research: 375-384, in Physiology and behaviour of marine organisms, 12th Europ. Symp. on Marine Biology Stirling, Scotland, Mc Lusk D.S. & Berry A.J. Eds..
- DREUX P., 1974, Les facteurs abiotiques, in Précis d'écologie: 13-36, P.U.F., Paris, 1er édit..
- DUBOIS M., GILLES K.A., HAMILTON J.K., REBERS P.A. & SMITH F., 1956, Calorimetric method for the determination of sugar and related substances, Anal. Chem., **28**: 350-356.
- DUGELAY R. & ILIEFF P., 1985, Recherches sur les mécanismes de l'action toxique de l'acide cyanurique chez les mollusques dulcicoles, Thèse Doct. 3^{ème} cycle, I.N.P. Toulouse, Toulouse: 204p.
- ELDON J., PEKKARINE M. & KRISTOFFERSON R., 1980, Effects of low concentrations of heavy metals on the Bivalve *Macoma balthica*, Ann. Zool. Fennici, **17**: 233-242.
- ELVIN D.W., 1975, Oogenesis in *Mytilus californianus* Dissert, Abstr. Int. B. Oceanography, **35**, (7): 3477-3478.
- FEJGINA Z.S., 1959, "Utilisation d'eau chaude pour lutter contre la prolifération des *Dreissena* dans les centrales thermiques" traduit du Russe, Elektricheskive Stantsii, **10**, 38-40.
- FIALA-MEDIONI A., 1978, Nutrition d'invertébrés benthiques filtreurs (Ascidies). Données éthologiques, éco-physiologiques et écologiques, Thèse Doct. d'Etat, Univ. P. et M. Curie, Paris VI.
- FRANC A., 1960, Classe des bivalves, in Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie: 1846-2133, Masson & Cie Eds., Paris VI, 1^{er} édit.
- FRANZEN A., 1983, Ultrastructural studies of spermatozoa in three species with notes on evolution of elongated sperm nucleus in primitive spermatozoa, Gametes Res., **7**: 199-214.

- GABBOTT P.A., 1975, Storage cycles in marine bivalve molluscs: a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis, in Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., Aberdeen Univ. Press., Aberdeen : 191-211.
- GABBOTT P.A., 1976, Energy metabolism, In Marine mussels. their ecology and physiology: 293-355, Bayne B.L. Ed., Cambridge Univ. Press.
- GABBOTT P.A. & BAYNE B.L., 1973, Biochemical effects of temperatures and nutritive stress on *Mytilus edulis* L., J. Mar. Biol. Ass. U.K., 53: 265-286.
- GABE M., 1968, Techniques histologiques, Masson & Cie Eds., Paris VI, 1^{er} édit.: 1113p.
- GALPERINA G.E., 1978, The relationship of spawning of some North Caspian bivalves to the distribution of their larvae in the plankton, Malacol. Rev., 11, (1-2): 108-109.
- GANTER P. & JOLLES G., 1970, 2: Histochimie normale et pathologique, Gauthiers-Villars Eds., Paris, 1^{er} édit.: 927-1902.
- GEORGE S.G. & PIRIE B.J.S., 1986, Biochemical and ultrastructure observations of long-term silver accumulation in the mussel *Mytilus edulis*, Mar. Environ. Res., 18: 255-265.
- GHARAGOZLOU I.D., GINNEKEN V. & POCHON-MASSON J., 1971, Etude comparative infrastructurale du spermatozoïde chez les palourdes de France, Arch. Zool. Exp. Génét., 112, (4): 805-817.
- GIMAZANE J.P. & LUBET P., 1972a, Etude expérimentale de l'action de la nutrition, de la température et de la lumière sur le cycle sexuel de *Cardium edule* L. (Mollusque: Bivalve), Bul. Soc. Linn. Normandie, 103: 137-146.
- GIMAZANE J.P. & LUBET P., 1972b, Etude du cycle sexuel de la coque *Cerastoderma edule* L. C.R. Soc. Biol. Paris, 166, (4-5): 590-592.
- GIESE A.C., 1969, A new approach to the biochemical composition of the molluscan body, Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 7: 175-229.
- GLEMAREC M. & BOURON D., 1978, Evolution de la maturité sexuelle chez six espèces de bivalves de Glenan, Haliotis, 9, (1): 45-48.
- GRAS R.A., 1983, Impact of thermal power plants on aquatic ecosystems: the French experience, Nat. Sc. Tech., 15: 59-66.
- GUSTAFSON R.G., GUSTAFSON B.D. & REID R.G.B., 1987, Continuous reproduction in the Protobranch Bivalve *Solemya reidi* (Cryptodonta: Solemyidae), The Veliger, 29, (4): 367-373.
- HARRELSON M.E. & CRAVENS J.B., 1986, Thermal effects, J.W.P.C.F., 58, (6): 627-635.
- HERAL M. & DESLOUS-PAOLI J.M., 1983, Valeur énergétique de la chair de l'huitre *Crassostrea gigas*, estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques, Oceanologica Acta, 6, (2): 193-200.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M. & SORIN J.M., 1983, Transferts énergétiques entre l'huitre *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: premières approches, Oceanis, 9, (3): 169-194.
- HIGLER L.W.G., 1981, Bottom fauna and littoral vegetation fauna in lake Maarsseveen, Hydrobiol. Bull. Amsterdam, 15, (1-2): 82-86.
- HIS E., 1976, Contribution à l'étude biologique de l'huitre dans le bassin d'Arcachon. activité valvaire de *Crassostrea angulata* et *C. gigas*. application à l'étude de la reproduction de l'huitre japonaise, Thèse Doct. Sp., Univ. de Bordeaux, Bordeaux: 60p + 23 planches.
- HOESTLANDT H., 1968, Le problème du mollusque *Dreissena polymorpha* dans l'approvisionnement en eau douce de la région d'Istanbul. Rapport de mission "OMS 0046 (E)", 4-19 janvier: 16p.

- HOESTLANDT H., 1972, Lutte contre l'invasion de la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha* (Pallas) par les insecticides et molluscicides, Verh. Internat. Verein. Limnol., 18: 961-967.
- HOESTLANDT H. & LASSABLIÈRE J., 1959, Destruction thermique de la moule d'eau douce, L'eau, 46, (11): 259-262.
- HOUTEVILLE P., 1974, Contribution à l'étude cytologique et expérimentale du cycle annuel du tissu de réserve du manteau de la moule *Mytilus edulis* L., Thèse Doct. 3^{ème} cycle, Univ. de Caen, Caen: 98p + 31 planches.
- ILLANES-BÜCHER J.E. 1979, Recherches cytologiques et expérimentales sur la neurosecretion de la moule *Mytilus edulis* L., Thèse Doct. Sp., Univ. de Caen, Caen: 137p + 7 planches.
- ILLANES-BÜCHER J.E. & LUBET P., 1980, Etude de l'activité neurosecrétice au cours du cycle sexuel annuel de la moule *Mytilus edulis*, Moll. Lamell., Bull. Soc. Zool. France, 105, (1): 141-145.
- IMLAY M.J., 1982, Use of shell of freshwater mussels in monitoring heavy metals and environmental stress, Malacologia, 15, 1-14.
- IVELL R., 1979, The biology and ecology of a brackish lagoon bivalve, *Cerastoderma glaucum* in Lago Lungo, Italy, J. Moll. Stud. London, 45, (3): 364-382.
- JONES H.A., SIMPSON R.D. & HUMPHRY C.L., 1986, The reproductive cycle and clochidia of freshwater mussels (Bivalvia: Hyriidae) of the Macleay river northern New South Wales, Australia, Malacologia, 27, (1): 185-202.
- KELLEY R.N., ASHWOOD-SMITH M.J. & ELLIS D.V., 1982, Duration and timing of spermatogenesis in a stock of the mussel *Mytilus californianus*, J. Mar. Biol. Ass. U.K., 62: 509-519.
- KENNEDY V.S., 1977, Reproduction in *Mytilus edulis aoteanus* and *Anlacomya macriana* (Mollusca: Bivalvia) from Taylors mistake, New-Zealand, NZ. J. Mar. Fresh. Res., 11, (2): 255-267.
- KENNEDY V. & MIHURSKY J.A., 1971, Upper temperature tolerance of estuarine bivalves, Chesapeake Sc., 12: 193-204.
- KERAMBRUN P., 1983, Conséquences de la pollution thermique sur les organismes marins, Oceanis, 9, (8): 583-687.
- KERAMBRUN P. & GUERIN J.P., 1984, L'électrophorèse dans l'étude des stress chez les invertébrés marins, Bull. Soc. Zool. France, 109, (4): 333-343.
- KIRPICENKO M.J., MIKHEEV V.P. & STERN E.P., 1962, "Lutte contre la prolifération des *Dreissena* dans les centrales hydroélectriques", Elektricheskiye Stantsii, 5, 30-32.
- KORNOBIS S., 1977, Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas), (Dreissenidae: Bivalvia) in lakes receiving heated water discharges, Pol. Arch. Hydrobiol., 24, (4), 531-546.
- KORRINGA P., 1957, Water temperature and breeding throughout the geographical range of *ostrea edulis* L., Ann. Biol. Paris, 33: 1-17.
- LASIAK T., 1986, The reproductive cycles of intertidal bivalves *Crassostrea cucullata* (Born 1778) and *Perna perna* (Linnaeus 1758) from the Transkei coast, Southern Africa, The Veliger, 29, (2): 226-230.
- LE DANTEC J., 1968, Ecologie et reproduction de l'huitre portugaise (*Crassostrea angulata* LMK) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde, Rev. Trav. Inst. Pêches Marit. Paris, 32: 1-126.
- LEGLIZE L., 1981, Mise au point bibliographique sur la biologie et l'écologie de *Dreissena polymorpha*: Répartition géographique en France et dans les pays limitrophes, Rapport "EDF ME/ 31-81.37", Univ. de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 52p.

- LEGLIZE, 1985, Aménagement hydroélectrique de Pont-à-Mousson-Pagny-sur-Moselle, Rapport "AFBRM", Univ. de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 128.
- LEGLIZE L. & NOURISSON M., 1983, Les micropolluants dans les différents compartiments de l'écosystème des eaux douces: utilisation des niveaux de contamination comme indicateur de qualité, Les Invert. L'eau. La rech. L'environn., 22: 55-60.
- LEGLIZE L. & CROCHARD C., 1987, Vérification expérimentale du choix de *Dreissena polymorpha* (Pallas) (lamellibranche) comme bioindicateur de contamination métallique, Naturaliste Can., 114: 315-323.
- LENOIR F. & MATHIEU M., 1986, Utilisation des cultures dissociées dans l'étude des contrôles exercés sur la gamétogénèse chez la moule *Mytilus edulis* L., C.R. Acad. Sc. Paris, III, 303, (12): 523-528.
- LE PENNEC M., 1981, Les méthodes expérimentales induisant la ponte chez les mollusques bivalves marins, Haliotis, 11: 139-155.
- LEYNAUD G., 1968, Les pollutions thermiques. Influence de la température sur la vie aquatique, Bull. Techn. Inf. Minist. Agric., 224: 857-881.
- LONGCAMP D. & LUBET P., 1971, Etude des variations lipidiques chez un mollusque bivalve *Mytilus edulis* et chez un mollusque gastéropode prosobranch *Crepidula fornicata* Phil. Haliotis, 1: 17-18.
- LOPEZ-BENITO M., 1956, Composition química de algunos, molluscos, Crustaceos de la ría de Vigo, Invest. Pesq., 4: 127-132.
- LOWRY O.H., ROSENBOUGH N.J., FARRA L. & RANDALL R.J., 1951, Protein measurement with the Folin phenol reagent, J. Biol. Chem., 193: 265-275.
- LUBET P., 1959, Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (mollusques, bivalves), Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes, 23: 387-548.
- LUBET P., 1970, Cycles et rythmes sexuels chez les mollusques pélecypodes. Influence du milieu et étude expérimentale, Ann. Inst. Michel Pacha, 3: 24-50.
- LUBET P., 1976, Ecophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamellibranches, Haliotis, 2: 49-55.
- LUBET P.E., 1977, Analyse expérimentale en culture d'organes, des facteurs contrôlant l'activité sexuelle chez les mollusques lamellibranches : 103-119.
- LUBET P., 1980, Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches, Oceanis, 8, (5): 469-489.
- LUBET P., 1981, Action de la température sur le cycle de reproduction de lamellibranches, Bull. Soc. Zool. France, 106, (3): 283-292.
- LUBET P., 1983, Experimental studies on the action of the temperature on the reproduction activity of the mussel (*Mytilus edulis*, Moll. Lamell.), J. Malacol. Studies London, 12A: 100-105.
- LUBET P.E., 1984, Biologie de la reproduction des mollusques bivalves d'importance commerciale en Méditerranée, Haliotis, 14: 49-68.
- LUBET P. & CHOQUET C., 1971, Cycles et rythmes sexuels chez les mollusques bivalves, Haliotis, 1: 129-149.
- LUBET P., HRLIN P. & COLLIN F., 1978, Tissu de réserve et cycle sexuel chez les lamellibranches, Haliotis, 2: 59-62.
- LUBET P., GIMAZANE J.P. & PRUNUS G., 1981, Etude du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* à la limite méridionale de son aire de répartition. Comparaison avec les autres secteurs de cette aire, Haliotis, 11: 157-170.
- LUBET P. & MATHIEU M., 1982, The action of internal factors on gametogenesis in Pelecypod Molluscs, Malacologia, 22, (1-2): 131-136.

- LUBET P., ALOUI N. & KARNAUKHOVA N., 1986, Etude expérimentale de l'action de la température sur le cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis*; comparaison avec *Mytilus edulis*, C.R. Acad. Sc. Paris, III, 303, (12): 507-512.
- LUCAS A., 1965, Recherches sur la sexualité des mollusques bivalves, Bull. Biol. Fr. Belg., 29: 115-217.
- LUCAS A., 1971, Les gamètes des mollusques, Haliotis, 1, (2): 185-214.
- MAAROUF A.M., MOUABAD A. & PIHAN J.C., (sous presse), Bioaccumulation et relargage du zinc par la moule douce *Dreissena polymorpha* (Pallas), in VIIème Congrès de la S.F.M. et Symp. internat. sur la conchyliculture et l'héliciculture, Rennes 31 août-5 septembre 1987.
- MAC DONALD B.A. & THOMPSON R.J., 1986, Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. III: Physiological ecology, the gametogenic cycle and scope for growth, Mar. Biol., 93: 37-48.
- MAKRUSHIN A.V., 1974, Bibliographical handbook on biological analysis of water quality, Akad. Nauk. SSSR Zool. In., Leningrad: 327p.
- MALARA & CHARRA, 1972, Dosage des protéines particulières selon la méthode de Lowry et dosage des glucides particuliers du phytoplancton selon la méthode de Dubois, Notes Trav. S.Z.V. Villefranche, 5/6.
- MARTOJA R. & MARTOJA M., 1967, Initiation aux techniques de l'histologie animale, Masson & Cie Eds., Paris, 1^{er} édit.: 346p.
- MATHIEU M., 1979a, Etude expérimentale du contrôle neuroendocrinien des cycles de développement de la gonade et du tissu de réserve chez la moule adulte: *Mytilus edulis* L. (Mollusque Lamellibranche), Thèse Doct. Sp., Univ. de Caen, Caen: 140p + 11 planches.
- MATHIEU M., 1979b, Seasonal changes of the lipids of the molluscs *Chlamys tchuelcha*, Comp. Biochem. Physiol., 64A: 257-263.
- MAURER D. & BOREL M., 1986, Croissance, engraissement et cycle sexuel de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon: comparaison des huîtres âgées de 1 et 2 ans, Haliotis, 15: 125-134.
- MORCHID R. et MASSÉ H., 1987, Valeur énergétique de la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) en période de reproduction dans la baie eutrophe des côtes méditerranéennes, Haliotis, 16: 159-171.
- MORTON B.S., 1969a, Studies on the biology of the bivalve *Dreissena polymorpha*, Ph. D. Thesis, Univ. of London, London:
- MORTON B.S., 1969b, Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* (Pallas), I. General anatomy and morphology, Proc. Malac. Soc. London., 38: 301-321.
- MOUTHON J., 1980, Contribution à l'écologie des mollusques des eaux courantes: esquisse biotypologique et données écologiques, Thèse Doct. 3^{ème} cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 169p.
- MOUTHON J., 1982, Les mollusques dulcicoles: données biologiques et écologiques, Ed. Cons. sup. de la pêche, Paris: 5-6.
- MURAT J.C. & PARENT J.P., 1974, Effets des "chocs thermiques" sur le métabolisme glucidique de la carpe, Cah. Lab. Hydrobiol. Montereau, 5: 5-23.
- NAIDU K.S., 1970, Reproduction and breeding cycle of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in port bay Newfoundland, Can. J. Zool., 48: 1003-1012.
- NELSON A. & DONKIN P., 1985, Process of bioaccumulation: the importance of chemical speciation, Mar. Poll. Bull., 16, (4):164-169.
- NOURISSON M., 1986, Suivi écologique de l'état hydrobiologique de la Moselle au droit de la centrale électro-nucléaire de Cattenom, Rapport "EDF REAL: CA 1687", Univ. de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 79p + annexes.



- PACKA-TCHISSAMBOU B., 1979, Etude in situ des effets de la température sur la biologie de la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet. Cas particulier du bassin de rejet de la centrale thermique de La Maxe, Thèse Doct. 3^{ème} cycle Ecotox. et chimie de l'environn., Univ. de Metz, Metz: 91p.
- PACKA-TCHISSAMBOU B., STRYJAK J.F., LEGLIZE L., NOURISSON M. & DESCOUTURELLE G., 1980, Impact du réchauffement artificiel d'un milieu dulçaquicole sur les cycles biologiques d'un crustacé décapode (*Atyaephyra desmaresti* Millet) et d'un mollusque prosobranché (*Bithynia tentaculata* L.), in Congrès Soc. Zool. Fr., 7-9 juillet: p51.
- PARACHE A., 1984, Variation de l'effort de reproduction en fonction de l'âge des individus dans une moulière naturelle de *Mytilus galloprovincialis* en Méditerranée Nord-Occidentale, Halioris, 14: 25-31.
- PARACHE A., 1985, Contribution à l'étude de la croissance de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* LMK. Influence des conditions du milieu, Thèse Doct. Océanol., Univ. Aix-Marseille II, Marseille: 238 p + annexes.
- PEÑA J.B., 1986, Preliminary study on the induction of artificial spawning in *Halioris coccinea canariensis* (Nordsiek 1975), Aquaculture, 52: 35-41.
- PEREDO S. & PARADA E., 1984, Gonadal organisation and gametogenesis in freshwater mussel *Diplodon chilensis chilensis* (Mollusca: Bivalvia), The Veliger, 26, (2): 126-133.
- PEREDO S., PARADA E. & VALDEBENITO I., 1987, Gametogenesis and reproductive cycle of the surf clam *Mesodesma donacium* (Lamarck, 1818) (Bivalvia: Mesodesmatidae) at queule beach Southern Chile, The Veliger, 30, (1): 55-68.
- PIHAN J.C., 1976, Incidences physico-chimiques et biologiques d'un rejet d'eau chaude dans une lagune artificielle: cas particulier de la centrale thermique de La Maxe, Rapport "EDF", Univ. de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 136p.
- PIHAN J.C., 1981, Effets des polluants sur les écosystèmes aquatiques d'eau douce. Méthodologie d'étude de la dynamique des polluants, Rapport "Minist. Environn. n° 78.139" Univ. de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 201p.
- PIHAN J.C., 1987, Etude hydrobiologique de la retenue de Mirgenbach, Document synthèse du rapport "EDF K00456/0", Univ. de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 70p.
- PIPE R.K., 1987, Oogenesis in the marine mussel *Mytilus edulis*: an ultrastructural study, Mar. Biol., 95: 405-414.
- SACCHI C.F. & TESTARD P., 1971, Ecologie animale: organisme et milieu, Doin Ed., Paris VI, 1^{er} édit.: 480p.
- SADROLASCHRAFI D., 1980, Contribution à l'étude des pigments chlorophylliens planctoniques et de la production d'oxygène photosynthétique dans les grands cours d'eau du nord-est de la France, Doct. Ingén. Hydrobiol., Univ. de Metz, Metz: 226p + annexes.
- SASTRY A.N., 1963, Reproduction of the bay scallop *Aequipecten irradians* LMK.. Influence of temperature on maturation and spawning, Biol. Bull., 125, (1): 146-153.
- SASTRY A.N., 1966, Temperature effects in reproduction of the bay scallop *Aequipecten irradians* Lamarck, Biol. Bull., 130: 118-134.
- SASTRY A.N., 1968, The relationships among food, temperature and gonad development of the bay scallop *Aequipecten irradians* LMK., Physiol. Zool., 41, (1): 44-53.
- SASTRY A.N., 1979, Pelecypoda (excluding Ostreidae), in Reproduction of marine invertebrate. V. Molluscs and lesser classes: 113-292, Giese A.C. & Pearse J.S. Eds., Academic press: New-york, 1^{er} édit..
- SAUSE B.L., GWYTHYRD D., HANNA P.J. & O'CONNOR N.A., 1987, Evidence for Winter-Spring spawning of the scallop *Pecten alba* (Tate) in Port Phillip bay, Victoria, Austr. J. Mar. Freshw. Res., 38: 329-337.

- SEED R., 1969, The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) exposed rocky shores. I. Breeding and settlement, Oecologia, 3: 277-316.
- SCHEIDT A.V., 1984, Etude de la bucéphalose à *Buccenhalus polymorphus* Baer (1827) dans les rivières, fleuves et canaux du nord-est de la France, Thèse Doct. Vétérn. Ecole Norm. Vétérn. d'Alford, Alford: 116p.
- SEED R., 1971, A physiological and biochemical approach to the taxonomy of *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis* Lmk. from S.W. of England, Cah. Biol. Mar. Roscoff, 12, (3): 291-322.
- SHAFEE M.S., 1978, Variations in biochemical composition of the green mussel *Ferna viridis* of Ennore estuary, Madras, Indian J. Fish., 23, (1-2): 1-9.
- STANCZYKOWSKA A., 1963, Analysis of the age of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Mazurian lakes, Bull. Acad. Sc. Pol., 11, (1): 29-33.
- STANCZYKOWSKA A., 1964, On the relationship between abundance, aggregation and condition of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in 36 Mazurian lakes, Ekol. Pol., 12, (34): 653-690.
- STANCZYKOWSKA A., 1968, The filtration capacity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in different lakes as a factor affecting circulation of matter in the lake, Ekol. Pol., B, 14: 265-270.
- STANCZYKOWSKA A., 1976, Présence et croissance de *Dreissena polymorpha* (Pallas) dans des lacs inclus dans un système de refroidissement, Rocz. Nauk. Roln., 97, (3): 109-122. (article en Polonais).
- STANCZYKOWSKA A., 1977, Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes, Pol. Arch. Hydrobiol., 24, (4): 461-530.
- STANSZYKOWSKA A. & LAWACZ W., 1976, Caloric value of *Dreissana polymorpha* (Pallas) dry body weight in some Mazurian lakes, Pol. Arch. Hydrobiol., 23, (2), 271-275.
- SUNDET J.H. & LEE J.B., 1984, Seasonal variations in gamete development in Iceland scallop, *Chlamys islandica*, J. Mar. Biol. Ass. U.K., 64: 411-416.
- SZLAUER L., 1974, Use of steelon-net veils for protection of the hydroengineering works against *Dreissena polymorpha* (Pallas), Pol. Arch. Hydrobiol., 21, (3-4): 391-400.
- TACHET H., BOURNAUD M. & RICHOUX Ph., 1980, Introduction à l'étude des macroinvertébrés des eaux douces: systématique élémentaire et aperçu écologique, 262: 34-39.
- TEN WINKEL E.H. & DAVIDS C., 1982, Food selection by *Dreissena polymorpha* Pallas, Fresh. Biol., 12: 553-558.
- THEOBALD O., 1988, Etude in situ de la contamination métallique d'une chaîne trophique dulçaquicole: cas du zinc et plomb, DEA d'Ecotoxicologie, Univ. de Metz, Centre des sciences de l'environnement: 61p + annexes.
- THOMPSON R.J., 1977, Blood chemistry, biochemical composition and the annual reproductive cycle in the giant scallop, *Placopecten magellanicus*, from southern Newfoundland, J. Fish. Res. Bd. U.K., 59: 605-621.
- TOURARI A., CROCHARD C. & PIHAN J.C., (sous presse), Action de la température sur le cycle de reproduction de *Dreissena polymorpha* (Pallas). Etude in situ et au laboratoire, in VII^{ème} congré de la S.F.M. et symp. internat. sur la conchyliculture et l'héliciculture, Rennes, 31 août-5 septembre 1987.
- TOURARI A.L. & MOUABAD A., (sous presse), variations saisonnières du poids corporel, de la composition biochimique et de l'intensité métabolique en relation avec le cycle de reproduction chez *Dreissena polymorpha* (Bivalve), Rev. Sc. de l'eau.
- TUFFERY G., 1978, Recherches sur la bucéphalose à *Buccenhalus polymorphus* (Baer 1827), Thèse Doct. 3^{ème} cycle, Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 137p.

- VERWEY J., 1952, On the ecology of distribution of cockle and mussel in Dutch Waddensea, their role in sedimentation and the source of their food supply with a short review of the feeding behaviour of Bivalves molluscs, Arch. Neerl. Zool., 10: 171-239.
- WALLET M., 1984, La bucéphalose larvaire à *Bucephalus polymorphus* Baer 1827 (Trematoda: Digenea). Biologie de la cercaire et aspects épidémiologiques dans le sud-est de la France, Thèse Doct. 3^{ème} cycle, Univ. Sc. Tech. Languedoc, Montpellier: 188p.
- WALZ N., 1978, The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) in laboratory experiments and in lake Constance. 2. Reproduction, Arch. Hydrobiol., 11, (1): 106-109.
- WALZ N., 1979, The energy balance of freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas) in laboratory experiments and in lake Constance. 5. Seasonal and nutritional changes in the biochemical composition, Arch. Hydrobiol., 55, (3-4): 235-254.
- WENNE R. & STYCZYNSKA-JUREWICZ E., 1985, Micrographic differentiation in condition and biochemical composition of *Macoma balthica* (L.) from the Gdansk bay (South Baltic), Pol. Arch. Hydrobiol., 32, (2): 175-194.
- WENNE R. & STYCZYNSKA-JUREWICZ E., 1987, Gross biochemical composition of the bivalve *Macoma balthica* from the gulf of Gdansk (Southern Baltic), Mar. Biol., 9: 73-78.
- WIKTOR J., 1963, Research on the ecology of *Dreissena polymorpha* in the Szczecian lagoon (Zalew Szczecinski), Ekol. Pol., 11, (9): 275-280.
- WIKTOR J., 1969, The biology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and its ecological importance in the firth of Szczecian, Cdvaia. Norski. Instytut Rybacki.
- WILSON J.H. & SIMONS J., 1985, Gametogenesis and breeding of *Ostrea edulis* on the west coast of Ireland, Aquaculture, 46: 307-321.
- YANKSON K., 1986a, Reproductive cycle of *Cerastoderma glaucum* (Bruguière) and *C. edulis* (L.) with special reference to the effects of the 1981-82 severe winter, J. Moll. Stud., 52: 6-14.
- YANKSON K., 1986b, Precocious sexual maturity in *Cerastoderma glaucum* (Bruguière) reared in the laboratory, J. Moll. Stud., 52: 79-80.
- YONGE C.M. & CAMPBELL J.I., 1968, On the heteromyarian condition in the bivalvia with special reference to *Dreissena polymorpha* and certain *Mytilacea*, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 68: 21-43.
- ZAOUALI J., 1974, Les peuplements malacologiques dans les biocénoses lagunaires de Tunisie. Etude de la biologie de l'espèce pionnière *Cerastoderma glaucum*, Thèse Doct. Sc. Nat., Univ. de Caen, Caen: 350p.

BIBLIOGRAPHIE

- BAYNE B.L., THOMPSON R.J. & WIDDOWS J., 1976, Physiology: part 1 and 2, in Marines mussels. Their ecology and physiology: 121-260, Bayne B.L. Ed., Cambridge Univ. Press., Cambridge, 1er édit..
- BENINGER P.G., 1981, Etude biochimique comparée de deux populations de bivalves. *Modiolus decussatus* L. et *M. philippinarum*, Thèse Doct. Sp., Univ. de Brest, Brest: 192p.
- GEROUDET P., 1966, Premières conséquences ornithologiques de l'introduction de la moule zébrée *Dreissena polymorpha* dans le lac Léman, Nos oiseaux, 28: 301-307.
- GIESE A.C. & PEARSE J.S., 1979, Reproduction of marine invertebrate. V. Molluscs and lesser classes, Giese A.C. & Pearse J.S. Eds., Academic Press, New-York, 1^{er} édit.
- KINKELIN P.D., TUFFERY G., LEYNAUD G. & ARRIGNON J., 1968, Répartition géographique et interspécifique de la bucéphalose à *Bucephalus polymorphus* (Baer 1827) dans le peuplement piscicole du bassin de la seine, C.R. Acad. Sc. Paris, III, 266: 1033-1035.
- MORTON B.S., 1971, Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. V. Some aspect of filter-feeding and the effect of microorganisms upon the rate of filtration, Proc. Malac. Soc. London, 39: 289-301.
- NEUVEUX J., 1976, Dosage de la chlorophylle a et de la phéophytine a par fluorométrie, Ann. Inst. Océanogr. Paris, 52, (2): 165-174.
- NEWELL R., HILBISH J., KOEHN R. & NEWELL C., 1982, Temporal variations in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia. Mytilidae) from localities on the east coast of the United states, Biol. Bull., 162: 299-310.
- PIHAN J.C., 1979, Etude de l'écosystème aquatique en rivière: C. Ecotoxicologie des populations transplantées in situ en rivière de la Moselle, Rapport "Minist. Environn. n° 212.771 ENVF", Univ. de Metz, Laboratoire d'Ecologie: 60p.
- SHAFEE M.S. & LUCAS A., 1980, Quantitative study on the reproduction of the black scallop, *Chlamys varia* (L) From Lanveoc area (Bay of Brest), J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 42: 171-186.
- STANSZYKOWSKA A., SCHENKER H.J. & FAFARA Z., 1975, Comparative characteristics of populations of *Dreissena polymorpha* in 1962 and 1972 in 13 Mazurian lakes, Bull. Acad. Poln. Sc., 23, (6): 383-390.
- WALZ N., 1975, Die Besiedlung von künstlichen Substraten durch Larven von *Dreissena polymorpha*, Arch. Hydrobiol. Dutsch., 9, (4): 423-431.
- WIDDOWS J., 1978, Combined effects on body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*, J. Mar. Biol. Ass. U.K., 58: 109-120.
- WIDDOWS J. & BAYNE B.L., 1971, Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget, J. Mar. Biol. Ass. U.K., 51: 827-843.

ANNEXES

ANNEXE 1

Organigramme et opérations effectuées sur le terrain. Pour le début, les prélèvements concernent les dreissènes indigènes des trois stations CAT 1, 2, et 3

MOIS	Paramètres physico-chimiques	Paramètres biologiques	Prélèvements de dreissènes
Novembre 1985	25	25	25
Décembre 1985	17	17	17
Janvier 1986	14	14	14
Février 1986	11	11	11
Mars 1986	19	18	18
Avril 1986	15	15	15
Mai 1986	20	05 et 20	21
Juin 1986	23	09 et 23	09
Juillet 1986	21	07 et 21	07
Août 1986	18	04 et 18	04
Septembre 1986	22	08 et 22	08
Octobre 1986	15	15	15
Novembre 1986	17	17	17
Décembre 1986	15	15	16
Janvier 1987	19	19	19
Février 1987	16	16	16
Mars 1987	16	6	16
Avril 1987	13	13	13
Mai 1987	04	04 et 18	04
Juin 1987	09	09 et 22	09
Juillet 1987	20	06 et 20	07
Août 1987	03	03 et 17	23
Septembre 1987	07	07 et 21	06
Octobre 1987	23	23	23
Novembre 1987	16	16	12
Décembre 1987	01	01	01
Janvier 1988	13	13	13
Février 1988	16	16	16
Mars 1988	14	14	14
Avril 1988	11	11	11

Disparition des casiers d'élevage des stations CAT 1 et CAT 2

Tentative de remplacement des dreissènes

Remise des casiers dans les stations CAT 1 et CAT 2

Organigramme de l'étude sur la retenue du Mirgenbach

MOIS	Paramètres physico-chimiques	Paramètres biologiques	Prélèvements de dreissènes
Février 1987	19	19	18
Mars 1987	19	19	18
Avril 1987	15	15	13
Mai 1987	17	06 et 20	20
Juin 1987	10 et 16	10 et 25	26
Juillet 1987	09	09 et 22	07
Août 1987	13	05 et 19	19
Septembre 1987	09	09 et 23	24
Octobre 1987	16	12 et 27	23
Novembre 1987	18	12	13
Décembre 1987	02	3	04
Janvier 1988	27	25	26
Février 1988	23	22	23
Mars 1988	22	21	22
Avril 1988	05	05	05

ANNEXE 2

Site de LA MAXE: distribution des stades sexuels dans les échantillons de dreissènes du canal froid (MAX 1)

		Stades en %											I.G.	
		Sexe femelle					Sexe mâle							
Fact.num.	: S	1	2	3	4	5	0		1	2	3	4		5
DATE	n	IA	IA PrS	IA S	IA PostS	E	0	0	IA	IB	II	III	E	
08.03.1983	4	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	-	50	3,75
06.04.1983	5	-	-	20	20	20	-	-	-	-	-	-	40	4
11.05.1983	5	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	4
17.05.1983	5	-	-	-	60	-	-	-	-	-	-	40	-	4
07.06.1983	5	-	-	-	20	60	-	-	-	-	-	20	-	4,6
14.06.1983	10	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-	-	60	5
16.06.1983	5	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	40	40	4,6
21.06.1983	5	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-	-	60	5
05.07.1983	3	-	33,4	-	-	33,3	-	-	-	-	-	-	33,3	3,99
15.07.1983	8	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-	-	50	5
27.07.1983	5	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	80	5
23.08.1983	3	-	-	-	-	33,3	-	-	-	-	-	-	66,7	5
07.09.1983	5	-	-	-	-	20	-	80	-	-	-	-	-	1
20.09.1983	6	-	-	-	-	-	50	50	-	-	-	-	-	0
27.09.1983	6	-	50,1	-	-	33,3	-	16,6	-	-	-	-	-	2,66
18.10.1983	6	50	-	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	2
25.10.1983	5	40	-	-	-	-	-	40	-	20	-	-	-	0,2
15.11.1983	5	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
29.11.1983	5	20	-	-	-	-	-	-	-	80	-	-	-	1,8
13.12.1983	10	50	20	-	-	-	-	-	10	20	-	-	-	1,8
05.01.1984	5	-	20	-	-	-	-	60	20	-	-	-	-	0,6
21.02.1984	5	-	40	-	-	-	20	-	40	-	-	-	-	1,2
01.03.1984	4	-	-	50	-	-	-	-	-	-	50	-	-	3
16.04.1984	5	-	-	40	20	-	-	-	-	-	20	20	-	4,6
23.01.1985	5	60	20	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	1,2
21.02.1985	4	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	1
25.02.1985	5	-	40	40	-	-	-	-	20	-	-	-	-	2,2
15.03.1985	5	-	-	40	-	-	-	-	60	-	-	-	-	1,8
18.04.1985	4	-	-	-	25	-	-	-	25	-	50	-	-	2,75
15.04.1985	5	-	-	-	40	-	-	-	-	-	-	60	-	4
10.05.1985	5	-	-	-	80	-	-	-	-	-	-	20	-	4
24.05.1985	4	-	-	-	50	-	-	-	-	-	-	50	-	4
06.07.1985	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	5
20.06.1985	3	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	5
09.07.1985	5	-	-	-	-	60	-	-	-	-	20	20	-	4,4
26.07.1985	10	-	-	-	10	-	20	-	-	-	-	10	60	3,8
12.08.1985	10	-	-	-	-	20	10	-	-	10	-	-	60	4,2
09.09.1985	5	20	60	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	1,4
30.09.1985	5	-	-	-	-	20	80	-	-	-	-	-	-	1
08.10.1985	5	20	-	-	-	-	20	20	20	20	-	-	-	0,8
21.10.1985	5	40	-	-	-	-	40	20	-	-	-	-	-	0,4
06.11.1985	5	-	-	-	-	-	60	20	-	-	20	-	-	0,6
21.11.1985	5	-	-	-	-	-	60	20	-	-	-	-	-	0
03.12.1985	5	-	-	-	-	-	80	20	-	-	-	-	-	0
16.12.1985	5	-	-	-	-	-	40	40	20	-	-	-	-	0,2
09.01.1986	5	20	-	-	-	-	60	20	-	-	-	-	-	0,2
20.01.1986	5	20	20	-	-	-	20	40	-	-	-	-	-	0,5

S: facteur numérique du stade sexuel ; n: Taille de l'échantillon ; I.G.: Indice gonadique

Site de La Maxe: Distribution des stades sexuels dans les échantillons de dreissènes du canal chaud (MAX 2)

		Stades en %											I.G.	
		Sexe femelle					Sexe mâle							
Fact.num.	S	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5		
DATE	n	IA	IA PrS	IA S	IA PostS	E	J	O	IA	IB	II	III	E	
08.03.1983	5	-	-	20	40	-	-	-	-	-	40	-	-	3,4
06.04.1983	5	-	-	-	40	20	-	-	-	-	20	20	-	4
17.05.1983	5	-	-	-	-	80	-	-	-	-	-	20	-	4,3
07.06.1983	8	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-	-	50	5
14.06.1983	10	-	-	-	-	80	-	-	-	-	-	-	20	5
21.06.1983	5	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-	-	60	5
23.01.1985	4	50	-	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	1,5
21.02.1985	5	20	-	-	-	-	-	-	-	80	-	-	-	1,8
25.02.1985	4	-	-	50	-	-	-	-	-	-	50	-	-	3
15.03.1985	3	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
18.04.1985	5	-	-	20	80	-	-	-	-	-	-	-	-	3,8
25.04.1985	4	-	-	-	50	-	-	-	-	25	-	25	-	3,5
10.05.1985	5	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	80	-	4
24.05.1985	5	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	20	60	4,8
07.06.1985	6	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-	-	50	5
20.06.1985	5	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	80	5
09.07.1985	4	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	50	25	3,75
26.07.1985	5	-	20	-	-	20	40	-	-	-	-	-	20	2,2
12.08.1985	10	-	-	-	-	30	30	-	10	-	-	-	30	3,1
09.09.1985	5	-	-	-	40	-	20	20	-	20	-	-	-	2
30.09.1985	5	-	60	-	-	-	20	-	-	20	-	-	-	1,6
08.10.1985	5	20	40	-	-	-	-	20	-	20	-	-	-	1,4
21.10.1985	5	20	20	-	-	-	-	20	40	-	-	-	-	1
06.11.1985	5	40	20	-	-	-	-	20	20	-	-	-	-	1
21.11.1985	5	60	-	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	1
03.12.1985	5	40	-	-	-	-	20	-	20	20	-	-	-	1
16.12.1985	5	-	40	-	-	-	20	-	40	-	-	-	-	1,2
09.01.1986	5	-	20	-	-	-	20	40	20	-	-	-	-	0,6
20.01.1986	5	20	20	-	-	-	-	20	-	40	-	-	-	1,4

S: Facteur numérique du stade sexuel ; n: Taille de l'échantillon ; I.G.: Indice gonadique

ANNEXE 3

x1= année
 X2= saison
 X3= station
 Y1,Y2 et Y3 sont les mois (répétition)

No	X1	X2	X3	Y1	Y2	Y3	Ymoyen
1	-1	-3	-3	29.9	26.4	71.4	42.5666667
2	-1	-3	-1	16.5	32.2	14.3	21
3	-1	-3	1	57.2	24.6	72.4	51.4
4	-1	-3	3	83.15	40.4	52.2	58.5833333
5	-1	-1	-3	61.8	63.7	41.8	55.7666667
6	-1	-1	-1	33.5	46.5	22.4	34.1333333
7	-1	-1	1	35.1	45.4	28.6	36.3666667
8	-1	-1	3	65.18	57.47	49.26	57.3833334
9	-1	1	-3	48	57.5	58.6	52.8333334
10	-1	1	-1	44.8	50.5	49.5	48.2666667
11	-1	1	1	49.2	51.9	27.8	42.9666667
12	-1	1	3	73.76	72.17	58.24	68.0566667
13	-1	3	-3	60.1	74.2	51.1	61.8
14	-1	3	-1	52.6	49.3	73.2	58.3666667
15	-1	3	1	55.1	42.5	100	65.8666667
16	-1	3	3	68.52	81.3	72.93	74.25
17	1	-3	-3	53.3	71.4	50.4	58.3666667
18	1	-3	-1	64.7	24.1	42.9	43.9
19	1	-3	1	51.1	100	50	67.8333333
20	1	-3	3	83.15	40.4	52.2	58.5833333
21	1	-1	-3	71.4	57.8	78.5	69.2333333
22	1	-1	-1	73.3	45.4	73.8	64.1666667
23	1	-1	1	68.7	41.7	77.1	62.5
24	1	-1	3	65.18	57.47	49.26	57.3833334
25	1	1	-3	50.3	51.4	57.7	53.1333334
26	1	1	-1	46.5	59.2	54.6	53.4333334
27	1	1	1	23.3	46.4	49.5	39.7333333
28	1	1	3	73.76	72.17	58.24	68.0566667
29	1	3	-3	59.1	67.1	27.3	51.1666667
30	1	3	-1	60	78.3	66.1	68.1333334
31	1	3	1	47.5	68.1	31	48.8666667
32	1	3	3	68.52	81.3	92.93	80.9166667

*- le test Fisher-Snedecor permet la comparaison de deux variances observées ou plus. Il s'agit d'une regression multiple: un programme informatique permet de calculer à partir de données fournies par un plan factoriel complet, un polynome de degré N (nombre d'expérimentations indépendantes).

Dans le cas d'un plan factoriel complet à 3 variables contrôlées (X_1, X_2, X_3) avec 2 4 et 4 modalités respectivement, le nombre d'essais à effectuer est de $2 \times 4 \times 4$, soit 32 essais. L'organisation du plan en blocs imbriqués assure son orthogonalité (non-covariance des variables contrôlées). Dans le tableau des résultats ci-contre, les modalités de chaque variable explicative remplacées par les valeurs codées -1 ou +1. Les valeurs de Y (réponse) sont reportées sur ce tableau.

L'exécution des calculs à l'aide du programme donne une équation de la forme suivante:

$$Y = b_0 + b_1X_1 + b_2X_2 + b_3X_3 + b_{12}X_1X_2 + b_{13}X_1X_3 + b_{23}X_2X_3 + b_{123}X_1X_2X_3 + \dots$$

Ce polynome n'est pas linéaire et comprend des termes produits. Les coefficients (b_n) de chaque terme sont rangés par ordre décroissant de leur contribution à la régression, puis testés à l'aide du test de Snedecor qui compare la contribution de chaque coefficient à la variance expérimentale (sous l'hypothèse nulle d'égalité des deux).

Les termes linéaires sont appelés "effet principaux" ou "direct". Les produits X_iX_j sont à interpréter comme "interactions", dites interactions doubles. Les autres produits croisés de trois variables et plus (interactions triples et multiples) méritent une discussion mais il est difficile de leur donner une interprétation physique.

VARIANCE INTRA-GROUPE DES ESSAIS : 245.102671

VARIABLE 1

COEFFICIENT = 55.4141667

CONTRIBUTION = 98263.3558

RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 160.689112

TEST DE t CARRE :

t carre = 611.512221

F de Fischer (1,31,95%) = 4.17

DEUXIEME TEST :

Analyse de variance : F = 1202.72075

VARIABLE (X3E2-5)
 COEFFICIENT = 1.25770834
 CONTRIBUTION = 809.897092
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 139.048846
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 5.82455097
 F de Fischer (1,30,95%) = 4.17
 DEUXIEME TEST :
 Analyse de variance : F = 9.91295308

VARIABLE X2(X3E3-8.2X3)
 COEFFICIENT = 0.398770833
 CONTRIBUTION = 732.755763
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 118.576194
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 6.17961953
 F de Fischer (1,29,95%) = 4.18
 DEUXIEME TEST :
 Analyse de variance : F = 8.96876107

VARIABLE X2
 COEFFICIENT = 1.95441667
 CONTRIBUTION = 611.159122
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 100.983946
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 6.05204238
 F de Fischer (1,28,95%) = 4.2
 DEUXIEME TEST :
 Analyse de variance : F = 7.4804463

VARIABLE X1X2
 COEFFICIENT = -1.645
 CONTRIBUTION = 432.964
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 88.6883887
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 4.88185665
 F de Fischer (1,27,95%) = 4.21
 DEUXIEME TEST :
 Analyse de variance : F = 5.29937922

VARIABLE X3
 COEFFICIENT = 1.62683333
 CONTRIBUTION = 423.453871
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 75.8127933
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 5.58551998
 F de Fischer (1,26,95%) = 4.23
 DEUXIEME TEST :
 Analyse de variance : F = 5.18297745

VARIABLE X1
 COEFFICIENT = 3.61874999
 CONTRIBUTION = 419.051247
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 62.0832551
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 6.74982725

VARIABLE (X2E3-8.2X2)(X3E2-5)
 COEFFICIENT = -0.0333246529
 CONTRIBUTION = 16.3754679
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 2.28527814
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 7.1656345
 F de Fischer (1,6,95%) = 5.99
 DEUXIEME TEST :
 Analyse de variance : F = .200431939

VARIABLE X1(X2E2-5)X3
 COEFFICIENT = 0.0413541666
 CONTRIBUTION = 4.37802777
 RESIDUELLE DU MODELE A CE STADE = 0.419790272
 TEST DE t CARRE :
 t carre = 10.4290834
 F de Fischer (1,4,95%) = 7.71
 DEUXIEME TEST :
 Analyse de variance : F = .0535860473

ANNEXE 4

ECHANTILLON : DREISSENA POLYMORPHA
ESSAI N° 1

TEMPERATURES (°C)	SUJETS TESTES	SUJETS MORTS	% MORTALITE
31	15	0	0
32	15	4	27
33	15	8	53
34	15	15	100

θ °C	Pex	Ppr	Pco	ω
31	-	3.648	3.098	4.785
32	4.377	4.377	4.376	8.28
33	5.084	5.084	5.085	9.525
34	-	5.77	6.515	7.665

$$x = 1.514 \quad y = 4.939 \quad b = -332.991$$

Equation de la courbe de mortalite :

$$Y = 4.939 + (-332.991) [\log(\theta) - 1.514]$$

$$\theta L 50 = 32.645 \text{ } ^\circ\text{C}$$

$$U \theta L 50 = 0$$

$$s \theta L 50 = .1E-02$$

ECHANTILLON : DREISSENA POLYMORPHA
ESSAI N° 2

TEMPERATURES (°C)	SUJETS TESTES	SUJETS MORTS	% MORTALITE
31	15	0	0
32	15	3	20
33	15	10	67
34	15	15	100

θ °C	Pex	Ppr	Pco	ω
31	-	2.843	2.436	1.455
32	4.158	4.158	4.158	7.35
33	5.431	5.431	5.43	8.925
34	-	6.666	7.148	3.255

$$x = 1.514 \quad y = 5.043 \quad b = 227.413$$

Equation de la courbe de mortalite :

$$Y = 5.043 + 227.413 [\log(\theta) - 1.514]$$

$$\theta L 50 = 32.645 \text{ } ^\circ\text{C}$$

$$U \theta L 50 = 0$$

$$s \theta L 50 = .1E-02$$

<p>Pex: Probit expérimentale Ppr: Probit probable Pco: Probit corrigée Coefficient de pondération des ω : probits corrigées</p>

ANNEXE 5

PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES DES STATIONS DE CATTENOM (MOSELLE)

Station de prise d'eau (CAT1)				Station de rejet (CAT2)				Station d'Apach (CAT3)				MOIS
T°C	NEST mg/l	O2 diss mg/l	% de satu- ration	T°C	NEST mg/l	O2 diss mg/l	% de satu- ration	T°C	NEST mg/l	O2 diss mg/l	% de satu- ration	
6.9	4.9	9.8	83	10.5	5.3	10.1	94	6.1	7.8	10.2	85	J 1985
8.5	9.4	8.8	78	9.3	4.5	9.1	82	8.9	7.7	8.6	77	D
5.1	122.6	11.6	94	7.2	39.4	11.6	99	5.4	127.3	11.5	94	J 1986
1.3	10.0	12.3	91	5.7	22.5	11.3	93	0.8	14.9	13.0	99	F
5.9	12.4	10.5	89	6.1	11.5	11.2	93	6.0	23.0	11.9	93	M
7.4	13.1	10.8	93	7.4	22.3	11.9	102	7.2	21.7	10.9	92	A
14.9	11.1	9.0	92	15.6	4.1	9.5	99	14.4	35.1	9.1	89	M
18.4	25.6	8.6	94	18.5	25.2	8.4	93	17.9	13.3	8.2	118	J
22.6	20.2	8.0	95	20.5	42.1	8.7	99	22.8	19.3	9.9	98	Ju
24.2	12.0	10.1	123	22.4	4.0	8.5	100	23.2	9.0	8.2	96	A
16.6	20.7	11.6	99	17.0	20.3	9.6	103	15.8	23.1	8.1	84	S
15.6	-	7.3	76	15.6	-	9.6	100	14.9	-	9.8	100	O
10.5	13.8	9.1	84	10.2	5.8	10.6	98	10.0	5.4	9.4	86	N
6.7	-	11.2	95	7.6	-	12.8	111	6.0	-	11.3	94	D
1.9	1.1	12.4	92	3.3	2.4	12.8	99	1.5	0.5	12.4	91	J 1987
4.2	5.2	12.6	100	5.5	10.6	13.3	109	4.1	9.6	12.6	99	F
4.7	5.6	12.2	98	6.5	3.4	13.0	109	4.3	4.2	12.9	102	M
9.8	4.6	10.6	97	11.5	1.8	12.3	117	9.4	2.8	10.6	97	A
15.1	2.8	8.4	86	17.0	3.2	9.2	98	15.3	3.4	8.5	89	M
15.0	68.6	8.9	91	17.0	42.8	10.2	109	14.8	49.2	8.6	88	J
20.4	18.2	8.5	98	21.7	5.2	9.8	114	20.1	2.7	7.4	94	Ju
17.8	9.5	8.3	90	19.5	3.0	9.9	111	17.4	5.3	8.3	89	A
20.3	10.2	8.4	96	21.0	2.8	9.4	108	20.2	6.8	7.2	82	S
12.7	8.5	9.3	91	14.4	19.6	10.5	106	12.5	18.0	9.2	89	O
9.4	23.0	9.9	89	11.7	11.3	10.8	103	9.5	28.5	10.2	92	N
5.8	7.8	11.0	91	8.7	3.5	12.2	108	5.8	5.6	11.7	97	D
5.3	3.0	13.2	107	8.8	1.6	13.3	118	5.2	2.6	13.0	106	J 1988
5.0	12.0	11.6	94	6.8	12.9	12.2	103	4.7	11.3	11.1	89	F
6.1	-	12.7	106	8.2	13.1	13.1	115	6.0	-	12.7	105	M
10.3	-	12.1	112	11.2	-	13.1	123	10.0	-	12.3	113	A

T: Température ; NEST: Matières en suspension totales ; O2 diss.: Oxygène dissous

PARAMETRES BIOLOGIQUES DES STATIONS DE CATTENOM (MOSELLE)

Station de prise d'eau (CAT1)			Station de rejet (CAT2)			Station d'Apach (CAT3)			MOIS
Chl.a ug/l	Phéop. ug/l	% Chl.a	Chl.a ug/l	phéop. ug/l	% Chl.a	Chl.a ug/l	Phéop. ug/l	% Chl.a	
0.3	2,9	8,4	0,4	1,4	22,5	1,2	1,6	42,8	N 1985
1.2	2.8	29,9	0.4	2.0	16.5	1.2	3.4	57.2	D
3.8	10.6	26.4	3.1	6.5	32.2	3.1	10.0	24.6	J 1986
0.4	0.2	71.4	0.4	2.4	14.3	0.7	0.3	72.4	F
3.9	2.4	61.8	11.6	23.1	33.5	2.1	3.9	35.1	M
3.3	1.9	63,7	2,7	3,0	46,8	2,8	3,4	45,4	A
4.09	5.69	41.8	1.6	3.34	32.4	2.26	5.64	28.6	M
3.37	5.31	40,0	3.61	4.44	44.8	3.34	3.45	49.2	J
31.0	22.95	57.5	18.35	18.00	50.5	18.1	16.75	51.9	Ju
33.65	23.8	58.6	19.6	20.00	49.5	9.65	25.0	27.3	A
6.55	4.35	60.1	5.65	5.10	52.6	4.60	3.75	55.1	S
6.1	2.12	74.2	2.94	2.86	49.3	2.54	3.44	42.5	O
0.67	0.64	51.1	2.67	0.98	73.2	1.20	0.00	100	N
0.80	0.70	53.3	3.34	1.90	64.7	0.67	0.64	51.1	D
0.80	0.32	71.4	0.27	0.85	24.1	1.20	0.00	100	J 1987
1.67	1.66	50,4	1.34	1.78	42,9	1.10	1.10	50,0	F
3.87	1.55	71,4	5.07	1.85	72,3	3.47	1.58	68,7	M
5.53	4.01	57,8	6.27	7.35	45,4	3.20	4.47	41,7	A
29.37	3.18	78.5	8.28	2.94	73.8	19.95	5.94	77,1	M
3.75	3.70	50,3	7.61	5.86	46,5	1.54	5.06	23,3	J
5.48	5.18	51,4	9.41	6.49	59,2	3.41	3.94	46,4	Ju
8.15	5.98	57,7	13.29	7.29	64,6	4.01	4.09	49,5	A
16.33	11.32	59,1	14.41	9.6	60,0	6.36	7.03	47,5	S
4.14	2.03	67,1	9.88	2.74	78,3	3.34	1.71	68,1	O
1.25	3.32	27,3	8.41	4.31	66,1	2.00	4.45	31,0	N
1.20	1.61	42,7	5.61	0.84	87	1.60	1.02	61,1	D
0.53	2.09	20,2	0.67	1.76	27,6	0.53	1.15	33,5	J 1988
0.80	0.88	47,6	0.40	1.38	22,5	0.80	1,07	42,8	F
3.34	3.58	48,3	2.54	3.26	43,8	2.94	3.61	44,9	M
-	-	-	-	-	-	-	-	-	A

Chl.a: Chlorophylle active : Phéop.: Phéophytine

PARAMETRES PHYSICO-CHEMQUES EST BIOLOGIQUES DE LA RETENUE DE MIRGENBACH

T°C	MEST mg/l	O2 diss mg/l	% de satu- ration	Chl.a ug/l	Phéop. ug/l	% de Chl.a	Secchi 1/m	PPj gO2/m ² /j	MOIS
6.1	7.3	13.2	109	2.50	1.29	65.96	1.68	3.95	F 1987
7.2	5.1	11.93	102	7.46	3.74	65.18	1.73	4.72	M
12.4	3.4	10.9	105	7.00	5.18	57.47	1.65	2.14	A
16.0	2.6	9.6	100	2.01	2.07	49.26	3.12	9.64	M
17.9	7.7	11.2	122	13.35	4.75	73.76	1.52	4.53	J
23.0	4.6	10.7	127	16.57	6.39	72.17	2.33	8.73	Ju
20.7	4.5	11.4	131	13.82	9.91	58.24	1.39	11.39	A
21.3	3.7	10.8	125	11.80	5.42	68.52	2.15	9.22	S
15.3	7.2	9.5	98	16.74	3.35	37.3	1.47	2.91	O
12.2	7.7	9.6	92	12.88	4.78	72.93	1.17	2.18	N
10.4	6.4	9.6	88	8.19	1.66	83.15	1.22	-	D
10.1	10.6	11.8	108	0.44	0.65	40.4	1.20	1.69	J 1988
9.4	4.4	11.1	100	0.70	0.64	52.2	1.88	0.88	F
11.1	8.6	12.3	116	0.71	0.91	43.4	0.76	0.05	M
12.2	2.9	12.3	118	0.34	0.69	33.0	2.68	-	A

T: Température : MEST: Matières en suspension totales : O2 diss: Oxygène dissous

Chl.a: Chlorophylle active: Phéop: Phéopigments: PPj: Production primaire journalière

PARAMETRES BIOLOGIQUES DE CATTENOM (MOSELLE)-suite-

Station de prise d'eau (CAT1)		Station de rejet (CAT2)		Station d'Apach (CAT3)		MOIS
Secchi 1/m	PPj gO2/m ² /j	Secchi 1/m	PPj gO2/m ² /j	Secchi 1/m	PPj gO2/m ² /j	
1.30	0.74	1.20	0.08	1.55	1.74	N 1985
1.25	0.33	1.20	0.052	1.27	2.00	D
0.20	0.46	0.20	0.29	0.20	0.32	J 1986
1.10	1.04	0.70	0.08	1.30	0.44	F
0.90	4.29	1.00	3.94	0.95	0.50	M
0.95	1.71	0.80	0.82	0.85	0.67	A
0.40	0.94	0.48	0.99	1.05	0.96	M
0.55	1.33	0.55	2.12	0.63	1.12	J
0.63	5.95	0.73	10.13	0.78	10.87	Ju
0.70	11.03	0.65	3.62	1.00	4.35	A
0.75	3.41	0.68	3.87	1.13	4.25	S
1.30	2.14	0.90	1.65	1.85	2.77	O
1.00	0.03	1.30	1.55	1.80	0.21	N
1.10	0.40	1.20	0.63	1.70	0.56	D
1.30	0.54	1.25	0.39	1.40	1.16	J 1987
0.30	1.04	0.30	0.30	0.30	0.03	F
1.30	0.94	1.30	1.24	1.40	3.91	M
1.10	1.78	1.15	2.10	1.10	0.49	A
0.50	1.2	0.52	0.53	0.75	1.26	M
0.25	1.26	0.25	1.05	0.25	0.77	J
0.35	5.82	0.35	4.76	1.20	6.15	Ju
0.98	5.30	0.93	4.12	1.75	2.58	A
0.75	6.36	0.85	5.27	1.05	5.20	S
0.80	0.98	0.90	0.33	1.20	1.75	O
0.55	0.31	0.60	1.59	0.45	1.73	N
1.00	-	1.10	-	1.00	-	D
0.65	5.09	0.70	0.39	0.65	0.00	J 1988
0.31	0.04	0.35	0.11	0.35	0.20	F
0.35	0.66	0.30	0.20	0.25	0.28	M
-	-	-	-	-	-	A

PPj: Production primaire journalière

ANNEXE 6

Site de Cattenom: Distribution des stades sexuels dans les échantillons de dreissènes de la station de prise d'eau en Moselle (CAT 1)

		Stades en %												
		Sexe femelle					Sexe mâle							
Fact.num.	S	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	I.G.	
DATE	n	IA	IA Pré	IA S	IA PostS	E	O	O	IA	IB	II	III	E	
25.11.1985	10	20	-	-	-	-	40	40	-	-	-	-	-	2,2
17.12.1985	10	-	-	-	-	-	60	40	-	-	-	-	-	0
14.01.1986	10	20	-	-	-	-	20	-	40	20	-	-	-	1
11.02.1986	10	-	60	-	-	-	-	20	20	-	-	-	-	1
13.03.1986	10	-	40	-	-	-	-	-	20	40	-	-	-	1,8
15.04.1986	10	-	-	60	-	-	-	-	-	40	-	-	-	2,6
21.05.1986	10	-	-	20	40	-	-	-	-	-	40	-	-	3,4
09.06.1986	3	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-	25	25	4,75
07.07.1986	10	-	-	-	-	60	-	-	-	-	-	-	40	5
04.08.1986	10	-	-	20	-	20	-	-	-	-	-	20	40	4,4
08.09.1986	10	-	-	40	-	-	-	-	-	-	40	20	-	3,2
15.10.1986	10	20	-	-	-	-	50	10	-	20	-	-	-	0,6
17.11.1986	10	-	-	-	-	-	40	40	20	-	-	-	-	0,2
16.12.1986	10	-	-	-	-	-	60	40	-	-	-	-	-	0
19.01.1987	10	-	-	-	-	-	70	30	-	-	-	-	-	0
16.02.1987	10	-	30	-	-	-	-	70	-	-	-	-	-	0,6
16.03.1987	6	66,6	-	-	-	-	-	-	-	33,4	-	-	-	1,3
13.04.1987	10	-	20	30	-	-	-	-	-	20	30	-	-	2,6
04.05.1987	10	-	-	30	10	-	-	-	-	-	30	30	-	3,4
09.06.1987	10	-	-	-	40	20	-	-	-	-	-	40	-	4,2
09.07.1987	10	-	-	-	30	20	-	-	-	-	-	50	-	4,2
23.08.1987	10	-	-	20	10	-	-	-	-	-	40	30	-	3,4
06.09.1987	10	-	-	-	10	10	-	-	-	-	20	50	10	4
23.10.1987	10	-	20	-	-	-	50	10	-	20	-	-	-	0,8
12.11.1987	10	-	-	-	-	-	60	20	20	-	-	-	-	0,2
01.12.1987	10	-	-	-	-	-	60	40	-	-	-	-	-	0
13.01.1988	10	20	-	-	-	-	40	40	-	-	-	-	-	0,2
16.02.1988	10	-	20	-	-	-	60	-	-	20	-	-	-	0,8
14.03.1988	10	30	10	-	-	-	20	-	10	30	-	-	-	1,2
11.04.1988	10	-	10	30	-	-	-	-	-	10	50	-	-	2,8

S: Facteur numérique attribué au stade sexuel ; n: Taille de l'échantillon ; I.G.: Indice gonadique

Site de Cattenom: Distribution des stades sexuels dans les échantillons de dreissènes de la station de rejet en Moselle (CAT 2)

Fact.num. : S		Sexe femelle					Stades en %					Sexe mâle					I.G.		
DATE	n	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5	0	1	2	3		4	5
		IA	IA PrS	IA S	IA PostS	E	0	0	IA	IB	II	III	E						
25.11.1985	10	20	20	20	-	20	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,6
17.12.1985	10	-	-	-	-	-	40	40	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-	0,6
14.01.1986	10	-	20	-	-	-	20	40	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	0,8
11.02.1986	10	20	40	-	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	1,4
18.03.1986	10	-	60	-	-	-	-	-	20	20	-	-	-	-	-	-	-	-	1,8
15.04.1986	10	-	-	60	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-	-	-	-	2,6
21.05.1986	10	-	-	20	-	40	-	-	-	-	-	20	20	-	-	-	-	-	4,4
09.06.1986	10	-	-	-	20	40	-	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	-	4,4
07.07.1986	10	-	-	-	40	20	-	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	-	4,6
04.08.1986	10	-	-	-	20	40	-	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	-	4,4
08.09.1986	10	-	-	-	40	-	-	-	-	-	20	40	-	-	-	-	-	-	3,8
15.10.1986	10	10	-	-	-	-	40	20	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4
17.11.1986	10	-	-	-	-	-	40	40	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,2
16.12.1986	10	-	-	-	-	-	70	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
19.01.1987	10	-	20	-	-	-	10	50	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	0,8
16.02.1987	10	30	30	-	-	-	-	20	10	10	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2
16.03.1987	10	20	20	-	-	-	20	-	-	40	-	-	-	-	-	-	-	-	1,4
13.04.1987	10	-	-	40	-	-	-	-	-	-	60	-	-	-	-	-	-	-	3
04.05.1987	10	-	-	20	10	-	-	-	-	-	-	70	-	-	-	-	-	-	3,3
09.06.1987	10	-	-	-	40	10	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-	4,6
09.07.1987	10	-	-	20	20	-	-	-	-	-	40	20	-	-	-	-	-	-	3,4
23.08.1987	10	-	-	40	-	-	-	-	-	-	20	40	-	-	-	-	-	-	3,4
06.09.1987	10	-	10	50	-	-	-	-	-	10	30	-	-	-	-	-	-	-	2,8
23.10.1987	10	20	-	-	-	-	20	-	40	20	-	-	-	-	-	-	-	-	1
12.11.1987	10	20	40	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2
01.12.1987	10	50	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
13.01.1988	10	20	-	-	-	-	30	10	20	20	-	-	-	-	-	-	-	-	0,8
16.02.1988	10	20	30	-	-	-	-	20	-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	1,4
14.03.1988	10	20	40	-	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	1,4
11.04.1988	10	-	-	40	10	-	-	-	-	-	40	10	-	-	-	-	-	-	3,2

S: Facteur numérique attribué au stade sexuel ; n: Taille de l'échantillon ; I.G.: Indice gonadique

Site de Cattenom: Distribution des stades sexuels dans les échantillons de dreissènes de la station d'Apach (CAT 3)

Fact.num. : S		Sexe femelle					Stades en %					Sexe mâle					I.G.
		1	2	3	4	5	0		1	2	3	4	5				
DATE	n	IA	IA PrS	IA S	IA PostS	E	0	0	IA	IB	II	III	E				
25.11.1985	10	20	-	-	-	-	20	60	-	-	-	-	-	0,2			
17.12.1985	10	-	-	-	-	-	40	60	-	-	-	-	-	2			
14.01.1986	10	-	20	-	-	-	20	40	-	20	-	-	-	0,6			
11.02.1986	10	-	60	-	-	-	-	20	-	20	-	-	-	1,6			
18.03.1986	10	-	60	-	-	-	-	-	20	20	-	-	-	1,8			
15.04.1986	10	-	-	60	-	-	-	-	-	20	20	-	-	2,8			
21.05.1986	10	-	-	-	40	20	-	-	-	-	-	40	-	4,2			
09.06.1986	10	-	-	-	20	40	-	-	-	-	-	20	20	4,6			
07.07.1986	10	-	-	-	20	40	-	-	-	-	-	-	40	4,8			
04.08.1986	10	-	-	-	20	20	-	-	-	-	-	20	40	4,6			
08.09.1986	10	-	-	20	40	-	-	-	-	-	-	40	-	3,8			
15.10.1986	10	-	-	-	-	-	60	20	-	-	-	-	20	0,1			
17.11.1986	10	-	-	-	-	-	50	50	-	-	-	-	-	0			
16.12.1986	10	-	-	-	-	-	60	40	-	-	-	-	-	0			
19.01.1987	10	-	10	-	-	-	30	40	-	20	-	-	-	0,6			
16.02.1987	10	-	10	-	-	-	10	50	-	30	-	-	-	0,8			
16.03.1987	10	20	-	-	-	-	20	-	20	40	-	-	-	1,2			
13.04.1987	10	-	40	40	-	-	-	-	-	20	-	-	-	2,4			
04.05.1987	10	-	-	50	-	-	-	-	-	-	10	40	-	3,4			
09.06.1987	10	-	-	-	30	20	-	-	-	-	-	10	40	4,6			
09.07.1987	10	-	-	40	20	-	-	-	-	-	20	20	-	3,4			
23.08.1987	10	-	30	10	-	-	-	-	-	30	30	-	-	2,4			
06.09.1987	10	-	40	20	-	-	-	-	-	20	40	-	-	2,6			
23.10.1987	10	-	-	-	-	-	40	40	-	-	-	20	-	0,6			
12.11.1987	10	20	-	-	-	-	20	40	20	-	-	-	-	0,4			
01.12.1987	10	-	-	-	-	-	20	40	40	-	-	-	-	0,4			
13.01.1988	10	-	-	-	-	-	50	10	20	20	-	-	-	0,6			
16.02.1988	10	60	-	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	1			
14.03.1988	10	20	40	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	1,2			
11.04.1988	10	-	40	20	-	-	-	-	-	-	40	-	-	2,6			

S: Facteur numérique du stade sexuel ; n: Taille de l'échantillon ; I.G.: Indice gonadique

ANNEXE 7

Site de Cattenom: Distribution des stades sexuels dans les échantillons des dreissènes immergés dans les trois stations de la retenue du Mirgenbach (MIR)

Stades en %

Sexe femelle

Sexe mâle

Fact.num. : S	Sexe femelle					Sexe mâle					I.G.				
	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4		5			
DATE	n	IA	IA PrS	IA S	IA PostS	E	0	0	IA	IB	II	III	E		
18.02.1987	9	33,3	-	33,4	-	-	-	-	33,3	-	-	-	-	1,3	
18.03.1987	10	-	40	-	-	-	20	-	-	40	-	-	-	1,6	
13.04.1987	10	-	-	20	-	-	-	-	-	-	80	-	-	3	
20.05.1987	10	-	-	10	50	-	-	-	-	-	10	30	-	3,8	
26.06.1987	10	-	-	-	30	40	-	-	-	-	-	10	20	4,6	
07.07.1987	10	-	-	10	20	-	-	-	-	-	10	60	-	3,8	
19.08.1987	10	-	-	30	-	-	-	-	-	-	30	40	-	3,4	
24.09.1987	10	-	-	20	40	20	-	-	-	-	-	20	-	4	
13.10.1987	10	20	40	-	-	-	10	10	-	20	-	-	-	1,4	station 1
13.11.1987	10	40	-	-	-	-	-	20	-	40	-	-	-	1,2	
04.12.1987	10	20	20	-	-	-	-	20	40	-	-	-	-	1	
26.01.1988	10	-	30	-	-	-	-	20	20	30	-	-	-	1,4	
23.02.1988	10	20	40	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	1,2	
22.03.1988	10	-	-	30	20	-	-	-	-	-	30	20	-	3,4	
05.04.0988	10	-	-	20	40	-	-	-	-	-	20	40	-	3,8	
18.02.1987	10	10	30	-	-	-	20	-	10	30	-	-	-	1,4	
18.03.1987	6	50	-	-	-	-	-	-	-	50	-	-	-	1,5	
13.04.1987	10	-	-	30	20	-	-	-	-	-	50	-	-	3,2	
20.05.1987	10	-	-	20	10	-	-	-	-	-	40	30	-	3,4	
26.06.1987	10	-	-	-	-	30	-	-	-	-	-	-	70	5	
07.07.1987	10	-	-	20	50	-	-	-	-	-	30	-	-	3,4	
19.08.1987	10	-	-	10	-	-	-	-	-	-	70	20	-	3,2	station 2
24.09.1987	10	-	-	60	-	-	-	-	-	-	40	-	-	3	
13.10.1987	10	-	20	-	-	-	-	20	-	60	-	-	-	1,6	
13.11.1987	10	-	40	-	-	-	20	-	20	20	-	-	-	1,4	
04.12.1987	10	20	40	-	-	-	20	-	20	-	-	-	-	1,2	
26.01.1988	10	60	-	-	-	-	-	-	40	-	-	-	-	1	
23.02.1988	10	20	30	-	-	-	-	-	20	30	-	-	-	1,6	
22.03.1988	10	-	-	40	-	-	-	-	-	-	60	-	-	3	
05.04.0988	10	-	-	20	20	-	-	-	-	-	40	20	-	3,4	
18.02.1987	10	-	40	-	-	-	10	10	40	-	-	-	-	1,2	
18.03.1987	10	-	33,3	-	-	-	-	-	66,7	-	-	-	-	1,3	
13.04.1987	10	-	10	60	-	-	-	-	-	10	20	-	-	2,8	
20.05.1987	10	-	-	30	20	-	-	-	-	-	50	-	-	3,2	
26.06.1987	10	-	-	-	10	30	-	-	-	-	-	30	30	4,6	
07.07.1987	10	-	-	20	10	30	-	-	-	-	-	10	30	4,4	
19.08.1987	10	-	-	20	20	-	-	-	-	-	40	20	-	3,4	
24.09.1987	10	-	-	20	30	-	-	-	-	-	-	50	-	3,8	station 3
13.10.1987	10	-	50	-	-	-	-	-	20	30	-	-	-	1,8	
13.11.1987	10	-	20	-	-	-	40	20	-	20	-	-	-	0,8	
04.12.1987	10	20	30	-	-	-	20	-	-	30	-	-	-	1,4	
26.01.1988	10	20	10	-	-	-	-	20	20	30	-	-	-	1,2	
23.02.1988	10	-	40	-	-	-	20	-	20	20	-	-	-	1,4	
22.03.1988	10	-	-	50	-	-	-	-	-	-	30	20	-	3,2	
05.04.0988	10	-	20	-	30	-	-	-	-	-	-	50	-	3,6	

S: Facteur numérique du stade sexuel ; n: Taille de l'échantillon ; I.G.: Indice gonadique

ANNEXE 8

Résultats brutes des poids, des pourcentages des composés biochimiques et de la valeur calorifique de la chair des dreissènes de la station CAT 1

DATE	PF(mg)	PS(mg)	%C	%Gl	%Pr	%Lip	VE(cal/mg PS)
16.02.1987	2250.7	275.7	6.5	6.4	52.5	24.7	5.563
16.02.1987	2401.2	286.3	3.3	9.0	52.7	24.7	5.681
13.04.1987	2250.0	299.0	4.5	9.5	53.7	25.7	5.852
04.05.1987	2854.4	335.0	6.5	13.4	54.0	24.0	5.868
09.06.1987	3712.4	486.6	13.4	8.3	55.6	13.4	4.748
07.07.1987	2402.7	294.6	5.0	7.1	48.5	12.7	4.227
06.09.1987	1794.3	79.3	5.2	4.0	47.5	23.8	5.097
23.10.1987	1463.9	114.0	10.2	3.3	43.3	24.3	4.878
16.11.1987	1574.2	135.3	7.2	3.1	51.5	25.2	5.418
01.12.1987	1395.1	126.9	6.9	2.9	50.6	26.7	5.501
13.01.1988	2378.2	225.0	12.1	3.1	50.1	30.7	5.859
16.02.1988	4079.4	432.9	11.0	8.4	55.2	23.8	5.712
14.03.1988	4585.9	556.1	10.5	15.2	52.1	20.5	5.504
11.04.1988	3960.4	487.3	9.6	8.5	50.5	22.3	5.356

PF: Poids frais; PS: Poids sec; C: Cendres; Gl: Glucides; Pr: Protéines
Lip: Lipides; VE: Valeur énergétique de la chair des dreissènes

Résultats brutes des poids, des pourcentages des composés biochimiques et de la valeur énergétique de la chair des dreissènes de la station CAT 2

DATE	PF(mg)	PS(mg)	%C	%Gl	%Pr	%Lip	VE(cal/mg PS)
16.02.1987	3503.5	312.9	7.6	6.5	53.3	29.3	6.122
16.03.1987	3740.6	331.1	16.8	6.0	53.3	21.9	5.552
13.04.1987	3169.5	384.8	8.8	7.5	50.1	31.7	6.134
04.05.1987	2346.5	301.3	10.8	10.7	49.0	27.1	5.768
09.06.1987	2922.0	328.5	12.9	8.8	56.3	15.1	4.969
07.07.1987	3067.5	275.0	6.5	8.2	55.4	14.8	4.865
06.09.1987	1966.5	102.6	6.9	7.9	54.8	25.2	5.802
23.10.1987	2251.4	259.1	7.2	14.4	53.9	22.1	5.724
16.11.1987	1600.0	199.0	9.0	13.3	59.0	16.7	5.457
01.12.1987	1725.0	135.0	11.6	10.7	50.5	25.7	5.720
13.01.1988	1941.6	234.6	10.1	11.5	54.6	21.1	5.550
16.02.1988	2224.5	263.7	23.2	23.2	51.8	10.3	4.404
14.03.1988	3680.6	437.7	15.4	13.6	52.4	16.5	5.077
11.04.1988	4644.5	529.5	5.3	10.6	53.8	20.5	5.412

PF:Poids frais; PS: Poids sec; C: Cendres; Gl: Glucides; Pr: Protéines
Lip: Lipides; VE: Valeur énergétique de la chair des dreissènes

Résultats brutes des poids, de la composition biochimique relative et de la valeur énergétique de la chair des dreissènes de la station CAT 3

DATE	PF(mg)	PS(mg)	%C	%Gl	%Pr	%Lip	VE(cal/mg PS)
16.02.1987	4202,0	525,0	3,0	6,5	52,2	31,3	6,174
16.03.1987	4382,1	531,3	11,3	5,3	55,0	25,0	5,632
13.04.1987	3080,0	419,4	10,3	7,1	54,3	25,5	5,769
04.05.1987	3091,5	399,0	17,5	12,0	44,4	24,9	5,354
09.06.1987	2075,4	274,5	13,6	7,7	57,5	17,8	5,247
07.07.1987	3364,3	267,9	14,7	7,6	55,6	16,1	4,974
06.09.1987	1879,3	89,6	9,4	10,0	55,2	22,9	5,693
23.10.1987	3710,5	486,8	8,4	16,7	50,7	23,7	5,789
16.11.1987	3620,0	538,0	6,0	20,3	51,7	20,0	5,643
01.12.1987	2337,0	379,5	12,0	15,9	55,9	14,0	5,117
13.01.1988	2962,4	417,4	10,3	14,9	59,1	13,8	5,250
16.02.1988	4084,0	565,1	18,0	19,0	53,3	7,9	4,537
14.03.1988	3121,0	440,4	12,8	16,5	50,2	18,7	5,280
11.04.1988	3687,2	454,2	11,6	7,9	52,1	24,2	5,554

PF: Poids frais; PS: poids sec; C: Cendres; Gl: Glucides; Pr: Protéines
Lip: Lipides; VE: Valeur énergétique de la chair des dreissènes

Résultats brutes des poids, de la composition biochimiques relative et de la valeur énergétique de la chair des dreissènes maintenues dans la retenue de Mirgenbach

DATE	(PFts)mg	(PSts)mg	%(Cts)	%(Glts)	%(Prts)	%Lip	(VEts)cal/mg PS
18.02.1987	2774,7±287,5	316,2±20,6	7,4±1,5	6,6±1,3	53,3±1,3	30,6±0,2	6,17±0,09
18.03.1987	2872,0±15,4	321,2±26,1	5,6±0,9	9,0±0,1	56,0±2,6	25,2±0,3	5,91±0,03
13.04.1987	2897,9±165,7	336,5±72,3	6,7±2,2	12,8±2,9	54,7±1,3	23,5±2,5	5,85±0,01
20.05.1987	2323,1±128,8	307,9±59,0	4,8±1,9	10,8±1,8	53,6±1,3	28,6±1,1	6,18±0,01
26.06.1987	2760,3±177,5	294,3±49,5	9,8±1,7	9,0±0,8	57,3±0,5	21,3±1,0	5,65±0,01
07.07.1987	2568,9±329,5	463,0±68,4	13,5±2,9	10,0±3,0	54,2±2,2	20,2±2,2	5,30±0,09
24.09.1987	2321,7±206,4	263,3±54,2	11,5±1,6	15,5±4,7	58,2±0,6	11,8±2,9	5,09±0,01
23.10.1987	2387,8±107,0	299,5±10,5	9,1±1,0	17,7±1,6	52,9±2,0	17,6±1,9	5,38±0,02
13.11.1987	2594,3±237,2	319,7±35,2	9,4±1,0	17,2±1,3	54,7±1,5	17,1±1,8	5,39±0,08
04.12.1987	2391,1±246,3	297,5±58,7	12,3±1,8	19,0±1,9	53,6±2,1	14,1±4,8	5,08±0,04
26.01.1988	2825,2±45,6	320,1±3,3	10,7±0,6	16,7±1,2	56,2±3,7	14,4±4,8	5,23±0,02
23.02.1988	2642,6±166,7	270,3±12,8	12,5±0,5	13,4±1,8	56,8±1,3	15,2±1,6	5,20±0,01
22.03.1988	3085,8±153,2	313,3±19,5	11,0±1,8	11,4±0,4	50,2±0,2	25,5±1,9	5,71±0,02
05.04.1988	4741,8±121,6	534,1±8,7	11,3±1,9	11,9±1,7	52,8±2,1	22,6±2,3	5,80±0,01

PF: Poids frais; PS: Poids sec; C: Cendres; Gl: Glucides; Pr: Protéines; Lip: Lipides; VE: Valeur énergétique. s: l'écart à la moyenne obtenue sur l'ensemble du lac à partir des trois station

Indice gonadique moyen calculé
sur l'ensemble de la retenue
du Mirgenbach

DATE	n	I.G.moyen \pm s
18.02.1987	29	1,30 \pm 0,08
18.03.1987	24	1,41 \pm 0,12
13.04.1987	30	3,00 \pm 0,16
20.05.1987	30	3,47 \pm 0,25
26.06.1987	30	4,73 \pm 0,19
07.07.1987	30	3,87 \pm 0,41
19.08.1987	30	3,53 \pm 0,34
24.09.1987	30	3,60 \pm 0,43
13.10.1987	30	1,60 \pm 0,16
13.11.1987	30	1,13 \pm 0,25
04.12.1987	30	1,20 \pm 0,16
26.01.1988	30	1,22 \pm 0,10
23.02.1988	30	1,40 \pm 0,16
22.03.1988	30	3,20 \pm 0,16
05.04.0988	30	3,60 \pm 0,22

n: Taille de l'échantillon
s: écart-type

3.1.1.3 COEFFICIENT DE CORRELATION DE SPEARMAN

Pour n - 20

$\alpha - 0.05$

TEST DE COEFF. CORRELATION DE SPEARMAN
ENTRE NTI ET NT FICHER TALENT6

H_0 : NTI ET NT SONT INDEPENDANTES

NOMBRE D'INDIVIDUS : 20

DONNEES MANQUANTES : 0 INDIVIDUS

COEFF. DE CORRELATION SPEARMAN RS : 0.86596

W(0.95) - 0.3788 --> H_0 rejetée (on admet l'existence d'une liaison positive).
W(0.05) - -0.3789
W(0.975) - 0.4451

HYPOTHESE ALTERNATIVE	CRITERE DU REJET
LIAISON POSITIVE	$RS > W(1-\alpha)$
LIAISON NEGATIVE	$RS < W(\alpha)$
BILATERALE	$(RS < W(\alpha/2) \text{ ou } RS > W(1-\alpha/2))$

TEST DE COEFF. CORRELATION DE SPEARMAN ENTRE
I.G ET T°C FICHER IGSPEAR

H_0 : I.G ET T°C SONT INDEPENDANTES

NOMBRE D'INDIVIDUS : 10
DONNEES MANQUANTES : 0 INDIVIDUS

COEFF. DE CORRELATION SPEARMAN RS : 0.87879
HYP.ALTERNATIVE ! CRITERE DU REJET

LIAISON POSITIVE ! $RS > W(1-\text{ALPHA})$
LIAISON NEGATIVE ! $RS < W(\text{ALPHA})$
BILATERALE ! $(RS < W(\text{ALPHA}/2) \text{ OU } RS > W(1-\text{ALPHA}/2))$

W(P) EST QUANTILE D'ORDRE "P" DONNE PAR LE
TABLEAU 10 DANS LE LIVRE "PRACTICAL NONPARAMETRIC
STATISTICS, PAR CONOVER, 1971

W(P) EST QUANTILE D'ORDRE "P" DONNE PAR LE TABLEAU 10 DANS LE
LIVRE "PRACTICAL NON PARAMETRIC STATISTICS", PAR CONOVER, 1971.

ANNEXE 10 ET 11

METHODES D'ANALYSE HYDROBIOLOGIQUE DES EAUX

L'étude comporte des mesures ponctuelles faites sur le terrain et des dosages en laboratoire.

Paramètres physico-chimiques

Sur le site, sont effectuées les mesures d'oxygène et des températures à 0,5°C près. Le premier élément est vérifié au laboratoire par la méthode de Winkler, en fixant l'oxygène dissous dans trois flacons bruns de 250 ml.

Des flacons bruns de 2,5 litres sont utilisés pour le prélèvement d'eau destinée aux dosages des matières en suspension totale (MEST) et aux études de la biomasse phytoplanctonique et de la production primaire.

ANNEXE 10

Le dosage des MEST par pesée se fait après filtration de 2,5 litres d'eau sur filtre en fibre de verre de 0,45µm. Le filtrat est déshydraté à l'étuve à 70°C pendant 48 heures.

ANNEXE 11

Biomasse phytoplanctonique**Prélèvements :**

Les prélèvements sont effectués sous la surface à 20cm et souvent à trois mètres de profondeur.

Dosage des pigments :

La biomasse phytoplanctonique a été estimée par la mesure des concentrations en chlorophylle active et en phéopigments suivant la méthode de LORENZEN (1967).

L'extraction se fait à l'abri de fortes intensités lumineuses dans 5ml d'acétone à 90% d'après NEVEUX (1976). Les lectures spectrophotométriques s'effectuent à 750nm et 665nm et les concentrations (en µg/l) sont calculés selon les équations de LORENZEN (1967).

$$\text{chlorophylle "a" } (\mu\text{g/l}) = 26,7 (E_b - E_a) \cdot \frac{v}{V \cdot I}$$

$$\text{phéopigments } \begin{matrix} (\mu\text{g/l}) \\ (\text{mg/m}^3) \end{matrix} = 26,7 (1,7 E_a - E_b) \cdot \frac{v}{V \cdot I}$$

$$\text{ou phéopigments } \begin{matrix} (\mu\text{g/l}) \\ (\text{mg/m}^3) \end{matrix} = (11,0 \times 1,7 E_a \cdot \frac{v}{V \cdot I}) - \text{chloro "a"}$$

Production primaire phytoplanctonique**Principe :**

La mesure de la production primaire a été faite par la méthode de l'oxygène. Le principe est basé sur la production d'oxygène par photosynthèse en présence de la lumière.

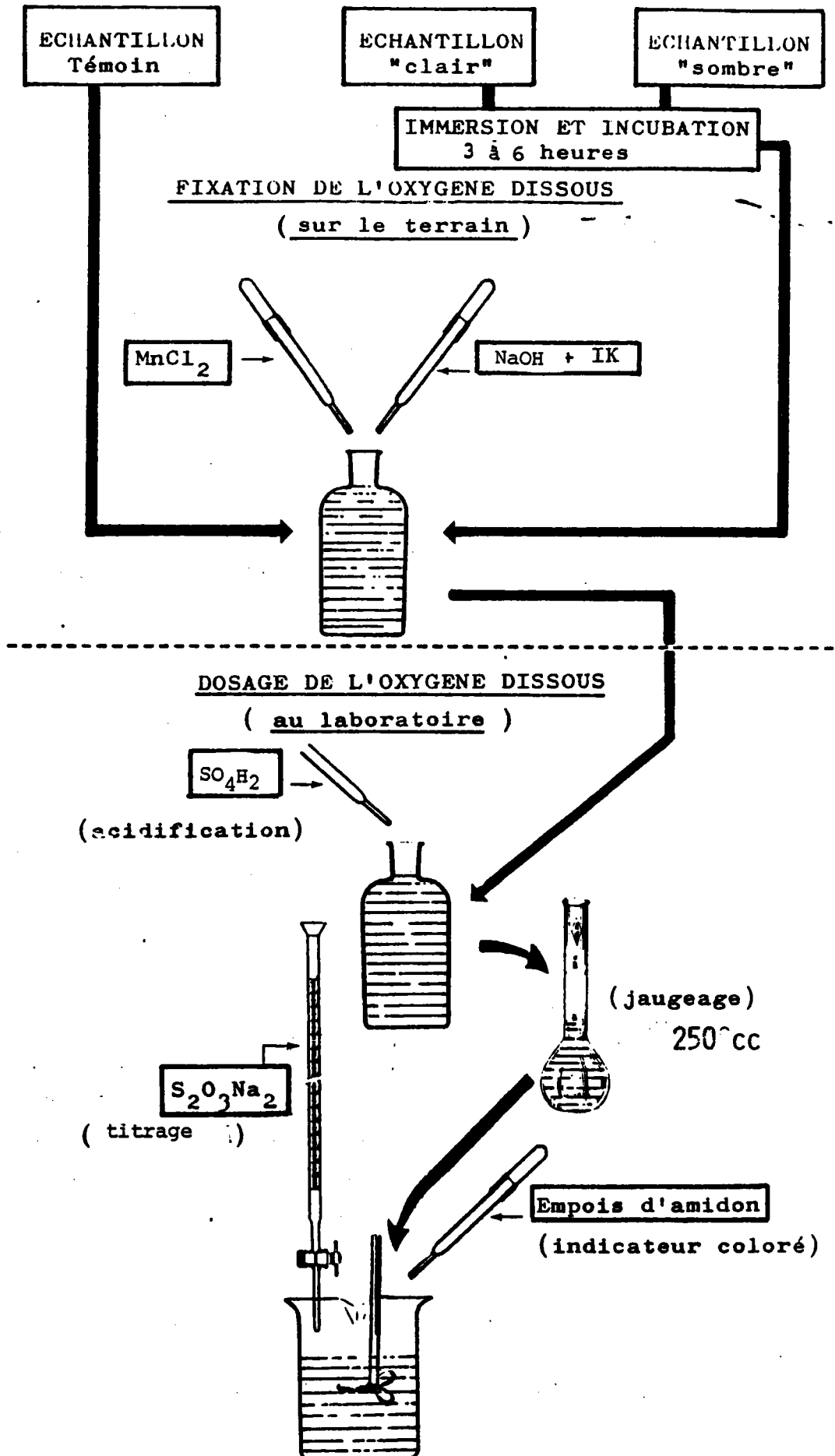
Méthode :

Le dosage de l'oxygène se fait par la méthode de Winkler, les flacons sont ramenés au laboratoire et analysés selon la norme Française NFT 90-106 (novembre 1973). Le dosage se fait sur 250ml d'eau de la station. Le détail de la méthode est présenté dans la figure ci-dessous.

A partir des mesures faites sur le terrain, on calcule la production primaire phytoplanctonique journalière.

LORENZEN C.J., 1967, Determination of chlorophyll and pheophytin: spectrometric equation, Limnol. Oceanogr., 12: 343- 346.

NEVEUX J., 1976, Dosage de la chlorophylle.a et de la phéophytine.a par fluorimétrie, Anna. Inst. Océanogr. Paris, 52, (2): 165-174.



NORME FRANÇAISE

ESSAIS DES EAUX

NF

ENREGISTRÉE

DOSAGE DE L'OXYGÈNE DISSOUS

T 90-106

Novembre 1973

AVANT-PROPOS

Le dosage de l'oxygène dissous dans l'eau peut être effectué par voie chimique ou par voie électrochimique.

Le premier cas correspond à un dosage volumétrique fondé sur les propriétés oxydantes de l'oxygène dissous.

Le second fait appel à la réduction électrochimique de l'oxygène moléculaire. Cette technique est actuellement la plus utilisée du fait de sa possibilité de mise en œuvre in situ et de sa rapidité de mise en œuvre.

Le choix entre ces deux méthodes dépend des interférences possibles et des conditions pratiques d'application.

1. OBJET

La présente norme a pour objet la description d'une méthode chimique pour le dosage de l'oxygène dissous dans un échantillon d'eau. Le mode opératoire correspond à la méthode dite de Winkler, mais incorpore la modification dite d'Alsterberg (addition d'azoture de sodium pour tenir compte de l'influence des nitrites). Dans une deuxième partie, elle donne des recommandations générales sur l'emploi, en vue du dosage de l'oxygène dissous dans l'eau, des procédés électrochimiques basés sur la diffusion de l'oxygène à travers une membrane et plus particulièrement sur l'emploi des électrodes polarographiques.

**1^{re} PARTIE
MÉTHODE CHIMIQUE****2. DOMAINE D'APPLICATION**

Toutes substances réductrices ou oxydantes, à l'exception des nitrites détruits par l'addition d'azoture, présentes dans l'échantillon d'eau analysé, conduisent à des résultats erronés, par défaut dans le cas de matières réductrices, par excès dans le cas de matières oxydantes.

C'est ainsi, en particulier, que la méthode telle qu'elle est décrite n'est pas applicable en présence de sels de fer, de sulfites, de thiosulfates, de chlore libre d'hypochlorites, de chromates, etc. Elle peut cependant être appliquée à des eaux ayant une teneur en fer ferrique inférieure à 100 mg/l.

De même, la méthode n'est pas applicable en présence de substances organiques (telles que les tanins, les acides humiques, les lignines, ...) qui fixent l'iode par des réactions d'addition ou de substitution.

Enregistrée
par décision
du 29-10-73

Les observations relatives à la présente norme
doivent être adressées à l'AFNOR Tour EUROPE
CEDEX 7 92080 PARIS LA DÉFENSE

© AFNOR 1973
Droits de reproduction
et de traduction réservés
pour tous pays.

3. PRINCIPE

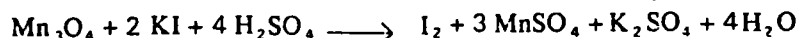
Réaction de l'oxygène dissous sur l'hydroxyde de manganèse (II) formé par l'addition de sulfate de manganèse et d'hydroxyde de sodium.

Passage en milieu acide qui permet à l'hydroxyde de manganèse (III) formé d'oxyder l'iodure de potassium préalablement introduit, avec libération d'une quantité équivalente d'iode.

Dosage de l'iode à l'aide d'une solution titrée de thiosulfate de sodium.

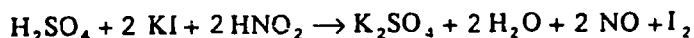
4. RÉACTIONS

4.1 DOSAGE LUI-MÊME

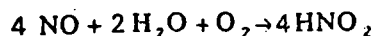


4.2 INTERFÉRENCE DES NITRITES

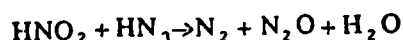
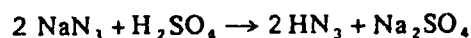
L'action perturbatrice des nitrites est la suivante :



L'agitation en présence d'air, pendant le titrage, régénère les nitrites :



Cette suite de réactions se reproduit indéfiniment et rend impossible l'observation de la fin du dosage. L'addition d'azoture conduit à la destruction des nitrites :



5. RÉACTIFS

Les réactifs utilisés doivent être d'une pureté analytique reconnue.

5.1 ACIDE SULFURIQUE CONCENTRÉ ($\rho_{20} = 1.83 \text{ g/ml}$)

5.2 FLUORURE DE POTASSIUM, SOLUTION A 400 g DE FLUORURE DE POTASSIUM DIHYDRATÉ PAR LITRE

5.3 RÉACTIF ALCALIN A L'IODURE DE POTASSIUM ET A L'AZOTURE DE SODIUM (*)

Préparer une solution, contenant 15 g d'iodure de potassium, 35 g d'hydroxyde de sodium et 1 g d'azoture de sodium pour 100 ml d'eau distillée :

Dissoudre séparément, d'une part, l'iodure de potassium et l'hydroxyde de sodium, d'autre part, l'azoture de sodium, puis mélanger les solutions obtenues pour constituer le réactif alcalin (**):

(*) il est possible d'utiliser de l'iodure de potassium, de l'hydroxyde de sodium, et du sulfate de manganèse en pastilles : le mode opératoire (8.2) doit alors être aménagé en conséquence.

(**) pour le dosage de l'oxyde dissous dans les eaux exemptes de nitrites, l'emploi d'azoture de sodium n'est pas nécessaire, mais ne gêne pas.

Conserver la solution obtenue dans un flacon en verre brun, bouché. Ce réactif ne doit pas après dilution et acidification, produire une coloration en présence d'empois d'amidon (5.5).

NOTE : L'azoture de sodium est un poison extrêmement violent.

5.4 SULFATE DE MANGANÈSE. SOLUTION A 350 g de $MnSO_4 \cdot H_2O$ PAR LITRE (*)

Ce réactif ne doit pas libérer l'iode d'une solution d'iodure acidifiée, ni consommer de l'iode d'une solution d'iode dans l'iodure de potassium.

5.5 THIOSULFATE DE SODIUM. SOLUTION TITRÉE N/80

Préparer cette solution le jour de son utilisation (par exemple par dilution d'une solution titrée N/8 conservée en présence de quelques millilitres d'alcool iso-amylque) et établir son titre exact (une solution N/80 contient 3,102 g de thiosulfate de sodium ($Na_2S_2O_3 \cdot 5H_2O$) par litre).

5.6 EMPOIS D'AMIDON. SOLUTION A 10 g/l OU THIODENE, OU TOUT AUTRE INDICATEUR CONVENABLE

6. APPAREILLAGE

Matériel courant de laboratoire, et flacon ayant une capacité de l'ordre de 100-200 ml spécialement conçu pour le dosage de l'oxygène dissous, en vue de permettre l'introduction de réactifs sans que le contenu du flacon soit mis en contact avec l'air : ce résultat peut être obtenu, par exemple, à l'aide d'un jeu de tubulures et de robinets ou à l'aide d'un flacon spécial (flacon du Dr COIN, pipette de Lévy...) Voir Annexe.

NOTE : L'introduction dans le flacon, préalablement au prélèvement de l'échantillon, d'un barreau de matière plastique (chlorure de polyvinyle, par exemple) facilite les mélanges ultérieurs.

7. ECHANTILLON

Le prélèvement de l'échantillon doit être fait sauf raisons impérieuses contraires, (voir par exemple 7.4 ci-après) dans le flacon même où sera effectuée, aussitôt que possible après le prélèvement, la fixation de l'oxygène (voir 8.2) et sans que des bulles d'air puissent favoriser un dégazage ou, au contraire, accroître la teneur en oxygène. Pour cela :

7.1 PRÉLÈVEMENT A UN ROBINET

Utiliser un tube en caoutchouc très souple, fixé au robinet et terminé par un tube de verre coudé, de longueur supérieure à la hauteur du flacon. Purger le tube de l'air qu'il contient, en le maintenant tendu en position haute, robinet ouvert, à faible débit. Introduire ensuite le tube de verre au fond du flacon et laisser couler de façon à renouveler au moins 10 fois le contenu.

(*) il est possible d'utiliser de l'iodure de potassium, de l'hydroxyde de sodium, et du sulfate de manganèse en pastilles : le mode opératoire (8.2) doit alors être aménagé en conséquence.

7.2 PRÉLÈVEMENT A UNE POMPE D'EXHAURE

Opérer de la même façon que ci-dessus, adapter au tube de caoutchouc un second tube coudé dont l'extrémité sera introduite au centre de la veine liquide, parallèlement au sens de l'écoulement : il est important que le prélèvement soit effectué au centre de la veine et suffisamment en amont en raison des turbulences qui se produisent généralement à la périphérie et à la sortie et qui modifient la teneur en oxygène.

7.3 PRÉLÈVEMENT DANS UN RÉCÉPTEUR OU DANS UN EFFLUENT.

Les précautions nécessaires sont indiquées au paragraphe 2.4.1 du Fascicule de Documentation NF T 90-100 « Essais des eaux — Échantillonnage — précautions à prendre pour effectuer, conserver et traiter les prélèvements ». Si la fixation de l'oxygène (voir 8.2) n'est pas effectuée sur place, boucher le flacon sous l'eau. Vérifier en retournant le flacon qu'aucune bulle d'air n'a été emprisonnée. Si ce n'est pas le cas, rejeter l'échantillon.

7.4 PRÉLÈVEMENT DANS LES BASSINS DE BOUES ACTIVÉES DES STATIONS D'ÉRUPTION.

Il convient dans ce cas de bloquer la respiration bactérienne. Pour cela préparer une solution inhibitrice, constituée de la manière suivante :

- dissoudre 32 g d'acide sulfamique dans 475 ml d'eau distillée
- dissoudre 50 g de sulfate de cuivre dans 500 ml d'eau distillée
- mélanger les deux solutions ainsi obtenues et compléter à 1000 ml avec de l'acide acétique.

Introduire 10 ml de cette solution inhibitrice dans un flacon de 500 ml et prélever l'échantillon dans ce flacon. Boucher, bien mélanger et laisser décanter les boues activées. Prélever par siphonnage le liquide clair surnageant en le recueillant dans le flacon où sera effectuée la fixation de l'oxygène. Prendre toutes les précautions utiles pour éviter les entrées d'air au cours des différentes manipulations.

8. MODE OPÉRATOIRE

8.1 PRISE D'ESSAI

La prise d'essai est constituée par la totalité de l'échantillon prélevé en vue du dosage de l'oxygène dissous. Son volume, en règle générale, compris entre 100 et 200 ml, peut être, si nécessaire, déterminé par pesées.

8.2 FIXATION DE L'OXYGÈNE

Aussitôt que possible après le prélèvement, et dans tous les cas où la chose est possible, sur les lieux mêmes de celui-ci, introduire dans le flacon contenant l'échantillon, en opérant à l'abri de l'air, 1 ml de solution de sulfate de manganèse (5.4) puis, 1 ml de réactif alcalin (5.3). Veiller, ce faisant, à ne pas introduire d'air dans le flacon. Voir Annexe.

Reboucher immédiatement et inverser plusieurs fois le flacon pour mélanger énergiquement son contenu. Laisser le précipité qui se forme se déposer pendant au moins cinq minutes et agiter à nouveau pour obtenir une bonne homogénéisation. Si l'échantillon est riche en chlorures une durée d'agitation d'au moins 10 minutes est nécessaire. Le flacon peut alors être transporté au laboratoire pour dosage selon le processus ci-dessous.

8.3 LIBÉRATION DE L'IODE ET DOSAGE

Vérifier que le précipité formé est suffisamment décanté pour se trouver dans les deux tiers inférieurs du flacon. Introduire lentement, en opérant à l'abri de l'air, 2 ml d'acide sulfurique (5.1) puis agiter pour dissoudre tout le précipité et jusqu'à ce que l'iode soit bien réparti.

NOTE : En présence d'ions ferriques, ajouter 1 ml de solution de fluorure de potassium (5.2) avant l'introduction de l'acide sulfurique.

Suivant la teneur présumée en oxygène dissous, prélever une partie aliquote ou transvaser le contenu du flacon dans un bécher en rinçant le flacon, et en recueillant les eaux de lavage dans le bécher, et titrer à l'aide de la solution titrée de thiosulfate (5.5) en présence soit d'empois d'amidon (5.6) ajouté vers la fin du titrage, soit d'un autre indicateur convenable.

9. EXPRESSION DES RÉSULTATS

La teneur en oxygène dissous, exprimée en milligrammes d'oxygène par litre, est donnée par l'expression :

$$\frac{8000 \times V_1 \times t \times V_2}{V_0 (V_2 - 2)}$$

dans laquelle :

- V_1 est le volume, en millilitres, de la solution de thiosulfate de sodium (5.5) utilisé pour le dosage ;
- t est le titre exact de cette solution, exprimé en normalité ;
- V_0 est le volume, en millilitres de la partie aliquote sur laquelle le dosage de l'iode libéré a été fait ;
- V_2 est le volume, en millilitres, de la prise d'essai, en l'occurrence la capacité du flacon rempli et fermé sans bulle d'air ;
- $V_2 - 2$ est le volume corrigé pour tenir compte de la perte provoquée par l'addition des deux premiers réactifs (si la technique opératoire utilisée ne provoque pas cette perte, ne pas tenir compte du facteur $V_2 / (V_2 - 2)$).

10. PROCES-VERBAL D'ESSAI

Le procès-verbal d'essai doit, outre les résultats, mentionner la méthode utilisée (référence à la présente partie de la norme), toutes les conditions de l'essai et tous les détails opératoires non prévus dans la norme ou facultatifs, ainsi que tous les incidents susceptibles d'avoir agi sur les résultats.

Il est en outre souhaitable qu'il mentionne, si on les connaît, les délais écoulés entre d'une part le prélèvement et la fixation de l'oxygène, d'autre part entre la fixation de l'oxygène et le dosage proprement dit.

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS	1
AVANT-PROPOS	7
INTRODUCTION	9
MATERIEL ET METHODES	
I. LA DREISSENE: matériel biologique	14
I.1. Présentation systématique	14
I.2. Origine et répartition géographique	14
I.2.1. <u>Origine</u>	14
I.2.2. <u>Répartition</u>	14
I.3. Données sur la biologie de <i>D. polymorpha</i>	16
I.3.1. <u>Morphologie</u>	16
I.3.2. <u>Anatomie</u>	19
I.3.3. <u>Écologie</u>	19
I.3.3.1. Régime alimentaire, digestion, excrétion, respiration	19
I.3.3.2. Classification écologique et polluosensibilité de <i>D. polymorpha</i>	21
I.3.4. <u>Reproduction et cycle de développement</u>	21
I.3.4.1. Fécondation	21
I.3.4.2. cycle de développement	23
A. stade libre	23
B. Stade fixé	25
I.3.4.3. Croissance et longévité	25
A. Croissance	25
B. Longévité	29
I.3.5. <u>Rôles et nuisances de <i>D. polymorpha</i></u>	29
I.3.5.1. Rôles de la dreissène dans les biocénoses benthiques	29
A. La filtration	30
B. Conséquences écologiques	30
C. Conséquences écotoxicologiques	31
I.3.5.2. Nuisances de <i>D. polymorpha</i>	33
A. Vecteur de maladies en écopathologie piscicole	33
B. La pullulation et ses conséquences économiques	34

I.3.6. <u>Méthodes de lutte contre <i>D. polymorpha</i></u>	34
* Considérations écologiques	35
II. APPROCHE BIBLIOGRAPHIQUE SUR LES CYCLES DE REPRODUCTION DES BIVALVES: INFLUENCE DU MILIEU ET ETUDE EXPERIMENTALE	36
II.1. Introduction	36
II.2. Etude comparative de la biologie de reproduction de certains bivalves	37
II.3. Facteurs influençant le cycle de reproduction	41
II.3.1. <u>Introduction</u>	41
II.3.2. <u>Action des facteurs exogènes sur le cycle sexuel</u>	42
II.3.2.1. Facteurs abiotiques	42
A. La température	42
B. La salinité	46
C. La nutrition	46
II.3.2.2. Facteurs biotiques	47
A. Interactions entre les individus de la même espèce	47
B. Le commensalisme et le parasitisme	47
II.3.3. <u>Action des facteurs endogènes sur le cycle sexuel</u>	47
II.3.4. <u>Conclusions sur les facteurs déterminants dans le cycle sexuel des bivalves</u>	48
III. LES SITES D'ETUDE	50
III.1. Site de La Maxe	50
III.1.1. <u>Situation géographique</u>	50
III.1.2. <u>Caractéristiques de la centrale</u>	50
III.1.3. <u>Choix et caractéristiques des stations</u>	51
III.1.3.1. Station MAX 1: canal froid	51
III.1.3.1. Station MAX 2: canal chaud	51
III.1.4. <u>Calendrier des campagnes de prélèvements</u>	51
III.2. Site de Cattenom	53
III.2.1. <u>Cadre de l'étude</u>	53
III.2.2. <u>Situation géographique</u>	53
III.2.3. <u>Caractéristiques du site</u>	53
III.2.4. <u>Choix et caractéristiques des stations</u>	56
III.2.4.1. Station de prise d'eau en Moselle: CAT 1	56
III.2.4.2. Station de rejet d'eau en Moselle: CAT 2	60
III.2.4.3. Station d'Apach: CAT 3	60
III.2.4.4. Retenue du Mirgenbach	60
III.2.5. <u>Campagnes de mesures et de prélèvements</u>	60

IV. METHODES D'ETUDE	61
IV.1. Expérimentation <i>in situ</i>	61
IV.1.1. <u>Préparation des animaux</u>	61
IV.1.2. <u>Lots témoins et lots expérimentés</u>	63
IV.1.3. <u>Traitements des prélèvements</u>	63
IV.1.4. <u>Techniques de microscopie optique</u>	64
IV.1.4.1. Histologie topographique	64
A. préparation des tissus et fixation	64
B. Inclusion	64
C. Colorations topographiques et cytologiques	64
IV.1.4.2. Histochimie et cytochimie	65
A. Les lipides	65
B. Les glucides	65
C. Les protéines	66
IV.2. Expérimentation en laboratoire	66
IV.2.1. <u>Choix des chocs thermiques</u>	66
IV.2.2. <u>Dispositif expérimental</u>	68
IV.2.3. <u>Tolérance thermique</u>	68
IV.2.3.1. Objectif	68
IV.2.3.2. Techniques	68
IV.3. Etudes pondérales et biochimiques	68
IV.3.1. <u>Glucides totaux</u>	71
IV.3.1.1. Principe	71
IV.3.1.2. Méthode	71
IV.3.2. <u>Protéines totales</u>	72
IV.3.2.1. Principe	72
IV.3.2.2. Méthodologie	73
IV.3.3. <u>Lipides totaux</u>	74
IV.3.4. <u>Valeur énergétique</u>	74

RESULTATS ET DISCUSSION

Première partie

ETUDE SUR LE SITE DE LA MAXE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE SEXUEL DE *D. POLYMORPHA*. APPROCHE EXPERIMENTALE DE LA TOLERANCE THERMIQUE

I. CONDITIONS DU MILIEU	76
I.1. La température	76

I.2. Données sur le potentiel nutritif des stations d'étude	78
I.2.1. <u>Matière en suspension et turbidité</u>	78
I.2.2. <u>L'oxygène dissous</u>	78
I.2.3. <u>Les pigments chlorophylliens</u>	80
II. CYCLE SEXUEL DE REFERENCE DE <i>D. POLYMORPHA</i>	82
II.1. Position du problème	82
II.2. La gonade adulte	84
II.3. Description du cycle annuel de <i>D. polymorpha</i> dans les conditions de la station témoin de La Maxe	84
II.3.1. <u>Stade 0: "stade de repos sexuel"</u>	84
II.3.1.1. <u>Gonades mâles</u>	86
II.3.1.2. <u>Gonades femelles</u>	86
II.3.2. <u>Stade IA: "Initiation de la gamétogénèse"</u>	88
II.3.2.1. <u>Gonades mâles</u>	88
II.3.2.2. <u>Gonades femelles</u>	90
* <u>Gonades mâles</u>	90
II.3.3. <u>Stade IB: "la méiose"</u>	90
II.3.4. <u>Stade II: "spermiogénèse"</u>	90
II.3.5. <u>Stade III: "état de maturité"</u>	92
* <u>Gonades femelles</u>	94
II.3.6. <u>Stade IA de présynthèse (IA Pr S)</u>	94
II.3.7. <u>Stade IA de synthèse (IA S)</u>	94
II.3.8. <u>Stade IA de postsynthèse (IA Post S)</u>	96
II.3.9. <u>Stade E d'émission des gamètes</u>	100
II.3.9.1. <u>Gonades mâles</u>	100
II.3.9.2. <u>Gonades femelles</u>	100
II.4. Discussion et conclusions	100
II.5. Histochimie	105
II.5.1. <u>Gonades mâles</u>	105
II.5.2. <u>Gonades femelles</u>	105
II.5.2.1. <u>Lipides</u>	105
II.5.2.2. <u>Glycogène</u>	107
II.5.3. <u>Discussion</u>	109
III. INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE CYCLE SEXUEL DE <i>D. POLYMORPHA</i>	113
III.1. Etude de l'évolution de la gamétogénèse en pourcentages des stades sexuels	113
III.1.1. <u>Lot témoin</u>	113
III.1.2. <u>Lot immergé dans le canal froid</u>	113

III.2. Appréciation par l'indice gonadique de l'influence de la température sur le cycle	115
III.2.1. <u>Indice gonadique</u>	116
III.2.2. <u>Principe</u>	117
III.2.3. <u>Indice gonadique chez les témoins</u>	117
III.2.4. <u>Indice gonadique chez les individus se développant en eau échauffée</u>	119
III.3. Manifestations histopathologiques	120
III.4. Discussion	120
III.5. Tolérance thermique	122
III.6. Etude expérimentale de l'influence des chocs thermiques sur le cycle sexuel de <i>D. polymorpha</i>	124
III.6.1. <u>Chocs thermiques appliqués en hiver</u>	124
III.6.2. <u>Chocs thermiques appliqués en début du printemps</u>	126
III.6.3. <u>Chocs thermiques appliqués en fin du printemps</u>	126
III.6.4. <u>Chocs thermiques appliqués en été</u>	128
III.7. Histopathologie	128
III.8. Discussion	128
III.9. Corrélation indice gonadique-température	131
III.10. Conclusion partielle	133

Deuxième partie

INCIDENCES DES CONDITIONS DU MILIEU SUR LE CYCLE SEXUEL ET SUR LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE CORPORELLE DE *D. POLYMORPHA*. ETUDE *IN SITU* EN MOSELLE (CATTENOM) ET DANS LA RETENUE DU MIRGENBACH

I. CONDITIONS HYDROBIOLOGIQUES	133
I.1. Paramètres physico-chimiques	133
I.1.1. <u>Evolution de la température</u>	133
I.1.1.1. Dans la Moselle	133
I.1.1.2. Dans la retenue du Mirgenbach	136
I.1.2. <u>Evolution de l'oxygène dissous</u>	138
I.1.3. <u>Matières en suspension totales et turbidité</u>	140
I.2. Paramètres biologiques de l'eau	143
I.2.1. <u>Pigments chlorophylliens</u>	143
I.2.1.1. Variations temporelles	143
I.2.1.2. Variations spatiales	143
I.2.2. <u>Production primaire journalière</u>	145
I.3. Conclusions sur le potentiel trophique des secteurs étudiés	147

II. CYCLE SEXUEL DE <i>D. POLYMORPHA</i> SUR LE SITE DE CATTENOM	147
II.1. Comparaison de l'indice gonadique des individus des stations CAT 1, CAT 2 et CAT 3	147
II.2. Cycle sexuel des dreissènes transplantées dans le retenue du Mirgenbach	152
II.3. Discussion	154
III. EVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DU POIDS CORPOREL, DE LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE GLOBALE ET DE LA VALEUR ENERGETIQUE DE <i>D. POLYMORPHA</i> EN RELATION AVEC LE CYCLE DE REPRODUCTION: ETUDE SUR LE SITE DE CATTENOM	156
III.1. Introduction	156
III.2. Paramètres pondéraux	156
III.2.1. <u>Variations temporelles</u>	156
III.2.2. <u>Variations spatiales</u>	159
III.2.3. <u>Discussion</u>	159
III.3. Variations spatio-temporelles de la composition biochimique globale	161
III.4. Valeur énergétique de la chair sèche estimée par la méthode indirecte	165
III.5. Discussion	167

CONCLUSION GENERALE

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	181
BIBLIOGRAPHIE	191
ANNEXES	192

REPERTOIRE DES FIGURES

Figure 1	: Etapes de l'expansion de <i>Dreissena polymorpha</i> en Europe et en particulier en France (in LEGLIZE, 1981)	15
Figure 2	: Répartition de <i>D. polymorpha</i> en France (d'après TUFFERY, 1978)	15
Figure 3	: La dreissène: aspect extérieur. Vue par la valve gauche	17
Figure 4	: Dreissène après ouverture de la coquille. Remarquer le septum différenciant les Dreissenidae et le Mytilidae.	17
Figure 5	: Morphologie externe de la dreissène	18
Figure 6	: Anatomie interne de <i>Dreissena polymorpha</i> , valve gauche enlevée	18
Figure 7	: Polluosensibilité comparée de différents mollusques (d'après MOUTHON, 1980)	20
Figure 8	: Cycle de développement de <i>D. polymorpha</i> (modifié selon DUGELY et ILIEFF, 1985)	22
Figure 9	: Croissance d'une population de <i>D. polymorpha</i> (selon MORTON, 1969a)	24
Figure 10	: Croissance ovocytaire, pourcentage du volume ovocytaire occupé dans la gonade et rapport nucléocytoplasmique des ovocytes de <i>D. polymorpha</i> se développant en surface de l'eau du lac de Constance (selon WALZ, 1978)	26
Figure 11	: Cycle de développement de <i>Bucephalus polymorphus</i> (modifié selon SCHEIDT, 1984 et WALET, 1984)	32
Figure 12	: Site de La Maxe: localisation des stations d'étude en Moselle	49
Figure 13	: Site de Cattenom: Situation géographique	54
Figure 14	: Site de Cattenom: réseau hydraulique entre la centrale, la retenue de Mirgenbach et la Moselle	54
Figure 15	: Schéma du circuit hydraulique de prise et de rejet d'eau en Moselle	55
Figure 16	: Site de Cattenom: localisation des stations d'étude	57
Figure 17	: Protocole d'expérimentation <i>in situ</i>	62

Figure 18	: Schéma de l'unité expérimentale <i>in vitro</i> utilisée pour l'étude l'action de la température	47
Figure 19	: Enchaînement des traitements des échantillons de dreissènes en vue des études histologiques et biochimiques	70
Figure 20-1	: cycle de la température annuelle dans les stations de La Maxe (données EDF)	75
Figure 20-2	: Exemples de chocs thermiques constatés pendant les mois de mars, avril, mai et juin 1985 dans le site de La Maxe	77
Figure 20-3	: Températures moyennes mensuelles dans les stations d'étude	79
Figure 21	: Chronologie des différentes phases du cycle sexuel de <i>Dreissena polymorpha</i>	83
Figure 22	: <i>D. polymorpha</i> : Comparaison de développement des lignées mâle et femelle	97
Figure 23	: <i>D. polymorpha</i> : schéma de synthèse de l'ovogénèse et de l'évolution du tissu intertubulaire	98
Figure 24	: <i>D. polymorpha</i> : schéma de synthèse de la spermatogénèse et de l'évolution du tissu intertubulaire	99
Figure 25	: Pourcentages mensuels des stades sexuels avec distinction des sexes	112
Figure 26	: Variation de l'indice gonadique des individus élevés dans les stations de La Maxe (comparaison avec les années antérieures 1992 et 1994)	118
Figure 27	: Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez <i>D. polymorpha</i> après des chocs thermiques de +2, +5 et +10°C en hiver durant 15 jours	125
Figure 28	: Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez <i>D. polymorpha</i> après des chocs thermiques de +2, +5, et +10°C au printemps durant 15 jours	127
Figure 29	: Histogrammes de fréquences des stades sexuels observés chez <i>D. polymorpha</i> après des chocs thermiques de +2, +5 et +10°C pendant l'été durant 15 jours	129
Figure 30	: Courbe de régression de l'indice gonadique en fonction de la température	132
Figure 31	: Variations de la température dans les quatre stations choisies du site de Cattenom	135
Figure 32	: Evolution saisonnière de l'oxygène dissous	137

Figure 33	: Evolution saisonnière des matières en suspension totales	139
Figure 34	: Variation saisonnière de la transparence	141
Figure 35	: Variation saisonnière des teneurs des eaux en chlorophylle.a des stations d'étude: site de Cattenom	142
Figure 36	: Evolution saisonnière des teneurs des eaux en phéophytine	144
Figure 37	: Variation saisonnière de la production primaire journalière des eaux des stations de prélèvement: site de Cattenom	146
Figure 38	: Variation spatio-temporelle de l'indice gonadique de <i>D. polymorpha</i>	149
Figure 39	: Larves de <i>D. polymorpha</i> dans les stations de Cattenom (Moselle) "en pourcentage de la biomasse zooplanctonique" (modifié selon NOURISSON, 1986)	151
Figure 40	: Evolution mensuelle des paramètres pondéraux dans la station témoin (CAT 1)	157
Figure 41	: Evolution spatio-temporelle du poids sec de la partie molle de <i>D. polymorpha</i>	157
Figure 42	: Variation spatio-temporelle du pourcentage des cendres de la partie molle des dreissènes	160
Figure 43	: Variation saisonnière de la composition biochimique de la partie molle de <i>D. polymorpha</i> dans la station témoin (CAT 1)	160
Figure 44	: Evolution des composés biochimiques élémentaires de la partie molle de dreissènes de la station témoin (CAT 1) au cours du cycle étudié	162
Figure 45	: Evolution spatio-temporelle de la composition relative en protéines de la partie molle de <i>D. polymorpha</i>	162
Figure 46	: Variation spatio-temporelle des teneurs relatives en lipides de <i>D. polymorpha</i>	164
Figure 47	: Variation spatio-temporelle des teneurs relatives en glucides de <i>D. polymorpha</i>	164
Figure 48	: Evolution spatio-temporelle de la valeur énergétique de la chair de <i>D. polymorpha</i>	166
Figure 49	: Comparaison des teneurs relatives en glucides (% du poids sec) de <i>D. polymorpha</i> avec celles de certains bivalves	166

- Figure 50 : Schéma comparatif des teneurs relatives en lipides chez *D. polymorpha* avec celles de certains bivalves 170
- Figure 51 : Comparaison des teneurs relatives en protéines corporelles de *Dreissena* avec celles de certains bivalves 170
- Figure 52 : Contrôle du métabolisme glucidique et lipidique chez *Mytilus edulis* (selon HERS, DE WULF et STALMAN, 1968 in GABBOTT, 1975) 171

REPertoire DES TABLEAUX

Tableau I	: Spermatogénèse chez <i>Dreissena</i> (selon WALZ, 1978)	28
Tableau II	: Action de la température sur <i>D. polymorpha</i>	35
Tableau III	: Tableau comparatif des nomenclatures du cycle sexuel de <i>Mytilus edulis</i> avec la nomenclature proposée pour <i>D. polymorpha</i>	81
Tableau IV	: Comparaison bibliographique des cycles sexuels de certains bivalves marins et dulcicoles confronté aux résultats acquis pour <i>D. polymorpha</i>	101
Tableau V	: Facteurs numériques attribués aux stades sexuels définis pour <i>D. polymorpha</i>	116
Tableau VI	: Résultats du test préliminaire de $\theta L50/24h$	123
Tableau VII	: Essais de $\theta L50/24h$	123
Tableau VIII	: Variation de l'indice gonadiques en fonction des températures expérimentées	133
Tableau IX	: Ecart thermique entre les stations du site de Cattenom pendant la durée de l'étude	138
Tableau X	: Variations saisonnières du régime alimentaire des dreissènes du lac MIKOLAJSKIEV (STANCZYKOWSKA, 1977)	155
Tableau XI	: Changements saisonniers de la valeur calorifique de <i>D. polymorpha</i> en cal/mg du poids sec (STANCZYKOWSKA et LA WACZ, 1976)	167

S/MZ
~~88/43~~
20

ABSTRACT :

The thermal effects on the biology of reproduction cycle of the bivalve *Dreissena polymorpha* are studied. The selection of two industrial sites allowed to test *in situ* differences of temperature from +2 to +7°C between control and overheated stations.

Based on histological and histochemical characteristics of the sexual maturation processes, a chronological stages of reproduction cycle nomenclature is established.

Normally the gametogenic quiescence occurs in the cold season; development and maturation of gametes begin in spring. The spawning activity occurs in late spring and continues during summer.

The analysis of body weight variations and the main biochemical components (proteins, lipids and carbohydrates) enabled us to confirm and improve the interpretation of the reproduction cycle in relation to hydrobiological water parameters. The histochemical and biochemical analysis complement each other and permit to affirm that lipids are important in the vitellogenic material (up to 30% of body weight). Lipid variations considered as indicators of spawning stage.

the recovery of gametogenesis is precocious for mussels at overheated stations, there is least one month dephasing between control and test mussels. During quiescence period, laboratory acclimation mussels to +8°C, induces recovery of gametogenesis. The males showed higher sensitivity than females. After this induced recovery, an elevation of experimental temperature between +5 and +17°C accelerate gametogenesis processes and sexual maturation is reached precociously.

There is evidence of histological alterations in mussels exposed to higher temperatures. The $0L/24$ hours (lethal temperature) has been established at +32,6°C.

The biochemical analysis of animals at worm stations showed a decrease of the lipid contents in spring indicating an early spawning. No significant differences have been found in protein content between control and test animals. In contrast, the carbohydrate contents are higher in test animals.

Key-word : Lamellibranchia, *Dreissena polymorpha*, reproduction cycle, thermal shocks, Histology, gonad index, biochemistry, seasonal variations

THESE DE L'UNIVERSITE DE METZ (UER SCIENCES)

Nom : TOURARI
Prénom : Abdellatif

Date de soutenance
02 décembre 1988

TITRE : EFFETS DE L'ÉCHAUFFEMENT DES EAUX SUR LE CYCLE DE REPRODUCTION DE LA MOULE D'EAU DOUCE *DREISSENA POLYMORPHA* (BIVALVE DRISSENIIDAE)
Etude *in situ* et en laboratoire. Aspects histologiques, histochimiques et biochimiques.

RESUME :

L'influence de la pollution thermique sur la biologie de la reproduction du bivalve *Dreissena polymorpha* a été étudiée. Le choix de deux sites industriels a permis de tester *in situ* une gamme d'écart thermique de $+23$ à $+7^{\circ}\text{C}$ entre les stations témoins et les stations échauffées.

Une échelle chronologique des étapes du cycle sexuel a été établie en se basant sur les caractéristiques histologico-chimiques des processus de maturation sexuelle. Ce cycle est caractérisé par une phase de repos sexuel pendant la saison froide; le développement et la maturation des gamètes débutent au printemps et leur émission commence à la fin du printemps et continue pendant l'été.

L'analyse des variations pondérales et celles des principaux constituants biochimiques (protéines, lipides et glucides totaux) a permis de renforcer l'interprétation des phases du cycle de reproduction (repos sexuel, gamétogénèse, maturation et émission des gamètes) en relation avec les paramètres hydrobiologiques du milieu. Les analyses biochimiques et histochimiques se complètent et permettent de confirmer le rôle important des lipides en tant que matériel de réserve vitellogénique (jusqu'à 30% du poids sec) et signe indicateur de ponte.

Dans les stations échauffées, la reprise de la gamétogénèse est précoce. On a constaté un déphasage dans le cycle d'un mois en moins entre les animaux expérimentés et les témoins.

Pendant le repos sexuel, le conditionnement en laboratoire des animaux à une température de $+8^{\circ}\text{C}$ permet la reprise de la gamétogénèse; les mâles sont plus sensibles que les femelles. Après cette reprise, une augmentation de la température du milieu comprise entre $+5$ et $+17^{\circ}\text{C}$ accélère la gamétogénèse avec une acquisition précoce de la maturité sexuelle.

Les animaux exposés aux températures élevées présentent des altérations histologiques. La $0\text{E}_{50/24}$ heures (température létale) a été établie à $+32,6^{\circ}\text{C}$.

L'analyse biochimique réalisée chez les animaux élevés dans les stations échauffées montre une diminution du taux de lipides au printemps signe de l'émission précoce des gamètes. La teneur en protéines ne montre pas de différences significatives par rapport aux témoins, en revanche, le taux de glucides est plus important.

Mots clés : Lamellibranches, *Dreissena polymorpha*, cycle de reproduction, chocs thermiques, histologie, indice gonadique, biochimie, variations saisonnières.

LABORATOIRE DE RECHERCHE : Laboratoire d'Ecologie

DIRECTEUR DE THESE : Pr. Jean-Claude PIHAN

RAPPORTEURS : Dr. Claude CHAISEMARTIN, Pr. Henri MASSE, Pr. Michel NOURISSON
EXAMINATEURS : Dr. Claude CROCHARD, Pr. Jacques DUPOUY