

Etude des communautés animales (zooplancton et zoobenthos) dans la Marne. Vers le modèle dynamique de l'espèce-clé, *Dreissena polymorpha* (Lamellibranche)

Maïa Akopian, Josette Garnier, Maïté Desruelle et Jean-Philippe Debruine¹

¹ UMR Sisyphé 7619 UPMC/CNRS

B123

4, place Jussieu

75 252 Paris CEDEX 05

email : akopian@ccr.jussieu.fr, garnier@ccr.jussieu.fr

Etude des communautés animales (zooplancton et zoobenthos) dans la Marne. Vers le modèle dynamique de l'espèce-clé, <i>Dreissena polymorpha</i> (Lamellibranche)	1
1. Contexte de l'étude et rappel des objectifs.....	1
2. Actions sur le terrain en 2001 et 2002 et méthodologie.....	3
2.1. Les flux planctoniques.....	3
2.2. Sédimentation des pédivéligères	4
2.3. La population benthique.....	5
2.4. L'analyse granulométrique des sédiments.....	6
2.5. Calculs.....	6
3. Résultats et discussion.....	9
3.1. Les flux planctoniques : caractéristiques saisonnières et interannuelles.....	9
3.2. Investigation benthiques.....	15
3.3. Amélioration de la méthode d'estimation des densités d'adultes à partir des résultats des flux larvaires.....	16
3.4. Passage de la phase planctonique à l'état benthique	17
4. Conclusions et perspectives.....	19
5. Références bibliographiques	21

1. Contexte de l'étude et rappel des objectifs

Le traitement des problèmes d'eutrophisation dans la Seine, a nécessité une connaissance approfondie de la dynamique du phytoplancton en rivière et de son contrôle par les facteurs hydrologiques et météorologiques, nutritionnels mais également biologiques. Sur la base d'expériences en laboratoire, un modèle de la dynamique du phytoplancton a été élaboré (Garnier et al., 1995; Garnier et al., 1998). Moyennant une analyse fine des contraintes (géomorphologie, hydro-météorologie et apports nutritionnels -Si, N, P, diffus et ponctuels-), nous avons confronté les simulations aux observations *in situ* des variables de la qualité de l'eau (biomasse phytoplanctonique et nutriments en l'occurrence). Nous avons alors montré qu'outre un contrôle "bottom up", le phytoplancton était soumis à un contrôle "top down" qui ne pouvait pas être le zooplancton seul, comme c'est le cas en milieu lacustre. En effet, le temps de séjour des eaux dans les rivières de l'ordre 4 à 5 est généralement insuffisant pour le développement de grands filtreurs efficaces tels que les cladocères (leur temps de génération est de l'ordre de 3 semaines). Le potamoplancton animal atteint des densités importantes seulement dans les exutoires des grandes rivières du bassin de la Seine (Marne, Oise) et dans la partie estuarienne (Akopian et al. 2002). En revanche, l'abondance de larves de Dreissènes (effectifs larvaires atteignant 5000 ind. l⁻¹) dans les échantillons du plancton, ont permis de considérer le mollusque benthique *Dreissena polymorpha*, comme un facteur de contrôle essentiel de la biomasse algale (e.g. Caraco et al. 1997 ; Akopian- Ter Ovanessian, 1999). Grâce à une méthode

de calcul proposée par Testard (1990), nous avons pu, à partir d'une quantification des flux larvaires et d'une analyse des cohortes, estimer les densités d'adultes fixés pour quelques tronçons de rivières (la Seine à l'aval de Paris notamment, Akopian et al., 2001). Sur ces bases, le compartiment des Dreissènes a été pris en compte dans le modèle du fonctionnement écologique comme une contrainte imposée *a priori* (Garnier et al., 1999).

Notre objectif est de progresser dans la compréhension de la dynamique de ce mollusque invasif avec l'aide de la modélisation: ce travail présente l'originalité d'appréhender la dynamique d'un organisme au cycle biologique complexe. Le modèle sera avant tout un outil de compréhension pour répondre à des questions telles que: Quels sont les facteurs qui conditionnent l'émission des larves, la colonisation des fonds des rivières ? L'invasion est-elle le fait de la canalisation, i.e. de la création de site favorable à la fixation ? Est-elle le fait de l'eutrophisation ? L'invasion modifie-t-elle la structure et le fonctionnement des communautés en place? Quel est son impact sur la biodiversité ?

Il s'agit donc d'appréhender la dynamique spatio-temporelle des populations larvaires et adultes dans les secteurs aval des grandes rivières canalisées du bassin de la Seine : Marne, Seine et Oise. L'approche de modélisation consistera à effectuer un lien entre les résultats expérimentaux (ceux obtenus *in situ*, mais aussi ceux de la littérature) et les contraintes environnementales (hydrologie, aménagements morphologiques des cours d'eau, ressources trophiques, etc.).

Sur le plan de la modélisation de la dynamique des organismes, la formulation mathématique des cinétiques et la détermination des paramètres nécessitent les études suivantes :

- celle de la cinétique des larves planctoniques dans les principaux affluents de la Seine par analyse de la structure en taille (âge). Les paramètres à déterminer sont les taux de croissance et de mortalité ; de la phase d'implantation – passage de la phase planctonique au stade benthique (pédivéligère) par la pose des substrats artificiels. Cette phase de sédentarisation est déterminante pour la colonisation. Les résultats attendus concernent le rendement de l'implantation initiale, les pertes par mortalité et migration, la croissance des individus sédimentés et le recrutement global ;
- il s'agit également d'étudier l'importance de la population benthique par type de substrat. Les changements de la structure en taille entre début et la fin de la saison de reproduction apporteront l'information sur le stock de Dreissènes adultes-géniteurs, sur le recrutement annuel, sur la croissance/immigration et la mortalité/émigration ;
- une analyse des facteurs de contrôle de la population de Dreissena aux différents stades de son cycle de vie sera effectuée (liaison des résultats obtenus aux variables du milieu : température, vitesse de courant, concentration et qualité des ressources, etc.).

Le changement d'échelle, c-à-d le passage du niveau de la population de dreissène à celui de son rôle dans le milieu aquatique, s'effectuera en incluant le module de la dynamique des dreissènes au modèle général de fonctionnement du réseau hydrographique. Cette étape nécessitera de rassembler les bases de données nécessaires à la mise en œuvre du modèle pour les années 2001 et 2002, années pendant lesquelles sont effectuées les études de terrain.

Le modèle sera validé par sa capacité à prévoir l'abondance des organismes adultes déterminés à la fois par la méthode indirecte à partir des flux larvaires (Testard, 1990 ; Akopian et al. 2001), mais aussi par la méthode directe spécifiquement développée dans le cadre de ce programme, à une échelle plus locale compte tenu de la lourdeur des investigations.

Nous envisageons, en outre à terme, d'estimer le coût de cette invasion dans quelques établissements industriels liés à l'approvisionnement en eau des rivières du bassin hydrologique de la Seine (Marne, Seine, Oise).

2. Actions sur le terrain en 2001 et 2002 et méthodologie

L'année (2001) avait consisté en une mise au point du matériel (construction de pièges notamment) et en la réalisation sur le terrain des prélèvements selon un calendrier précis. Comme l'année 2001 a été exceptionnelle du point de vue de l'hydrologie (débit très élevé de $450 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en été à Poses), les prélèvements ont été renouvelés en 2002 (débit de $150 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ en été à Poses). A ce stade, nombreux sont les échantillons stockés, mais non analysés. Ces conditions environnementales contrastées pourront représenter *a posteriori* un atout pour étudier les variations interannuelles des effectifs et de la composition du zooplancton et de macrobenthos, ainsi que les mécanismes d'invasion par la Dreissène.

Le cycle de vie complexe de *Dreissena*, se déroule dans la colonne d'eau (où il existe plusieurs stades larvaires) et au fond (avec un stade larvaire et l'état adulte).

2.1. Les flux planctoniques

Pour l'analyse du zooplancton et des flux larvaires planctoniques de Dreissène (stades trochophore et véligère), des prélèvements hebdomadaires de 10 à 20 L d'eau au moins ont été réalisés sur 5 stations dans la partie aval de la Marne, de l'Oise et de la Seine et dans l'estuaire de la Seine (Figure 1, Tableau 1).

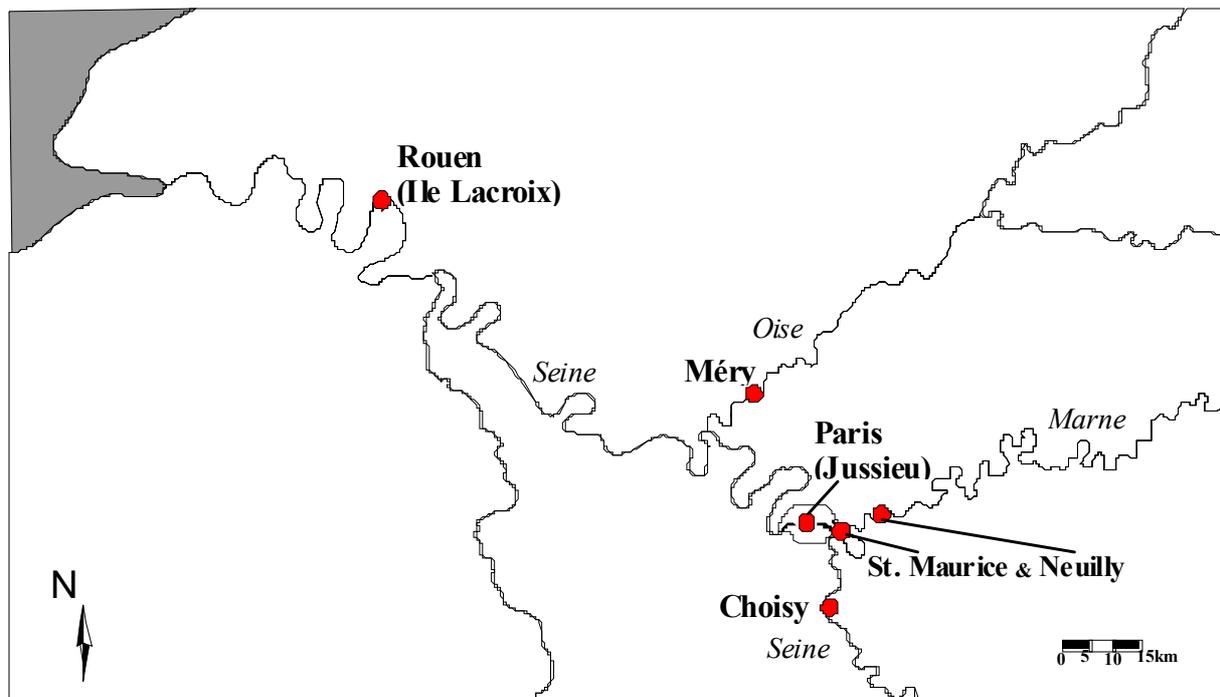


Figure 1 : Réseau hydrographique simplifié du bassin versant de la Seine et stations de prélèvements du plancton

La fréquence des prélèvements est plus importante en période de ponte de fin mai à mi-juin : de 2 à 3 fois par semaine. Les échantillons sont concentrés sur un tamis de $40 \mu\text{m}$ et fixés au formol à 4% (concentration finale). Certaines variables physico-chimiques sont mesurées simultanément (température, pH, oxygène, transparence...) et de l'eau est prélevée pour les analyses au laboratoire (Chlorophylle, MES, COP, azote, phosphore, silice...). Au total, de l'ordre de 150 à 200 échantillons planctoniques ont ainsi récoltés en 2001, et autant en 2002.

Le zooplancton est déterminé et compté dans un sous-échantillon ou dans la totalité d'échantillon en fonction des effectifs des espèces dominantes (100-300 individus par comptage), et les larves de *Dreissena* sont mesurées et comptées sous une loupe binoculaire (Leica MZ 125, grossissement jusqu'à 100x, précision des mesures égale 5 µm) ou un microscope (Wild, grossissement 400x) au laboratoire. Les histogrammes par classes de taille (pas de 10 µm) sont dressées pour estimer l'âge des larves.

2.2. Sédimentation des pédivéligères

Afin d'appréhender la fixation des pédivéligères (stade larvaire terminal) plusieurs types de pièges sont utilisés.

De même qu'en 2001, les pièges horizontaux (disque de ciment moulé entouré de filet, surface colonisable 1640 cm²) ont été en 2002 (d'avril à octobre), régulièrement posés au fond à 4 stations (2 sur la Marne et 2 sur la Seine), correspondant aux stations de prélèvement du plancton (cf. Tableau 1 et Annexe pour le planning 2001 et 2002). Plusieurs pièges à durée d'exposition différente (une semaine, deux semaines, quatre semaines et toute la période de reproduction d'avril à octobre) sont placés à chaque station. Ils sont prélevés et immédiatement remplacés. Les organismes sont séparés en fractions : macrobenthique (< 500 µm) et fraction appelée « microbenthique » (retenue sur le tamis 122 µm).

Tableau 1 : Stations de prélèvements et les points kilométriques (pK) correspondants. Les pK indiquent la distance en kilomètres du point 0, qui se situe à Paris intra muros (Pont Marie) : les pK négatifs correspondent aux stations amont et positifs aux stations aval. Le type de prélèvement effectué est indiqué par les sigles suivants : Pl= plancton, Bt=pièges benthiques,

Rivière	Nom de la station	Type de prélèvement	pK navigation fluviale	pK attribué
Marne	Meaux	Dr	133,50	-50,75
	Lagny	Dr	150,50	-33,75
	Neuilly	Pl, Bt, Dr	164,75	-19,50
	St. Maurice-Joinville	Pl, Bt, Dr	177,25	-7,00
Oise	Méry	Pl		*-23 de la confluence
Seine	Choisy-le roi	Pl	157,00	*-6 de la confluence
	Jussieu	Pl, Bt	0,50	0,50
	Ile Lacroix (Rouen)	Pl, Bt	232,00	232,00

Dr=dragages

Un autre type de pièges est représenté par les substrats « naturels ». Ils sont constitués de pierres siliceuses et calcaires disposées dans un filet (inox) et sont relevés mensuellement en 2001 et semestriellement en 2002 (Tableau 2).

Tableau 2 : Surfaces colonisables des pièges composés de pierres à 4 stations échantillonnées

Station	Surface colonisable (cm ²)
St. Maurice (Marne)	1805,9
Neuilly (Marne)	1745,5
Jussieu (Seine)	1475,1
Rouen (Seine)	2005,8

En 2002, un troisième dispositif a été élaboré pour compléter le système de piégeage : les pièges verticaux. Ces derniers sont composés des 3 plaques en béton (20x23x1,7 cm) positionnées verticalement dans la colonne d'eau et lestées au fond (à 1,50 m au moins de la surface) aux 4 mêmes stations.

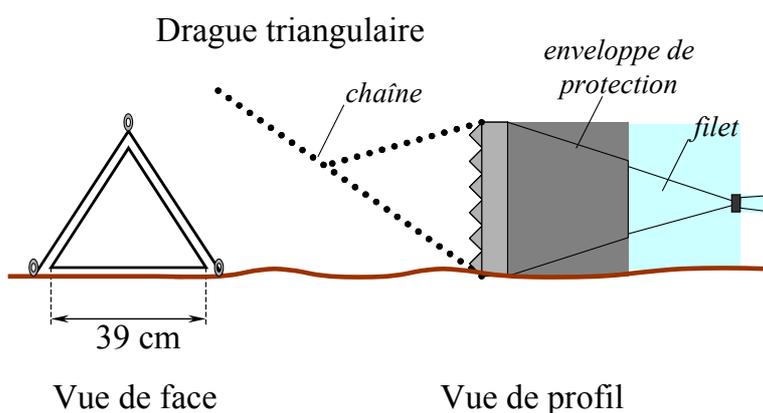
Tous les pièges sont rincés sous un jet d'eau, puis brossés afin de récupérer les organismes sur le terrain.

Les organismes capturés sont séparés du substrat, triés par grands groupes, déterminés, comptés et les bivalves invasifs (*Dreissena* et *Corbicula*) mesurés (longueur, largeur et hauteur) sous une loupe binoculaire ou un microscope au laboratoire. Les organismes sont stockés dans le formol à 4% ou dans l'alcool à plus de 75 %.

2.3. La population benthique

La population benthique de la Marne est étudiée par dragage réalisé à partir d'un zodiac. Une drague ronde (type Railler du Baty, diamètre 30 cm, 25 kg à vide), une drague triangulaire (pour les substrats grossiers, Figure 2) et un haveneau sont employés en fonction de la nature du substrat sur 4 stations : Meaux (pK= 132,5-133,5), Lagny (pK=149,7-151), Neuilly/Marne (pK= 164,8-165,5) et Joinville (pK= 173,5-176).

Le filet, de 500 µm de maille, est rapidement colmaté par les sédiments et permet le prélèvement d'une faune de taille inférieure à 500 µm. Le dragage se réalise en remontant le sens du courant. Après évaluation de la distance parcourue, la drague est remontée (30 kg de sédiments environ). Les prélèvements sont conditionnés dans les pots de 2L gradués et fixés à 10 % de formol. Les éléments du substrat les plus grossiers (blocs, branches) sont brossés (pour récupérer les



organismes) et conservés dans les sacs plastiques.

Figure 2 : Schéma descriptif d'une drague triangulaire.

Les campagnes ont été planifiées de façon à pouvoir réaliser 3 à 4 profils transversaux (rive gauche/chenal/rive droite) sur chaque station (

Figure 3) à deux périodes de l'année : en début (juin) et en fin (octobre) de saison de reproduction des *Dreissena*. Quatre campagnes de quatre jours à 5 personnes ont ainsi été réalisées en 2002, comme en 2001.

Les échantillons sont triés, déterminés et comptés sous une loupe binoculaire.

La méthode de détermination des surfaces draguées varie selon la drague utilisée. Avec la drague triangulaire, la surface prospectée correspondrait à la somme des surfaces unitaires de chaque bloc échantillonné sur un plan horizontal (Berly, 1989). En revanche, l'estimation de la surface draguée avec le modèle circulaire doit tenir compte de l'enfoncement de la drague.

D'après Berly (1989), la valeur moyenne d'enfoncement dans les sédiments est de 0,05 m. Un m² correspond à un volume de sédiments de 1x1x0,05 m soit 50 litres. Les sédiments récoltés sont alors placés dans un bac en plexiglas de largeur fixe et de hauteur de 0,05 m. La mesure de la dimension inconnue permet par la suite de déterminer la surface prospectée.

2.3.1 *Macrobenthos en fonction du type de substrat*

Le Macrobenthos a été récolté par du type de substrat connu (6 catégories : blocks, cailloux, sable grossier, vase, béton, parois métalliques) grâce à une campagne de plongée subaquatique le 19 juin 2002 (40 plongées), démarche tout à fait originale. Les sédiments sont prélevés dans un cadre délimité par surber (surface échantillonnée égale 1/20 m²) classiquement utilisé pour les petits cours d'eau. Afin d'appréhender les organismes qui s'enfoncent dans le substrat, une couche de 10 cm minimum (sauf pour les blocs et les surfaces dures) est remontée dans un filet de 500 µm de vide de maille.

2.4. L'analyse granulométrique des sédiments

Les sédiments récoltés sont séchés à 105°C pendant 24 heures, ensuite ils sont passés sur une colonne de tamis de vide de maille selon une suite arithmétique d'ordre 2, de 500 µm à 64 cm. Chaque classe granulométrique est pesée, puis passée à l'étuve à 500°C pendant 4 heures minimum. Le contenu en matière organique est évalué par la différence du poids de chaque fraction avant et après calcination à 500 °C.

2.5. Calculs

2.5.1 *Méthode indirecte*

Une méthode d'estimation des populations benthiques de géniteurs à partir des flux larvaires est utilisée (Testard, 1990 ; Akopian *et al.* 2001). Cette méthode est basée sur les relations taille/âge des stades larvaires planctoniques, sur la durée estimée de chaque phase larvaire et sur la connaissance des principaux paramètres hydrologiques (vitesse du courant, section mouillée, etc.).

Sites de dragage sur la Marne

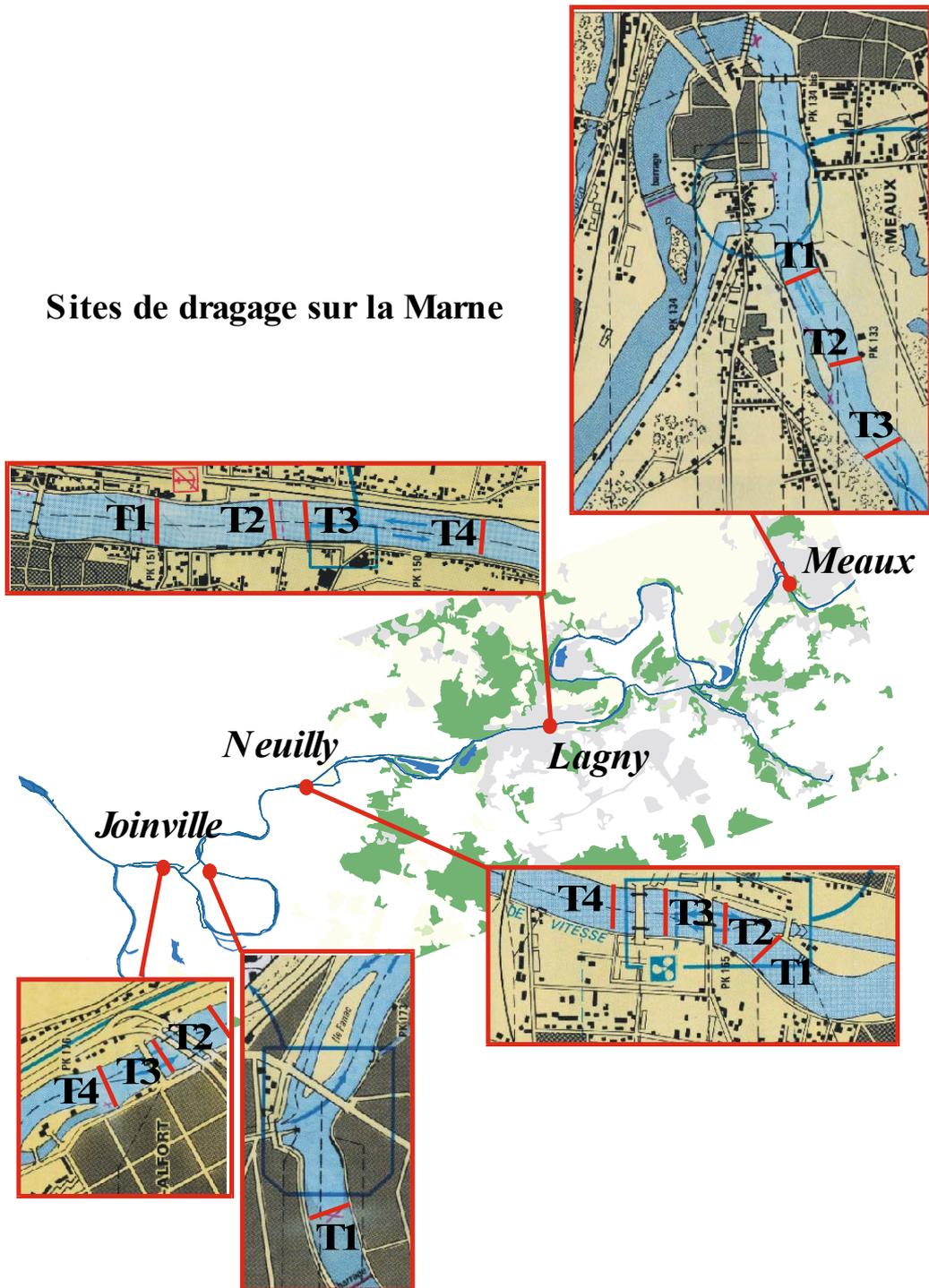


Figure 3 : Sites de dragages sur la Marne de Meaux à St. Maurice (Joinville) en 2001. Trois prélèvements par transects (T) sont réalisés : près de la rive droite, dans le centre de chenal et près de la rive gauche.

Le premier stade larvaire, le trochophore, est un stade lécitrophe, avec une durée moyenne de développement de 48 heures. En considérant la vitesse moyenne de la croissance larvaire égale 10 µm par jour (e.g. Borcharding et de Ruyter van Steveninck, 1992), nous pouvons dresser les histogrammes de taille avec le pas correspondant pour les stades suivants, les véligères (Figure 4a). Ainsi, les larves appartenant à la première cohorte de véligères (<80 µm) sont âgées de 3 jours, et chaque cohorte suivante a passé 1 jour de plus dans la colonne d'eau.

Connaissant la vitesse du courant journalière moyenne et l'âge des larves, les endroits de ponte en amont de la station de prélèvement sont localisés (Figure 4b).

Pour estimer le stock (S) des adultes-géniteurs susceptibles d'émettre les larves trouvées dans les échantillons, la formule suivante est utilisée :

$$S = (F/Nw) \times 2,$$

Où, F = flux larvaire par an et par tronçon ;

Nw = nombre d'œufs par femelle.

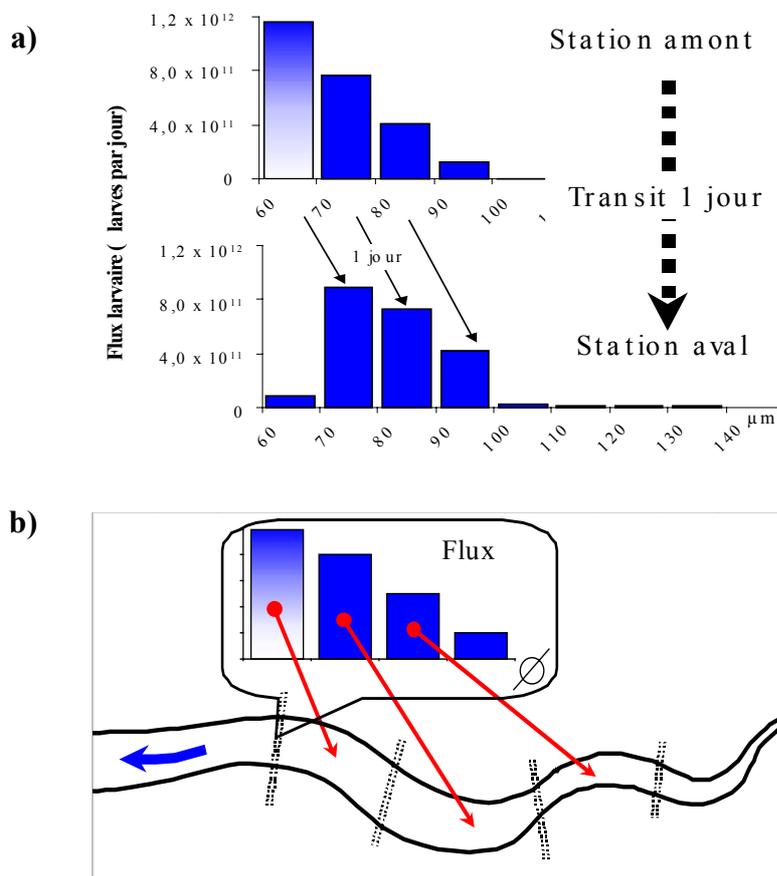


Figure 4 : **a.** Distribution des larves de *Dreissena polymorpha* par classes de taille à deux stations distantes d'un jour de transit des masses d'eau. Le « déplacement » des cohortes sur une station aval par rapport à l'amont est dû à la croissance (vitesse moyenne : 10 µm/jour). La mortalité larvaire entraîne une diminution des flux lors de transport à l'aval.

b. Schéma de localisation des géniteurs en amont de la station à partir des flux larvaires. En connaissant l'âge de chaque cohorte, nous estimons la distance parcourue par chaque classe de taille depuis l'endroit de la ponte.

Le facteur 2 de l'équation reflète le sexe-ratio 1:1 pour ce mollusque à noter que l'hermaphroditisme est très rarement évoqué pour *Dreissena* et représente un pourcentage négligeable (Stanczykowska, 1977 ; Garric et Migeon, 1983).

Le flux larvaires journalier F_j (ind./jour) par cohorte est estimés en multipliant les concentrations des larves (ind./L) par débit moyen (m^3/s) :

$$F_j = C \times 1000 \times Q \times 3600 \times 24$$

Grâce à une feuille de calcul (macro d'Excel) ce flux journalier est discrétisé par tronçon de 1 km vers l'amont de la station de prélèvement. Puis le flux moyen est calculé pour la période de reproduction (déterminée par les observations directes de présence-absence des larves dans les échantillons). Ainsi, F est le flux annuel des larves par âge, par tronçon et pour toute la période de reproduction.

En rapportant le stock des moules à la surface colonisable, nous obtenons la densité par tronçon de rivière. Sous le terme de « surface colonisable » nous considérons la surface du fond et des rives à la demi-hauteur de niveau minimal de l'eau à étiage. Les résultats sont présentés sous forme d'histogrammes de répartition des densités moyennes (ind./ m^2) en amont de la station de prélèvement, supposant une colonisation homogène par tronçon.

A noter que les résultats obtenus en 2001, nous ont permis d'ajuster les paramètres de calcul, comme par exemple l'introduction d'une mortalité différée par classe de taille (cf résultats).

2.5.2 Module de passage à la phase benthique

Un module de calcul mono-stationnel de la dynamique du peuplement fixé a été élaboré. Il décrit le recrutement des pédivéligères benthiques à partir des concentrations de larves planctoniques des diverses classes d'âge dans la colonne d'eau sus-jacente, compte tenu d'un taux de fixation à ajuster. Les diverses cohortes de larves benthiques, et leur distribution de taille, évoluent alors au cours du temps en fonction des paramètres de croissance et de mortalité.

Ce module est d'abord destiné à l'interprétation des observations disponibles sur les pièges benthiques suivis sur plusieurs mois.

Une fois calibré sur ces observations stationnelles, ce module sera complété par un module d'émission et de développement des larves planctoniques pour constituer le module DYNAMO descriptif de la dynamique de la population de la moule d'eau douce *Dreissena*, Celui-ci sera alors intégré au modèle d'écosystème RIVERSTRAHLER et permettra de simuler à la fois le développement des populations de *Dreissena* et leur impact sur l'écosystème. Cette intégration est prévue au cours de l'année 2003.

3. Résultats et discussion

3.1. Les flux planctoniques : caractéristiques saisonnières et interannuelles

Dans les rivières d'ordre 5 à 6 selon classification de Strahler, le zooplancton *sensu stricto* (à cycle vital complètement pélagique) est représenté par les organismes de petite taille à temps de génération court. Il s'agit de deux groupes systématiques, Rotifères et Protozoaires, dominant les microcrustacés (stades larvaires des Copépodes essentiellement) en terme de densité (98,3% du peuplement) et de biomasse (74,7% du peuplement).

L'accroissement printanier des effectifs est essentiellement lié aux Rotifères, et les microcrustacés prennent la relève pendant la période de basses eaux quand temps de résidence des

eaux s'allonge (Figure 5). Ce dernier groupe ne contient que très rarement les filtreurs efficaces tels que *Daphnia* et le zooplancton fluvial ne peut donc influencer le phytoplancton de façon significative que pendant les périodes de densités supérieures à 200 individus par litre (Gosselain, 1998).

A l'impact sélectif du zooplancton à cycle vital pélagique (e.g. Sommer, 1988 ; Kasprzak et Lathrop, 1997) s'ajoutent, lors des pontes, les larves-véligères de *Dreissena*.

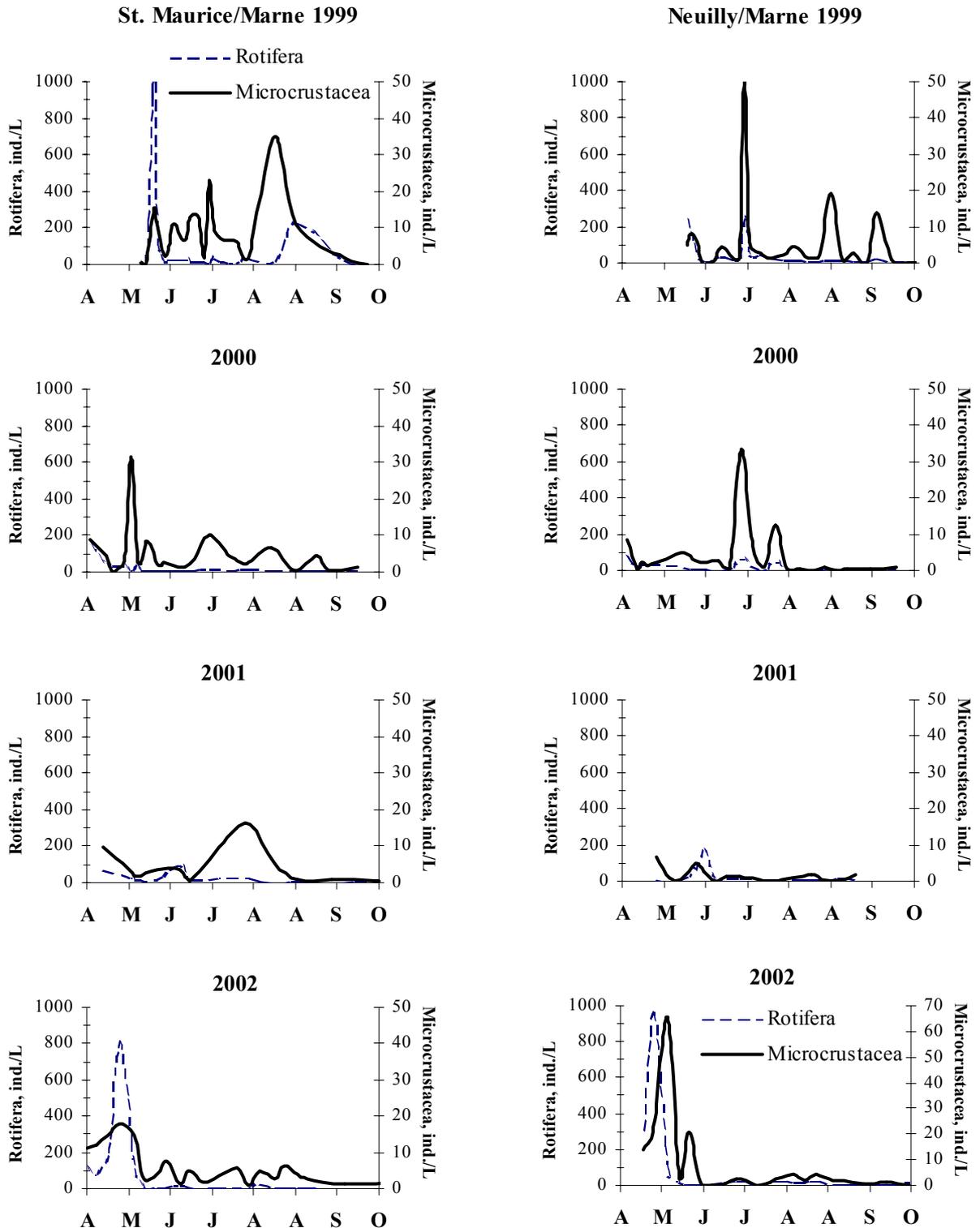


Figure 5 : Variations saisonnières et interannuelles (de 1999 à 2002) des densités des deux groupes du zooplancton à deux stations de la Marne Marne : Neuilly (pK 165) et St. Maurice (pK 177).

3.1.1 Larves planctoniques de *Dreissena*

L'émission massive de larves (due à la ponte simultanée) est généralement observée au tout début de la saison de reproduction (Tableau 3 ; Figure 6).

Tableau 3 : Concentrations et flux observés à trois stations de prélèvements.

	St. Maurice/Marne			Neuilly/Marne			Estuaire/Seine		
	Densité max. (ind./L) et date	Flux max. (ind./j) $\times 10^{10}$	Flux moyen (ind./j) $\times 10^{10}$	Densité max. (ind./L) et date	Flux max. (ind./j) $\times 10^{10}$	Flux (ind./j) $\times 10^{10}$	Densité max. (ind./L) et date	Flux max. (ind./j) $\times 10^{10}$	Flux moyen (ind./j) $\times 10^{10}$
1995	4546 (26/5)	2390	279						
1996	266 (7/6)	78,3	9,8				1020 (5/6)	2640	513
1998							3300 (10/7)	6270	882
1999	163 (2/6)	60,6	4,9	75,6 (3/6)	31,3	6,3			
2000	104 (9/5)	79,1	5,6	61 (9/5)	49,5	7,55			
2001	19,9 (25/6)	9,6	2,1	74 (25/6)	39,6	7,41	2264 (23/6)	8450	1720
2002	23 (4/6)	10,5	1,9	236 (13/5)	196	8,87			

Le déclenchement de la ponte coïncide avec la montée brusque de température au-dessus d'un seuil de 12-15 °C de fin mai- début juin (Figure 6 ; Figure 7). On remarque également que la ponte débute très peu de temps après l'augmentation de nourriture disponible (biomasses algales exprimées par les concentrations en chlorophylle), en avril. Si les trochophores survivent grâce à des réserves (larve lécitrophe), les stades suivants commencent à se nourrir et donc la nourriture peut devenir un facteur limitant.

Cependant, à la station la plus aval de la Marne (à St. Maurice), si le premier pic de la saison (en général, le plus important) a bien été observé en 1999 et 2000, il n'a pas été très marqué en 2002, pas plus qu'en 2001 (Figure 6).

Les flux moyens larvaires au cours de la période de reproduction sont supérieurs à la station Neuilly par rapport à la station St. Maurice située 12 km en aval : $2,13 \times 10^{11}$ et $3,79 \times 10^{10}$ larves par jour respectivement.

A Saint-Maurice, les années 1996, 1999 et 2000 peuvent être considérées comme des années de faible reproduction par rapport à l'année 1995 où les concentrations exceptionnellement fortes de 4500 larves L^{-1} ont été observées (cf. Tableau 1, Figure 8), mais la reproduction est encore plus faible en 2001 et de 2002 avec une baisse très marquée des effectifs et un flux moyen de seulement 2×10^{10} ind.j⁻¹. Nous assistons probablement à un effondrement de colonie des géniteurs produisant les larves observées à St. Maurice, ou bien à une très forte mortalité larvaire si on compare les flux de cette station avec ceux, plus élevés, de la station immédiatement amont (Neuilly, ou encore si l'on se réfère aux relevés du benthos (cf. § ci-dessous).

A noter que le flux important de trochophores (près de $1,7 \times 10^{12}$ ind.j⁻¹) observé le 14 mai 2001 à Neuilly ne signifie pas nécessairement une proximité des adultes géniteurs car la vitesse du courant était très élevée, en raison des forts débits.

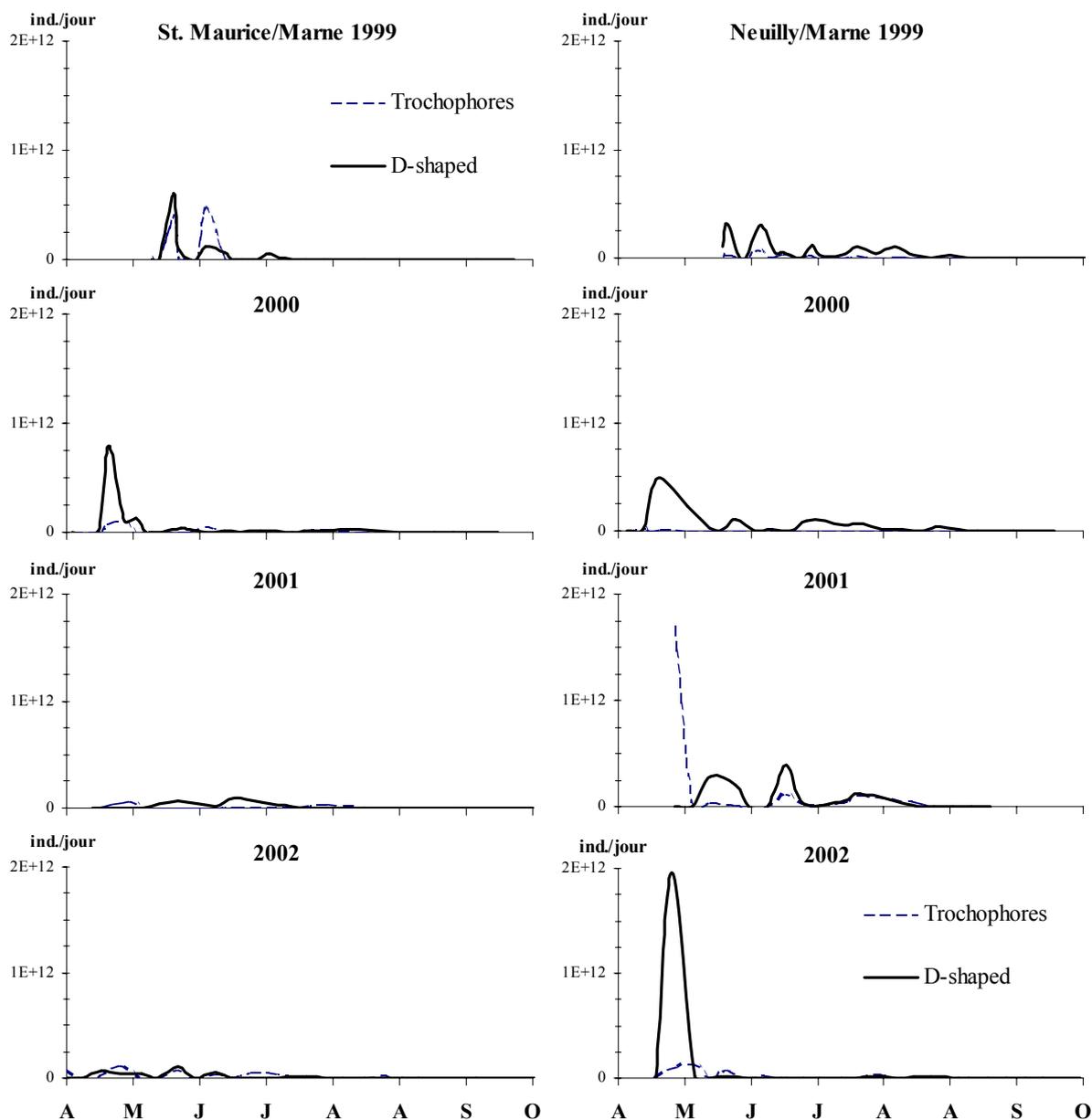


Figure 6 : Evolution saisonnière et interannuelle (de 1999 à 2002) des larves planctoniques de *Dreissena polymorpha* à deux stations sur la Marne : Neuilly (pK 165) et St. Maurice (pK 177).

3.1.2 Période de production larvaire

La période de reproduction des *Dreissena* est définie comme la période entre la date de première observation des larves dans l'eau au cours d'une même année et la dernière. La durée de cette période est variable d'une année à l'autre et d'une station à l'autre.

Les stations Saint-Maurice et Neuilly présentent une certaine précocité de la ponte notamment ces deux dernières années puisque des larves sont dénombrées dès le mois d'avril.

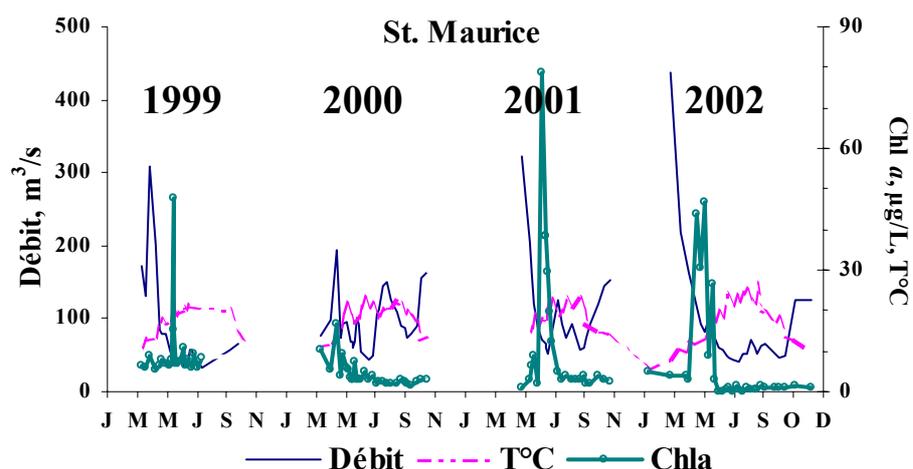


Figure 7 : Variations saisonnières et interannuelles des principaux facteurs déterminants pour le succès reproductif de *Dreissena polymorpha* à St. Maurice (Marne).

L'analyse des flux larvaires par cohortes (classe de taille) durant le transfert vers l'aval a confirmé en outre, la valeur de vitesse de croissance utilisée dans le calcul : la croissance varie entre 8 et 15 $\mu\text{m}/\text{jour}$ avec une moyenne de 10 $\mu\text{m}/\text{jour}$. La diminution en fonction du temps, des flux par classes de taille montre une mortalité importante touchant essentiellement le stade le plus jeune, à savoir le stade trochophore. La valeur obtenue de 20 à 80 % /jour correspond aux données citées dans la littérature (jusqu'à 99 % /jour/L Sprung et Rose 1988 ; Nichols, 1993).

Tableau 4 : Période de reproduction (en jours) de *Dreissena* à deux stations de la Marne (distantes de 12 km) pour quatre années consécutives.

Année	Neuilley/Marne	St. Maurice
1999	142	90
2000	155	103
2001	119	123
2002	146	154

Rappelons que l'année 2001 a été marquée par les débits très élevés (Tableau 5), pendant l'émission des larves, au mois de mai. Les crues peuvent être considérées comme la principale cause de mortalité larvaire et adulte. Selon Horvath et Lamberti (1999), cette mortalité augmente de façon exponentielle avec la distance parcourue. En outre, une dilution et donc la baisse de concentration d'ions (notamment de Ca^{2+}) à de telles périodes pourrait retarder le développement des jeunes individus (Bachmann, 2001).

Tableau 5 : Débits moyens calculés d'avril à septembre à la station St. Maurice (Marne).
Nota : ces débits sont inférieurs à ceux de Neuilly (6 m³/s de différence)

	1999	2000	2001	2002
St. Maurice	69,6 \pm 24,5	86,2 \pm 25,4	153,0 \pm 96,1	65,3 \pm 23,3

Le pH pourrait par ailleurs être un facteur de contrôle de la population : la valeur optimale pour les Dreissènes serait, en effet comprise entre 8 et 8,5, or cette valeur ne dépasse que très rarement 8 dans la Marne en aval (St. Maurice) atteignant même des valeurs de 7,3-7,4 se rapprochant de la limite de survie (7,4) des jeunes individus (Sprung, 1987 ; Ramcharan *et al.* 1992). A la station Neuilly, le pH oscille entre 7,9 et 8,2 avec une moyenne estivale plus élevée : 8.

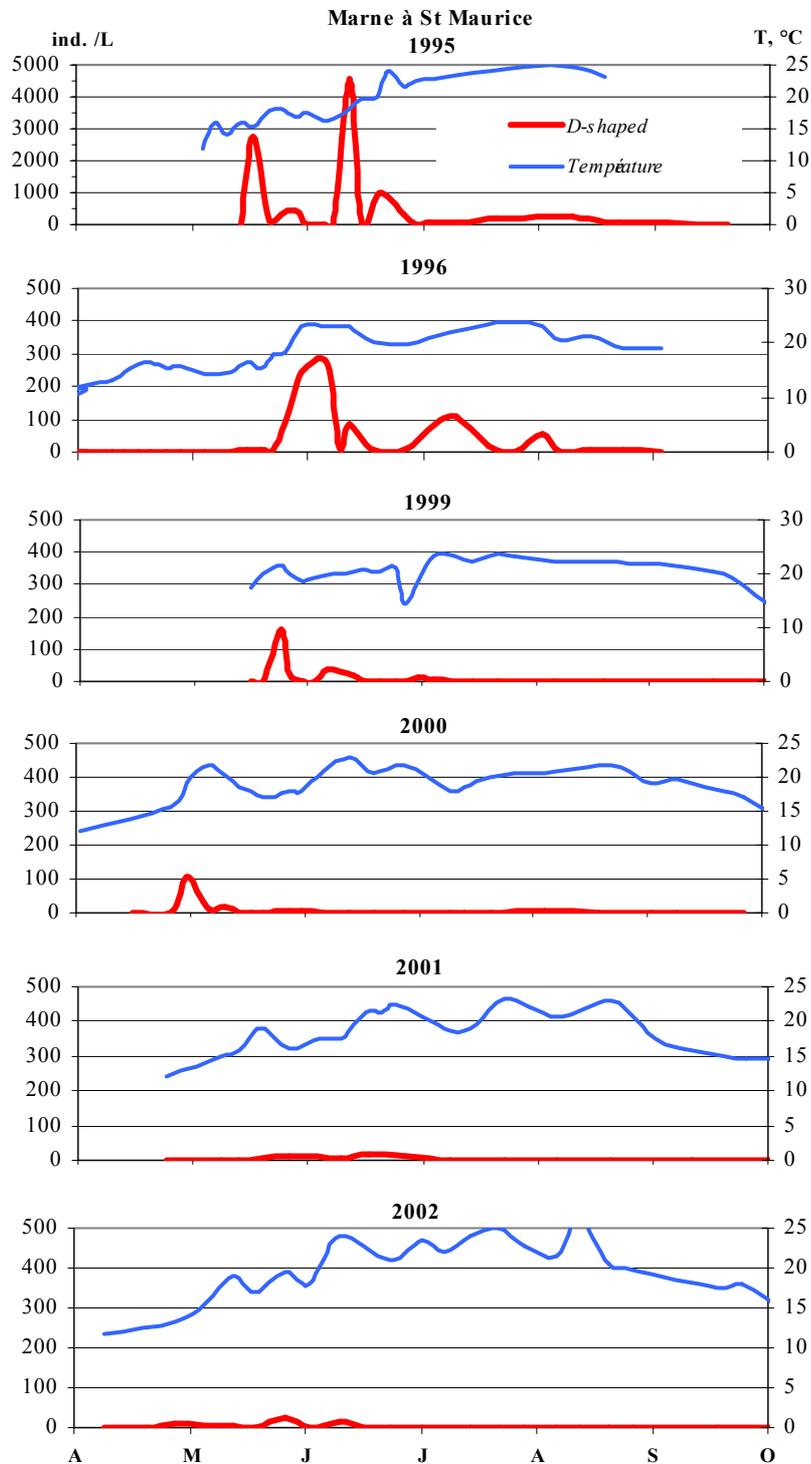


Figure 8 : Variations saisonnières des concentrations larvaires planctoniques (stade D-shaped) à l'exutoire de la Marne. Déclenchement de la ponte est précédé par la montée rapide de température au dessus du seuil de 15°C. A noter la diminution drastique des larves observées entre 1995 et 2002.

3.2. Investigation benthiques

Les deux campagnes de dragage réalisées en 2001 à Meaux (pK 133) et à Joinville (pK 177) (*proche de la station St. Maurice de mesures des flux larvaires*) montrent une forte variation des effectifs sur la transversale et une différence de densités entre le début et la fin de saison de reproduction 2001. Les campagnes effectuées en 2002 n'ont pas été encore complètement analysées. Les tendances saisonnières s'inversent entre les deux stations: si en amont (Meaux) nous notons une forte hausse des effectifs en octobre par rapport à juin (position transversale : chenal), à la station St Maurice en aval, les densités moyennes diminuent (Figure 9). Cette baisse peut être due soit à un taux de mortalité élevé, soit à une émigration forte des individus ; une augmentation des densités dans le chenal à Meaux pourrait s'expliquer par un recrutement important de l'année et/ou une immigration en provenance des secteurs amont.

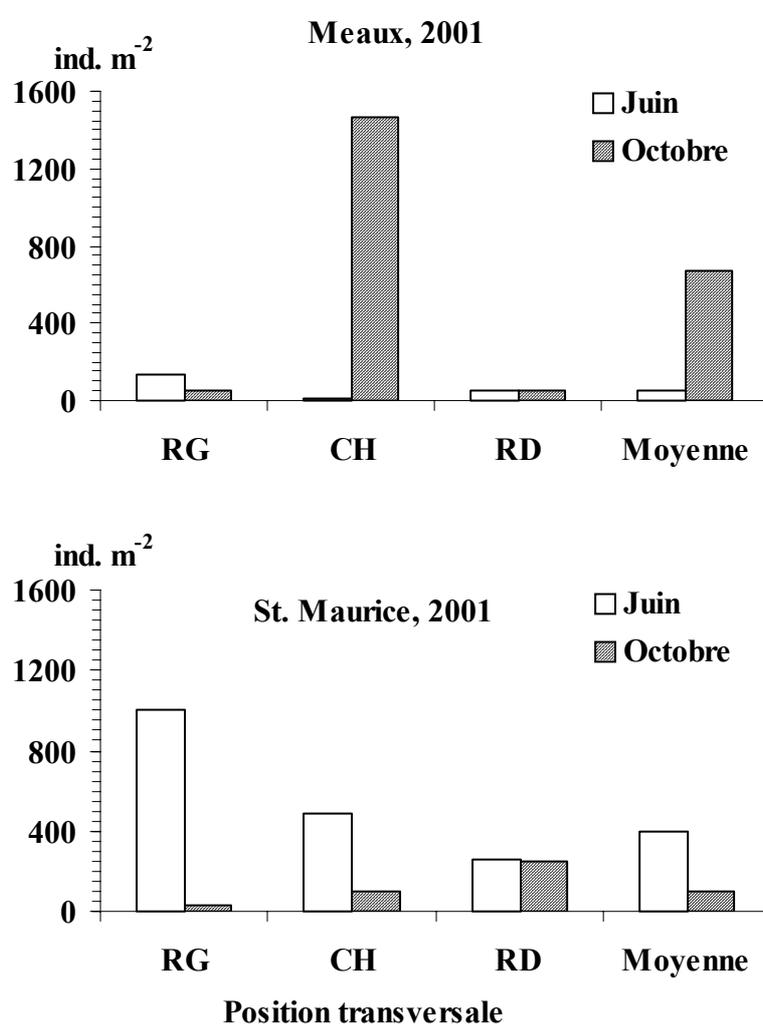


Figure 9 : Variations spatiales (trois points sur le profil transversal et entre les stations amont « Meaux » et aval « St. Maurice ») et temporelles (juin vs. octobre) des densités (ind./ m²) de *Dreissena polymorpha* fixées au fond de la Marne.

En ce qui concerne les mesures réalisées sur la population benthique aux deux stations de la Marne, il apparaît d'une part, une distribution différente des tailles des individus matures et d'autre part, une augmentation de la taille moyenne des individus entre juin-juillet et octobre (Tableau 6).

Tableau 6 : Evolution de la taille moyenne (mm) des individus adultes aux deux stations analysées sur la Marne entre le début et la fin de la période de reproduction (2001). N = effectifs mesurés

	Neuilly	St. Maurice
Juin	20,82 (n=18)	16,18 (n=57)
Octobre	22,94 (n=237)	17,52 (n=46)

3.3. Amélioration de la méthode d'estimation des densités d'adultes à partir des résultats des flux larvaires

Le calcul des densités théoriques a été corrigé en fonction de nos observations des flux larvaires et de données issues de la littérature. Les nouvelles hypothèses concernent :

a) Le nombre des ovules par femelle, estimé en fonction de la longueur de la coquille des individus adultes benthiques sur les sites prospectés (nombre d'adultes mesuré = 362). Les calculs sont effectués selon la formule de Walz (1978) : $Nb_w = 0,4 L^{4,39}$.

Au total, le nombre moyen d'œufs fécondés par femelle et par saison de reproduction est évalué à 80 000 à St. Maurice.

b) Les taux de mortalité (m_i) propres à chaque classe de taille des larves planctoniques sont appliquées : 60 % jour^{-1} pour les larves-trochophores d'1 jour d'âge, et 20% jour^{-1} pour toutes les cohortes suivantes.

c) La croissance par cohortes (pas de 10 μm) utilisée dans les calculs est égale à 10 $\mu\text{m} \text{ jour}^{-1}$. Les vitesses du courant sont calculées à partir des sections mouillées et les débits mesurés.

Les densités moyennes de géniteurs dans la Marne ont été estimées sur ces bases à partir des flux larvaires observés aux deux stations (St. Maurice et Neuilly) et sont présentées à la Figure 10.

Les premiers résultats montrent qu'il existe un décalage à St. Maurice entre les estimations des densités benthiques obtenues indirectement par le calcul (flux larvaires) et les estimations, plus directes, fournies par les dragages au mois de juin (cf. Figure 9 et Figure 10). La méthode indirecte sous-estime généralement les densités réelles (Akopian *et al.* 2001); toutefois, la technique d'estimation des surfaces échantillonnées peut conduire à une sur-estimation des effectifs (Berly, 1989; Usseglio-Polatera, communication personnelle). En outre, il faudrait explorer d'autres hypothèses telles que la mortalité accrue des larves planctoniques lors du transfert Neuilly – St. Maurice et un mauvais recrutement, par exemple. Ces estimations seront affinées grâce à l'étude des échantillons collectés en 2002 notamment.

A ce stade de l'étude, l'hétérogénéité de la colonisation des fonds par les organismes et la difficulté d'échantillonnage qui lui est liée, devra être prise en compte au même titre que l'erreur de l'estimation par la voie indirecte des flux larvaires. Les campagnes réalisées en 2002 et une analyse complète des substrats devraient donc nous aider à expliquer cette différence à la station St. Maurice.

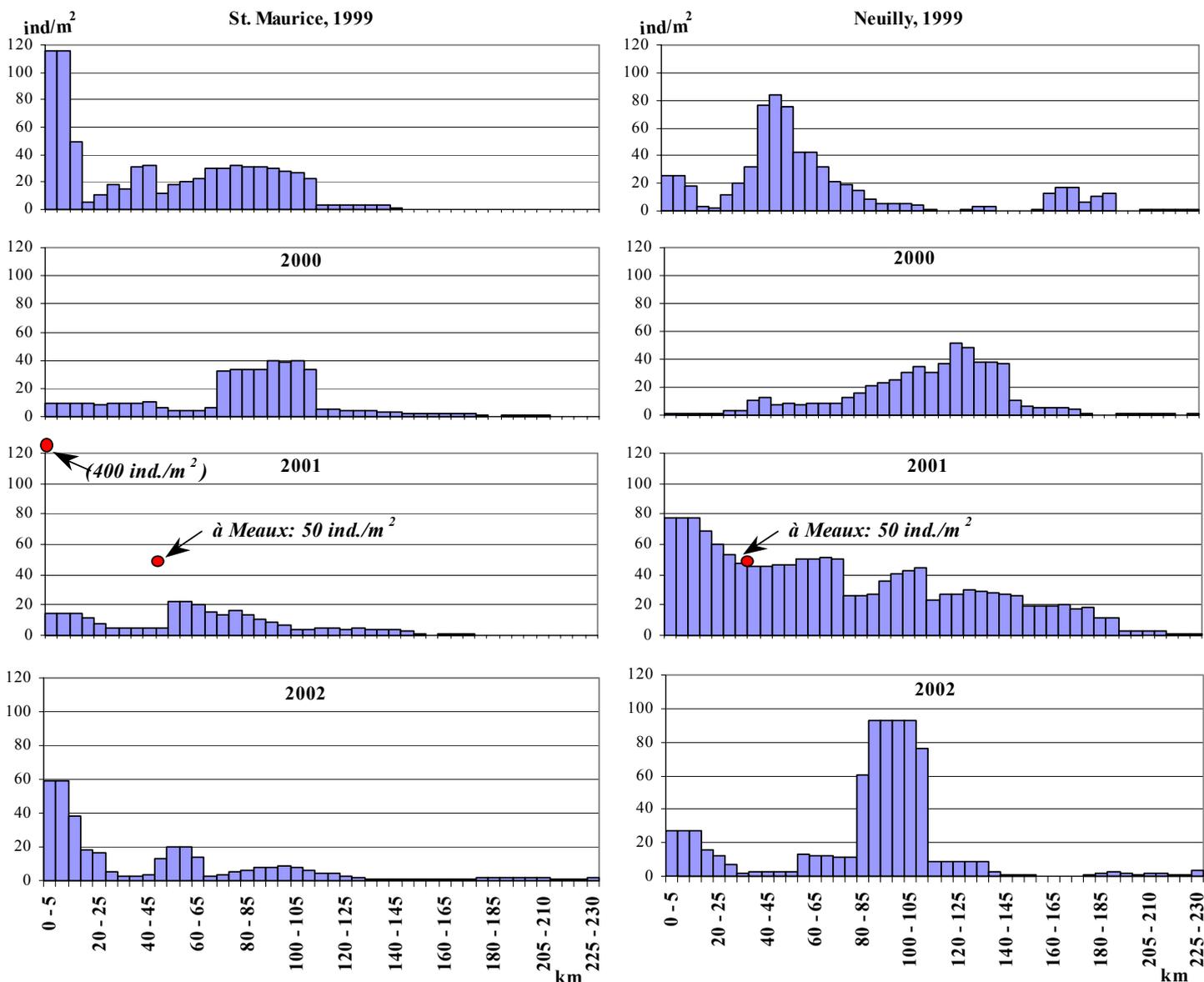


Figure 10 : Densités théoriques moyennes estimées à partir des flux larvaires aux deux stations de la Marne (Neuilly et St Maurice). Les densités (ind./m²) sont calculées par tronçons successifs de 5 km en amont à partir du point « 0 » correspondant à la station de prélèvement. Les cercles représentent les évaluations des densités par méthode de dragage.

3.4. Passage de la phase planctonique à l'état benthique

En ce qui concerne le recrutement en 2001, les périodes de sédimentation des pédivéligères sur les pièges artificiels horizontaux correspondent à des pics larvaires planctoniques avec un décalage de 3-4 semaines environ (Figure 11) ce qui est en accord avec la durée de la phase planctonique (Testard, 1990 ; Sprung, 1993). La sédimentation maximale est atteinte aux mois d'août-septembre. Les pédivéligères benthiques ont été récoltés dans 7 pièges sur 16 de type « substrats artificiels » exposés sur la station St. Maurice en 2001. Les larves benthiques sont absentes dans les 3 pièges de type « pierres naturelles ».

Le passage de la phase planctonique vers la phase benthique est considéré comme une période cruciale dans le cycle de la dreissène (Testard, 1990) avec un taux final de réussite de fixation très faible. Dans notre étude, ce rendement de l'implantation initiale est déterminé par comparaison entre les densités des larves benthiques et le flux des larves planctoniques les plus âgées ($> 150 \mu\text{m}$ de taille) considérées comme un pool prêt à sédimenter. Ce calcul ne tient pas compte d'une possible migration des larves au fond. On remarquera également que les résultats montrent une taille minimale des larves sur les pièges de $200 \mu\text{m}$.

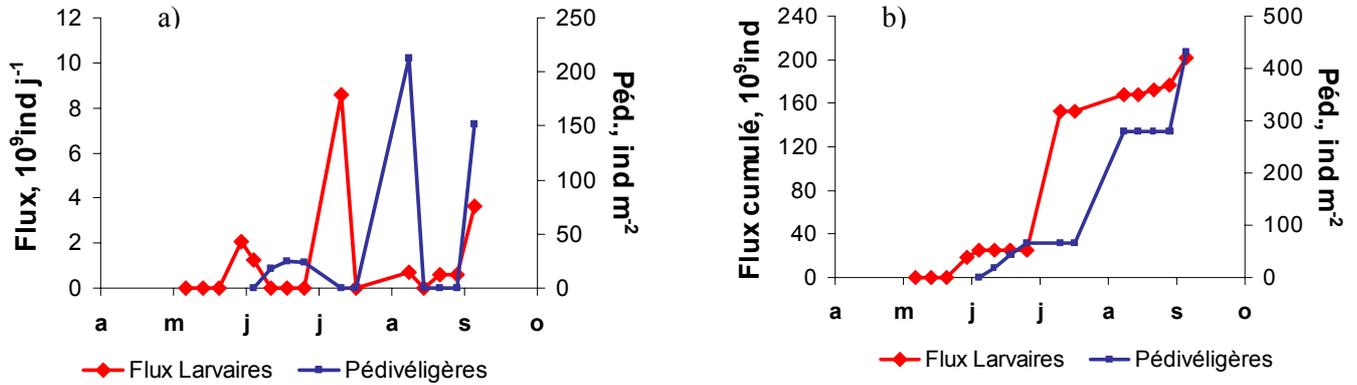


Figure 11 : **a.** Comparaison des flux des pédivéligères planctoniques et des densités des larves benthiques recensées sur les pièges posés à St. Maurice (2001). **b.** Flux cumulés de larves dans la colonne d'eau et captures cumulées de pédivéligères sur pièges.

Nous avons dans un premier temps utilisé le modèle de calcul en explorant le taux de mortalité, le taux de fixation, et le taux de croissance (Figure 12).

Si l'on se réfère au nombre maximum d'individus sur le piège, il apparaît que le taux de mortalité le plus approprié est de $0,5/j$. Compte tenu de ce résultat, la valeur du taux de fixation a ensuite été explorée et montre qu'il serait de l'ordre de $0,1/j$. Le décalage des observations et des simulations est dû à une sous-estimation du taux de croissance. Un taux de croissance de $50 \mu\text{m j}^{-1}$ semble donc être la valeur la plus pertinente pour simuler correctement les observations sur ce piège à courte durée d'immersion (Figure 12).

A ce stade, c'est le triplet des valeurs (taux de mortalité = $0,50/j$; taux de fixation = $0,10/j$; vitesse de croissance = $50 \mu\text{m/j}$) que nous retiendrons, même si les ajustements peuvent être améliorés.

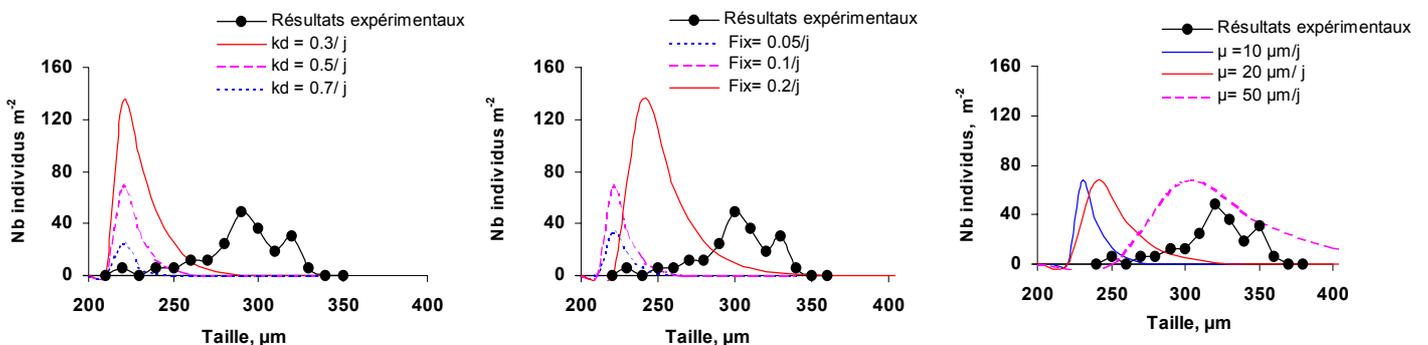


Figure 12 : Variations du nombre d'individus fixés sur un piège posé du 30 juillet au 13 août 2001, en fonction des différentes classes de taille. Simulations (----) et observations (---). Les

simulations sont obtenues en faisant varier le taux de mortalité (kd en j^{-1}), le taux de fixation (fix , en j^{-1}) et la vitesse de croissance (μ en j^{-1}).

Les résultats de nombreux pièges doivent en effet encore être mis en forme pour déterminer, par une exploration systématique, les paramètres qui permettent la meilleure adéquation entre les simulations et les observations. La durée d'immersion des pièges, les conditions hydrologiques nous conduiront à introduire les facteurs qui contrôlent cette dynamique.

4. Conclusions et perspectives

L'année hydrologique 2001 s'est caractérisée par des débits particulièrement élevés qui n'ont *a priori* pas favorisé nos investigations. Certains pièges benthiques ont été perdus essentiellement à cause des débits forts (il s'agit des pièges totaux, susceptibles de nous renseigner sur la réussite globale annuelle de la ponte et de la fixation). Compte tenu des conditions de l'année 2002, plus favorables à la fixation des larves en raison des débits 3 fois plus faibles, il nous apparaît désormais que l'année 2001 pourra être mise à profit pour mieux comprendre les facteurs de contrôle de l'invasion.

Depuis 1996 en effet, si l'on se réfère aux prélèvements planctoniques, nous constatons des baisses d'effectifs des dreissènes, sur la Marne en particulier, rivière la plus anthropisée des grands tributaires de la Seine.

Au terme de cette étude, nous estimons que les protocoles d'échantillonnage que nous avons mis en œuvre permettront de répondre aux objectifs fixés et pouvons dresser le bilan suivant :

a) Les investigations sur le terrain en 2001, nous ont déjà permis de réaliser une première comparaison des deux méthodes d'estimation des adultes fixés : celle indirecte des flux larvaires utilisées depuis plusieurs années au laboratoire et la méthode directe par les dragages. Les résultats montrent une bonne cohérence à Neuilly. De nombreux échantillons, sur l'année 2001 et ceux de 2002, nous permettront de préciser ces résultats.

b) Les pièges posés et récoltés selon un calendrier adéquat au cours de ces deux dernières années, nous ont d'ores et déjà permis de fournir des valeurs à des paramètres tels que la mortalité, la croissance, le taux de fixation dans la Seine. De la même manière, des échantillons sont désormais tous conditionnés, certains en cours de dépouillement, d'autres prêts à être interprétés en 2003.

c) Plusieurs éléments du module de la dynamique de *Dreissena* ont été élaborés (il s'agit de la dynamique de croissance des larves planctoniques, de la fixation des larves pedivélégères, de leur taux de mortalité, et de la croissance des organismes fixés). Ils sont en cours de calibration.

d) Les prélèvements d'eau, de sédiments par dragage, de sédiments par les pièges, comportent outre des dreissènes, toutes une variété d'autres organismes qui ont été répertoriés. Nous analyserons à terme les interactions entre les *Dreissena* et les autres espèces invasives du bassin de la Seine. Notons toutefois qu'au delà de cette problématique, les échantillons possèdent un potentiel pour documenter la biodiversité benthique, qui n'avait jamais été étudiée en Marne.

La principale perspective de l'année 2003 sera de traiter, parmi les échantillons récoltés tant en 2001 que 2002, tous ceux nécessaires à une détermination fiable des paramètres dynamiques de la population. Ces résultats, avec en complément des suivis des larves au cours de leur transfert vers l'aval (suivis de masses d'eau qui seront mis en œuvre en 2003) nous permettront en outre de progresser dans l'élaboration du module de dynamique de la population, à une échelle mono-stationnelle. L'avancement de nos travaux permet de présager que le module de dynamique des

dreissènes permettra d'explorer les effets sur le système de l'invasion de cette moule d'eau douce, au cours de cette année 2003.

5. Références bibliographiques

- Akopian –Ter Ovanessian M. (1999). Cinétique et rôle du zooplancton dans les flux de matières particulaires : du lac de Der-Chantecoq (réservoir de la Marne) à l'estuaire de la Seine. Thèse Doctorat d'Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.
- Akopian M., J. Garnier, P. Testard, et Ficht A. (2001). Estimating the Benthic Population of *Dreissena polymorpha* and Its Impact in the Lower Seine River, France. *Estuaries*, **24**: 1003-1014.
- Allen Y. C., B. A. Thiompson, et Ramcharan C. W. (1999). Growth and mortality of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*, in the Lower Mississippi River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**: 748-759.
- Bachmann V. (2001). Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle : biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. *Arch. Hydrobiol.*, **151** : 2, 263-281.
- Bachmann V. (2000). Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula* spp. et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et des effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Thèse de Doctorat, Université de Metz. 228 pp.
- Berly A. (1989). Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône. Thèse de Doctorat, Université de Lyon.
- Borcherding J. et E.D. de Ruyter van Steveninck (1992). Abundance and growth of *Dreissena polymorpha* larvae in the water column of the river Rhine during downstream transportation, p. 29-44. In D. Neumann et Jenner H.A. (eds), *The zebra mussel Dreissena polymorpha: ecology, biological monitoring and first applications in the water quality management*, Vol. 4, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Caraco N. F., Cole, J. J., Raymond, P. A., Strayer, D. L., Pace, M. L., Findlay, S. E. G. et Fischer, D. T. (1997). Zebra mussel invasion in a large, turbid river: Phytoplankton response to increased grazing. *Ecology*, **78**: 588-602.
- Garnier J., G. Billen et M Coste (1995). Seasonal succession of diatoms and Chlorophyceae in the drainage network of the river Seine : observation and modelling. *Limnol. Oceanograph.*, **40**: 750-765.
- Garnier J., G. Billen, Ph. Hanset, P. Testard et M. Coste (1998). Développement algal et eutrophisation. Chapitre 14. In *La Seine en son bassin. Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé*. M. Meybeck, G de Marsily et F Fustec, eds. Elsevier, Paris. 593-626.
- Garnier J., G. Billen et L. Palfner (1999). Understanding the oxygen budget of the Mosel drainage network with the concept of heterotrophic/autotrophic sequences : the Riverstrahler approach. *Hydrobiologia*, **410** : 151-156.
- Garric J. et Migeon B. (1983). Etude du cycle de reproduction de *Dreissena polymorpha* sur le Rhône en aval de Lyon. Rapp. EDF-DER HE 31/83.22, 40pp.
- Gosselain V., Viroux L. et Descy J.-P. (1998). Can a community of a small-bodied grazers control phytoplankton in rivers? *Freshw. Biol.*, **39**: 9-24.
- Horvath T.G. et Lamberti G.A. (1999). Mortality of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, veligers during downstream transport. *Freshwater Biology*, **42** (1): 69-76.
- Kasprzak P. H. et Lathrop R. C. (1997). Influence of two *Daphnia* species on summer phytoplankton assemblages from eutrophic lakes. *J. Plankton. Res.*, **19**(8) : 1025-1044.
- Nichols J. S. (1993). Spawning of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and rearing of veligers under laboratory conditions: 315-332. In: Nalepa T.F. et D.W. Schloesser (eds.), *Zebra mussels : biology, impact, and control*. Lewis publisher, Boca Raton. 810 pp.
- Ramcharan C.W., P.K. Padilla et S.I. Dodson (1992). Models to predict potential and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, **49**: 2611-2620.
- Sommer U. (1988). Phytoplakton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation. *Limnol. Oceanogr.*, **33**: 1037-1054.

- Sprung M. (1987). Ecological requirement of developing *Dreissena polymorpha* eggs. *Arch. Hydrobiol.* **79**: 69-86.
- Sprung M. (1993). The other life: an account of present knowledge of the larval phase of *Dreissena polymorpha*: 39-54. In: Nalepa T.F. et D.W. Schloesser (eds.), *Zebra mussels : biology, impact, and control*. Lewis publisher, Boca Raton. 810 pp.
- Sprung M. et U. Rose 1988. Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*. *Oecologia*, **77** : 526-532
- Stanczykowska A. (1977). Ecology of *Dreissena polymorpha* Pall. (Bivalvia) in lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **24**: 461-530.
- Testard P. (1990). Eléments d'écologie du Lamellibranche invasif *Dreissena polymorpha* Pallas. Etude de la dispersion des larves en région parisienne et de leur fixation. Thèse Doctorat d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6. 357 pp.
- Walz N. (1978). The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in lake Constance. I. Pattern of activity, feeding and assimilation efficiency. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, **55** : 111-121.