

Dynamique du peuplement de *Dreissena* dans la Marne : modélisation écologique

Maïa Akopian, Josette Garnier & Gilles Billen

UMR Sisyphe 7619, Univ. P. & M. Curie, Tour 56, Et. 4, Boite 105, 4, place Jussieu, F-75005, Paris
Maya.Akopian@ccr.jussieu.fr, Josette.Garnier@ccr.jussieu.fr

Introduction

1. Site et stratégie d'étude

2. Résultats et Discussion

- 2.1. Les larves planctoniques : caractéristiques saisonnières, inter-annuelles et inter-stationnelles
- 2.2. De la phase planctonique à l'état benthique : recrutement des larves de *Dreissena* sur les substrats artificiels
- 2.3. Les populations benthiques de la Marne
 - 2.3.1. Estimations par les dragages
 - 2.3.2. Calcul à partir du flux des larves benthiques
- 2.4. Modélisation de la densité des Dreissènes benthiques
 - 2.4.1. Le module de calcul monostationnel
 - 2.4.2. Densités d'organismes adultes calculés : comparaison avec les résultats de dragages
 - 2.4.3. Explorations de nouvelles conditions : application du module

3. Conclusions

4. Références bibliographiques

Introduction

Les Dreissènes (*Dreissena polymorpha* ou moule zébrée est l'espèce la plus répandue) occupent désormais tout l'espace européen, de l'Oural à l'Atlantique et tout l'espace hydrographique de la partie Est des USA et du Québec (Grands Lacs compris).

Dreissena polymorpha est un organisme particulier, tant benthique que planctonique, au cycle de vie complexe. Elle est recensée depuis plus d'un siècle dans la Seine (Blanche, 1867). Sa persistance dans le milieu est déterminée par les traits biologiques, physiologiques et écologiques d'un « Bivalve invasif classique » tels que : une fertilité exceptionnelle (plus de 1 500 000 œufs par femelle et par an), l'existence de moyens de dispersion (phase larvaire planctonique) malgré son état d'organisme fixé aux stades benthiques, et une tolérance exceptionnelle à une large gamme de variables environnementales. L'importance de cet organisme dans le fonctionnement de l'écosystème et son impact très marqué sur le milieu sont surtout dus à son taux de filtration élevé (jusqu'au 7 L par moule et par jour) et à une polyvalence trophique (le phytoplancton constitue sa source principale de nourriture).

Originnaire de l'ancienne Mer Sarmate (la Mer Noire, la Caspienne et la Mer d'Aral), *Dreissena polymorpha* se répand rapidement dans l'Europe du Nord jusqu'aux rives occidentales de l'Angleterre (XIX^{ème} siècle) par les voies de navigation pour remonter à contre-courant dans les lacs subalpins entre 1960 et 1980 (Starobogatov & Andreeva, 1994). Elle est apparue brutalement aux USA vers 1985-1986 (Lac Saint-Clair, Hebert, *et al.* 1989) et s'est répandue en l'espace de 4 ans, dans tous les réseaux hydrographiques de la partie orientale du continent: du Saint-Laurent à l'Hudson et au Mississipi (Strayer, 1991 ; Ludyanskiy *et al.* 1993 ; Ramcharan, *et al.* 1996.). La pénétration massive des Dreissènes sur le continent américain a engendré une "dreissénophobie" au début des années 1990 jusqu'à une intervention gouvernementale ultime, sous la forme d'une législation spécifique applicable à la protection du territoire national contre les espèces invasives ! Leur comportement (analogue à celui des moules marines) peut entraîner une série d'interactions "en cascade" dans les réseaux trophiques

L'étude, menée dans le cadre du programme PIREN-Seine depuis 1999, a été, financée conjointement par le programme INVABIO (MEDD) depuis 2001. Le présent rapport résume celui qui vient d'être fourni au MEDD pour la fin du programme INVABIO (Akopian *et al.* 2004).

L'objectif général était de modéliser la dynamique de *Dreissena* afin d'appréhender son rôle sur les chutes abruptes de blooms algaux aux exutoires des grands sous-bassin de la Seine. Une issue importante de ce projet était également d'évaluer le rôle de l'invasion dans la modification de la structure et le fonctionnement des communautés autochtones, et son rôle sur la biodiversité du système.

1. Site et stratégie d'étude

La stratégie de prélèvements et d'expérimentation sur le terrain a été adaptée à chaque phase du cycle de vie complexe de *Dreissena* (Fig. 1).

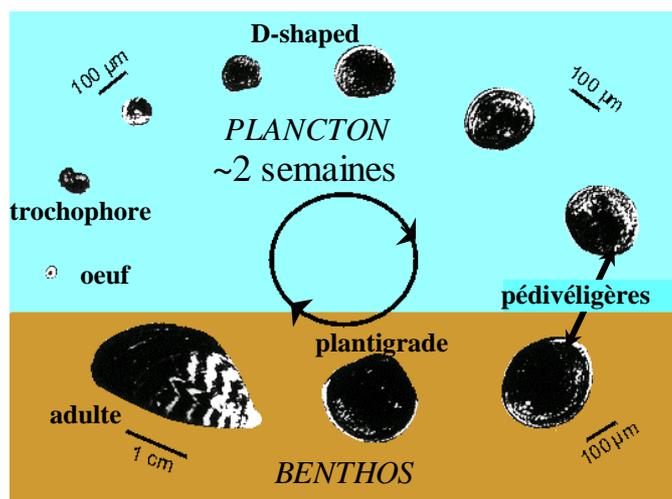


Figure 1. Cycle de vie de la *Dreissena polymorpha* (modifié d'après Hopkins et Leach, 1993).

Les gros efforts d'échantillonnage qui ont été réalisés ces 3 dernières années se sont concentrés essentiellement sur le tronçon aval de la Marne. Ce site-atelier s'étend sur 62 km de Meaux à la confluence avec la Seine (Fig. 2). Notons que les profils longitudinaux réalisés en basse Seine et de l'estuaire, de la confluence avec la Marne (station St. Maurice) à Tancarville à 15 stations, seront peu exploités ici.

Le **suiti des flux larvaires planctoniques** (stades « trochophore », « véligère » et « pédivéligère planctonique »), est assuré par les prélèvements hebdomadaires de 10 L d'eau au milieu de la rivière. En 2003, les échantillons de zooplancton sont récoltés à 2 stations dans la partie aval de la Marne : au niveau de l'usine d'eau potable à Noisy-Neuilly et à l'écluse de St. Maurice (Fig. 2). Les échantillons sont concentrés sur un tamis de 40 µm de vide de maille, et fixés au formaldéhyde neutre à 4% de concentration finale.

Des prélèvements d'eau ont en outre été réalisés pour les analyses de la teneur en chlorophylle *a* (Chl*a*), des matières en suspension (MES), du carbone organique particulier (COP) et des principaux éléments nutritifs (azote, phosphore, silice). Certaines **variables physico-chimiques** (température, pH, concentration en oxygène, transparence...) ont été mesurées simultanément aux prélèvements du plancton. La base de données de l'Agence de l'Eau Seine-Normandie a été consultée pour relever le débit moyen journalier de la Marne à Gournay.

Un dispositif de pièges été élaboré pour étudier la **colonisation de surfaces verticales par *Dreissena*** (les barrages, palplanches, darses, etc.). Ces pièges sont composés de 3 plaques en béton (20 x 23 x 1,7 cm) fixées dans un cadre en aluminium, lesté à 50cm du fond et attaché à 1,50 m au moins de la surface en position verticale. Sur le terrain, les pièges prélevés sont rincés sous un jet d'eau, puis brossés afin de récupérer les organismes encroûtants sur un tamis de 122 µm. La colonisation des substrats artificiels par les stades larvaires benthiques permet d'estimer (1) le taux de recrutement des larves benthiques à partir des flux planctoniques, (2) la vitesse de croissance et (3) les pertes sur les supports artificiels afin de pouvoir appréhender *in fine* l'implantation finale. Les pièges benthiques

sont posés au niveau de 4 stations : Neuilly et St. Maurice sur la Marne et Jussieu et Rouen la Seine (Fig. 2).

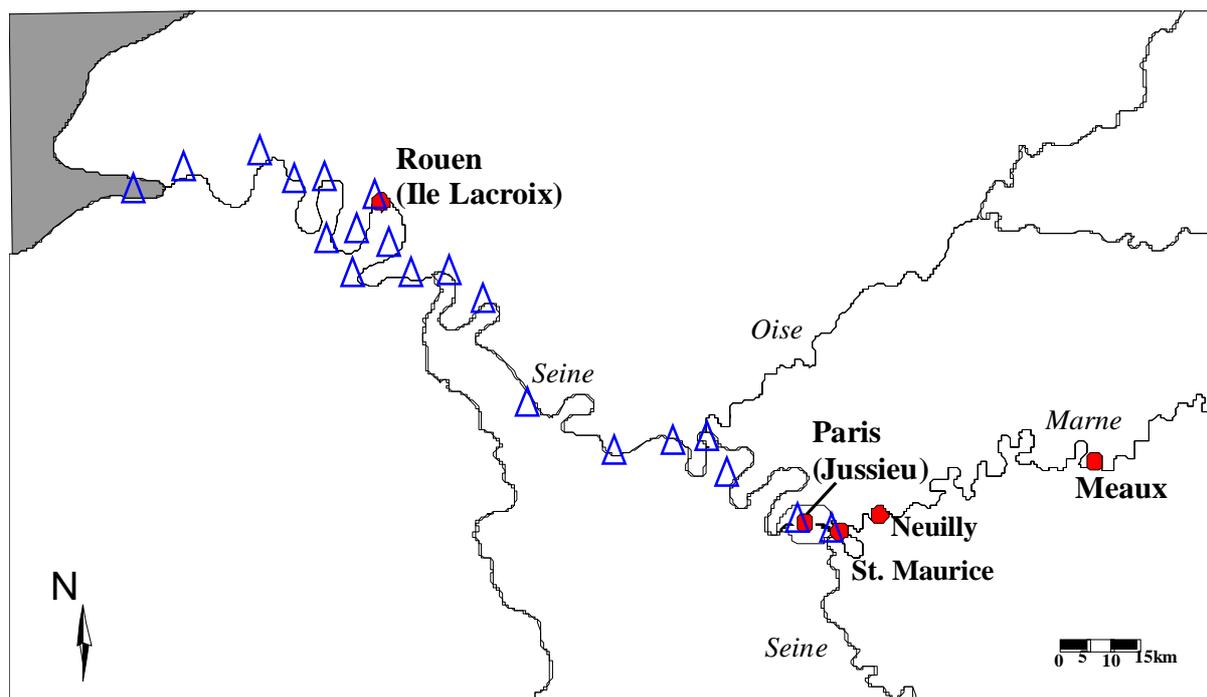


Figure 2. Réseau hydrographique simplifié du bassin versant de la Seine et les principales stations de prélèvements (indiquées par des ronds rouges). Les stations d'échantillonnage lors de la réalisation des profils longitudinaux sont indiquées par des triangles.

Les dragages constituent une méthode classique de **quantification et d'estimation des macroinvertébrés benthiques des milieux profonds** (Bachmann, 2000 ; Bachmann & Usseglio-Polatera, 1999). Les campagnes d'échantillonnage ont été effectuées en collaboration avec une équipe du Laboratoire « Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes » de l'Université de Metz. Elles ont été planifiées en fonction du cycle de vie de *Dreissena* à raison de deux campagnes par an, l'une au début (juin) et l'autre à la fin (octobre) de la saison de reproduction. Ces campagnes ont été menées en 2001 et 2002 dans la partie « aval » de la Marne (stations de Meaux, Neuilly et St. Maurice, Fig. 2). Trois à quatre profils transversaux comprenant 3 traits de drague (rives gauche, droite et chenal : RG, RD, CH) sont réalisés à chaque station, à chaque date d'échantillonnage. Ainsi, chaque station – représentative d'un tronçon - a été échantillonnée par 9 à 12 traits de drague au cours de 4 campagnes successives. **L'estimation des surfaces draguées** s'effectue *a posteriori*. Il est considéré que la drague s'enfonce en moyenne sur 5 cm dans les sédiments (selon Berly, 1989). Pour estimer les surfaces prospectées, les sédiments récoltés sont alors placés dans un bac de largeur fixe de 30 cm (correspondant au diamètre d'ouverture de la drague) et de hauteur 5 cm (enfoncement moyen). La troisième dimension (d) correspondant à la distance parcourue par la drague est empiriquement reconstituée. Ainsi on peut déterminer la surface échantillonnée (S) : $S (m^2) = 0,3 (m) \times d (m)$. Les examens microscopiques en laboratoire sont décrits dans diverses publications (Akopian, 1999 ; Akopian *et al.*, 2001).

La quantification des populations benthiques est aussi effectuée par les méthodes « indirectes ». La première méthode appliquée est celle d'**estimation des populations benthiques de géniteurs** à partir des flux larvaires (Testard, 1990 et Akopian *et al.* 2001) est décrite dans les rapports précédents de PIREN et le rapport destiné au MEDD (Akopian *et al.*, 2004).

La deuxième méthode consiste à modéliser la dynamique de différents stades de vie de Dreissènes. Cette approche nécessite la conception de plusieurs modules. Un module « **recrutement** » est un outil de calcul pour l'interprétation des observations des organismes recrutés sur les pièges. En considérant l'évolution temporelle de la concentration des larves prêtes à sédimenter dans la colonne d'eau sus-

jacente, le module calcule par classe de taille des densités des organismes recrutés pendant la durée d'exposition du piège. Les taux de fixation, de mortalité et de croissance sont déterminés par ajustement à la répartition des organismes par classe de taille récoltés sur le piège. Un **calcul** monostationnel **de croissance des populations benthiques** prend en compte les paramètres obtenus par le module « recrutement » et des paramètres (croissance, mortalité) issus de la littérature concernant les stades plus âgés fixés (stades juvéniles et adultes), (cf. Fig. 3). Il permet de calculer la structure en taille (poids) des moules au fond en fonction de la fixation des 0+ (les jeunes de l'année). Les contraintes sont donc la concentration en larves prêtes à sédimenter et la concentration en nourriture dans la colonne d'eau. Le recrutement dans la classe de taille supérieure se fait lorsque la biomasse individuelle passe au dessus de la valeur nominale de la classe. Pour chaque classe de taille deux paramètres sont pris en compte : la croissance et la mortalité.

La croissance affecte la biomasse individuelle, $b(a)$:

Croissance = Assimilation ($t^{\circ}\text{C}$, PHY, b) – Resp ($t^{\circ}\text{C}$, b)

La mortalité réduit le nombre d'individus dans une classe de taille, $Nb(a)$:

Mortalité = Mort ($t^{\circ}\text{C}$, Q, b)

La biomasse totale est la somme des biomasses obtenues pour chacune des classes de taille.

$$\sum_a Nb(a) * b(a)$$

Les résultats des biomasses d'organismes fixés obtenus avec ce module peuvent être comparés, tant aux résultats obtenus par dragages qu'à ceux obtenus avec le calcul de la population benthiques à partir des flux larvaires.

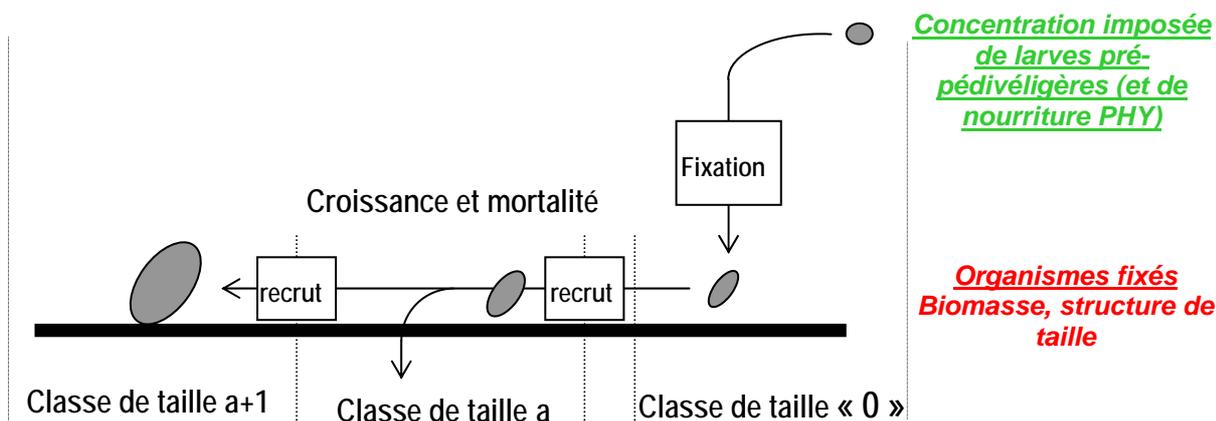


Figure 3. Schéma fonctionnel de la maille benthique élémentaire intégrée au modèle de dynamique des populations de *Dreissena* DynaMo (cf. explications dans le texte).

2. Résultats et Discussion

2.1. Les larves planctoniques : caractéristiques saisonnières, inter-annuelles et inter-stationnelles

Dans la Marne, les périodes de pontes de *Dreissena* coïncident régulièrement avec les pullulations phytoplanctoniques printanières (Fig. 4) ; la ressource nutritive principale pour les stades coquillés planctotrophes. Les concentrations moyennes estivales en pigments algaux (*i.e.* *chlorophylle a* et *phéopigments*) restent assez élevées, variant entre 11 et 30,6 μg par litre durant les trois années d'étude (2001-2003).

En milieu courant, le temps de résidence des masses d'eau est relativement court et le renouvellement de la population benthique dépend en premier lieu de la possibilité pour l'espèce d'accomplir le cycle larvaire planctonique pendant le « drift » vers l'aval.

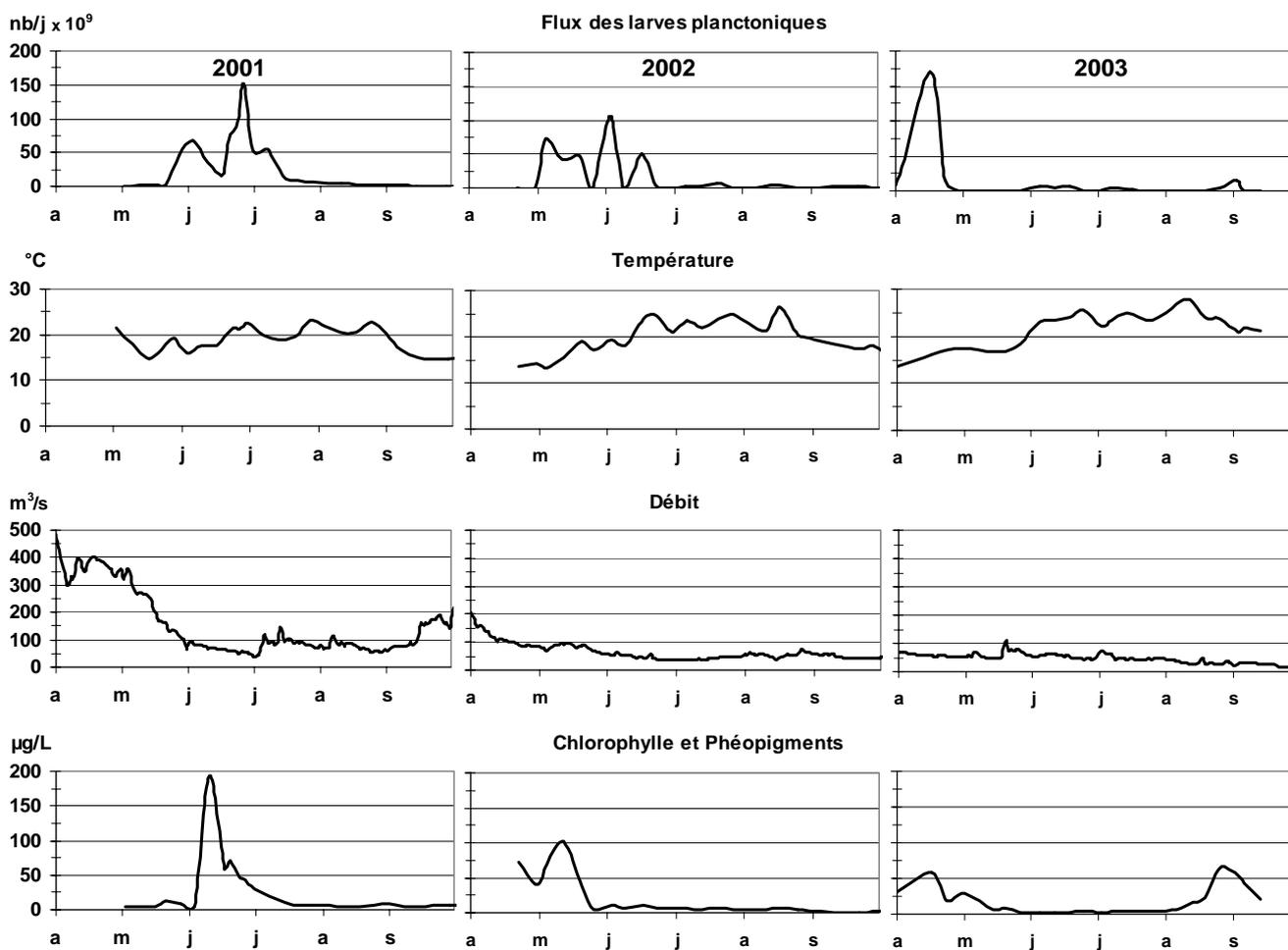


Figure 4. Variations saisonnières (a) des flux larvaires planctoniques (stades planctotrophes) de *Dreissena polymorpha*, (b) de la température, (c) du débit et (d) de la concentration en pigments algaux à l'exutoire de la Marne (station St. Maurice) en 2001, 2002 et 2003.

Dans la Marne, les observations directes au microscope ont permis d'estimer que le pool des **larves pédivéligères aptes à sédimenter** (i.e. de taille supérieure à $\sim 150 \mu\text{m}$, dernier stade larvaire planctonique) apparaît plus tard dans l'année que les larves trochophores et véligères (D-shaped). Au niveau des deux stations les plus proches de l'exutoire de la Marne, les pédivéligères sont observées avec un décalage de deux à quatre semaines par rapport aux plus jeunes larves trochophores. Selon nos estimations, seul un faible pourcentage de larves (la moyenne s'approche de 2%) dans le plancton atteint le stade requis (Tab. 1).

Tableau 1. Pourcentage de pédivéligères planctoniques (pool prêt à sédimenter) par rapport à la population des larves véligères sur deux stations sur la Marne.

	1999	2000	2001	2002	2003
Neuilly/Marne	2,88	0,93	1,33	1,75	18,34
St. Maurice	1,11	0,40	1,97	1,10	1,33

Dans la partie basse de la Marne, si les années 1999 et 2000 peuvent être considérées comme des années de faible production (en comparaison -par exemple- avec une année d'explosion démographique exceptionnelle comme 1995 avec $4600 \text{ larves L}^{-1}$ observées, Akopian, 1999), **la baisse des effectifs planctoniques** s'accroît au cours de la période 2001-2003 ; le flux larvaire maximum est estimé à $2 \cdot 10^{12} \text{ larves j}^{-1}$.

De tels **changements inter-annuels** de densité, souvent localisés et imprévisibles, sont caractéristiques des espèces invasives et plus particulièrement de la moule zébrée (cf. par exemple,

Stanczykowska, 1977 ; Nichols, 1996 ; Karnaukhov & Karnaukhov, 1993). Ces changements sont considérables dans la basse Marne en ce qui concerne :

- (i) la production larvaire annuelle,
- (ii) la date de déclenchement de la ponte,
- (iii) sa durée.

Des variations spatiales s'ajoutent à la variabilité temporelle. A l'échelle d'un tronçon de la rivière (d'une trentaine de km), la station de Neuilly et la station de St. Maurice située plus en aval, diffèrent presque d'un ordre de grandeur [$\times 10$] en termes de flux moyens calculés pour la période de reproduction ($2 \cdot 10^{11}$ contre $3,5 \cdot 10^{10}$ larves par jour respectivement). Les variations saisonnières des concentrations de larves planctoniques des trois rivières amont (Oise, Marne, Seine, Fig. 5), s'ajoutant à celles de la basse Seine et de l'estuaire, sont toutes différentes. Ainsi, la métapopulation du bassin est composée de **plusieurs populations de *Dreissena***.

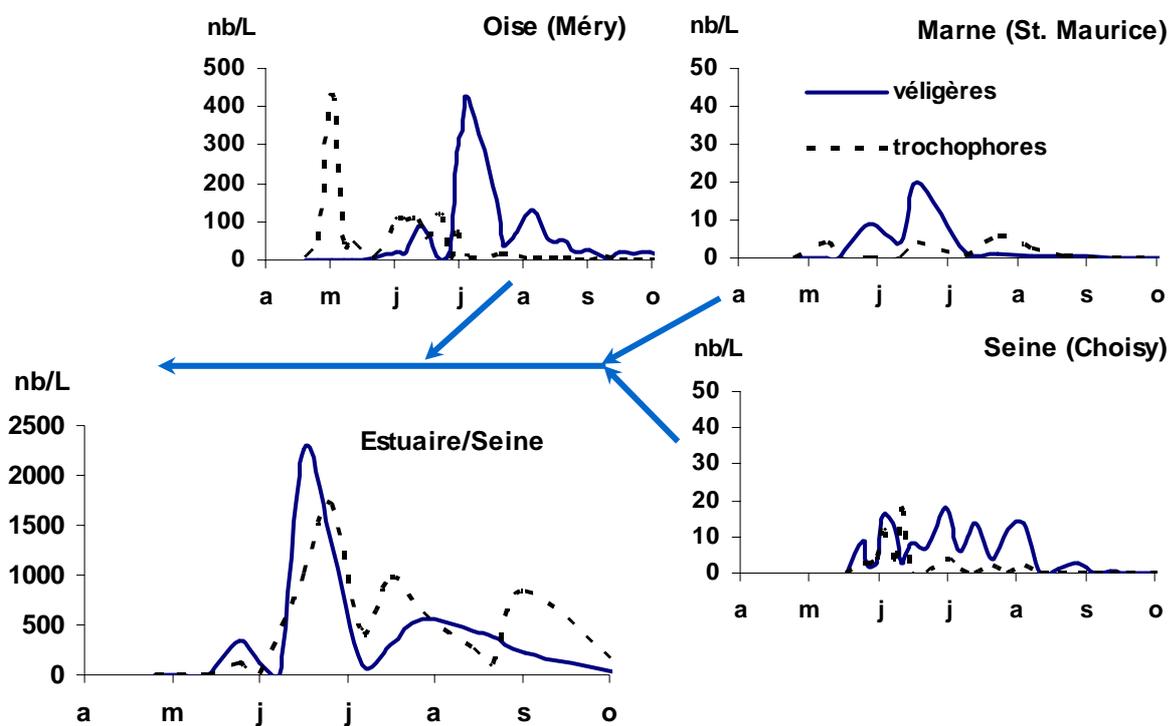


Figure 5. Contribution des flux de larves planctoniques de *Dreissena polymorpha* en provenance de la partie amont (Seine à Choisy) et des tributaires (Marne, Oise) au flux aval (estuaire moyen). Exemple des suivis saisonniers de 2001.

2.2. De la phase planctonique à l'état benthique : recrutement des larves de *Dreissena* sur les substrats artificiels

Le passage de la phase planctonique vers la phase benthique est considéré comme une période cruciale dans le cycle de *Dreissena* marquée par des changements morphologiques dus au développement des nouveaux systèmes d'organes, l'apparition du pied en particulier (d'où le nom de « pédivéligère »). C'est un stade intermédiaire, alourdi, capable de se maintenir dans le plancton (grâce à son velum), mais aussi capable de sédimer (Kirpichenko, 1964 ; Ackerman *et al.* 1994).

Dans cette étude, l'implantation initiale est déterminée par comparaison des densités des larves benthiques avec le flux des larves planctoniques ayant atteint le stade « pédivéligère » (généralement, $> 150 \mu\text{m}$ de taille), stade comprenant le pool de larves prêtes à sédimer (Fig. 6).

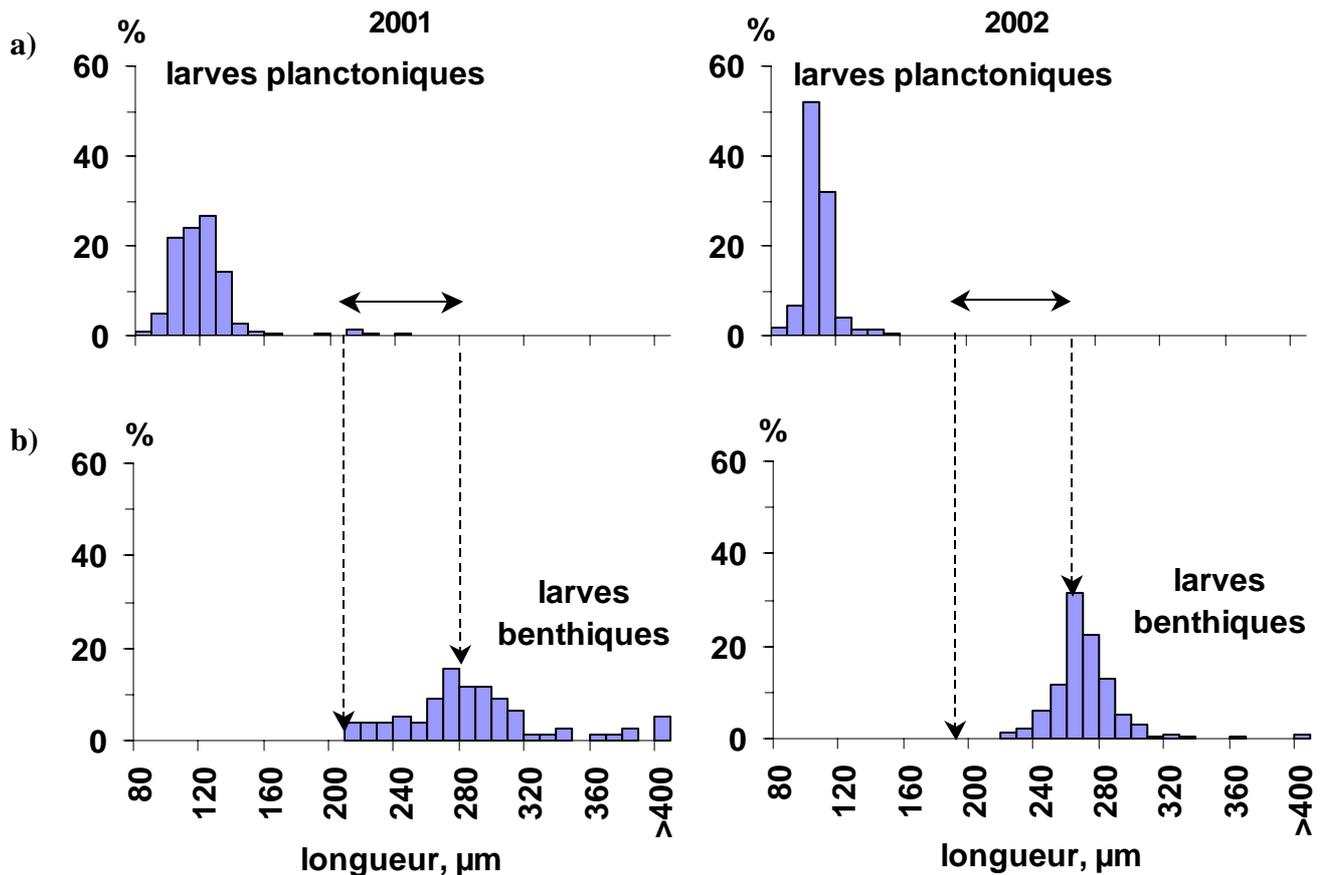


Figure 6. Structure en taille (%) : (a) des larves planctoniques (concentrations pondérées par le débit) pendant la saison de reproduction et (b) des larves sédimentées sur les substrats horizontaux « consécutifs » pendant la même période. Les doubles flèches indiquent les classes de tailles trouvées à la fois dans le plancton et sur les pièges : la ligne discontinue gauche correspond à la taille minimale des larves sédimentées, la ligne droite montre la taille maximale observée dans la phase planctonique.

Les concentrations en larves alourdis sont très faibles dans la colonne d'eau généralement bien mélangée dans la Marne et dans la Seine. Cette faible proportion de grandes larves s'explique par les pertes importantes durant la phase planctonique par mortalité physiologique ou bien par la prédation sélective (exercée par les alevins essentiellement).

En 2002, le recrutement (sédimentation) commence à la mi-juin, mais prend de l'importance à la fin du mois d'août, alors que les flux de larves prêtes à sédimenter restent relativement faibles dans la colonne d'eau, malgré des flux de trochophores et D-shaped importants (Fig. 4 ; Tabl. 1).

Le module de calcul élaboré pour interpréter les observations disponibles sur les pièges benthiques décrit le recrutement des pédivéligères benthiques à partir des concentrations de larves planctoniques prêtes à sédimenter dans la colonne d'eau sus-jacente, les taux de fixation, de croissance et de mortalité étant à ajuster à la distribution par classe de taille des organismes recrutés sur les pièges. Les valeurs des paramètres sont ainsi estimées en confrontant les simulations et les résultats expérimentaux obtenus sur les pièges (Fig. 7).

Nous avons exploré les pièges posés pendant des durées variables (14 jours et 28 jours notamment), (Fig. 7 ; Tab. 2). Alors que les valeurs des paramètres sont relativement homogènes pour les pièges posés pendant une durée de 14 jours, l'hétérogénéité des valeurs observées sur des pièges posés pendant une plus longue durée, nous a conduit à penser qu'une durée de 28 jours pouvaient entraîner des phénomènes biologiques complexes non pris en compte par le module de calcul.

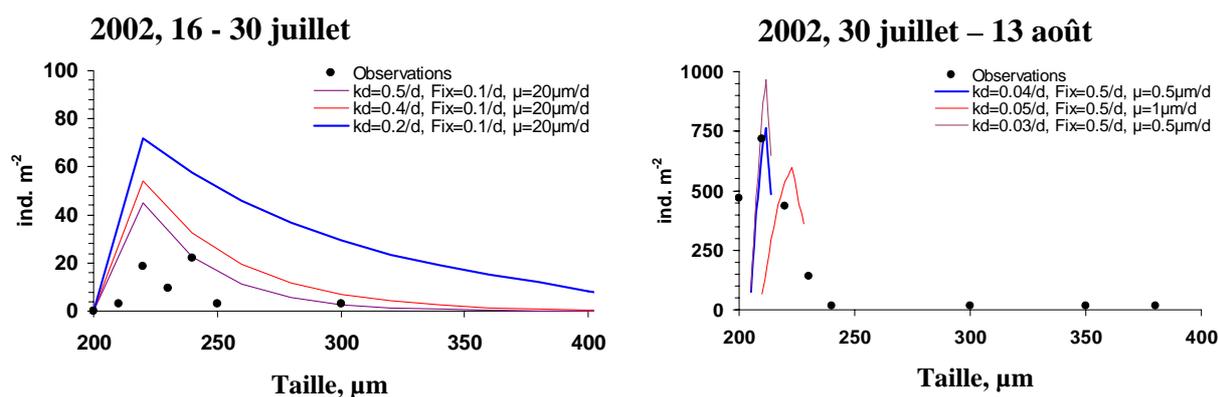


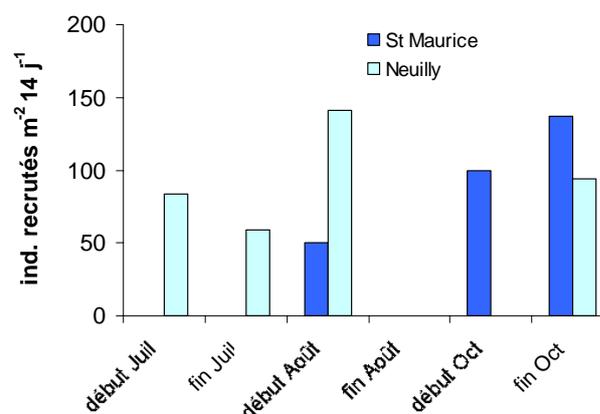
Figure 7. Exemple de simulations par le module de la distribution des organismes sur les pièges verticaux de 14 jours de durée d'exposition en 2002 posés au niveau de la station Neuilly à 26 km à l'amont de St. Maurice.

Tableau 2. Valeurs des paramètres obtenues par simulations de la distribution des organismes sur les différents pièges. Les intitulés de pièges sont SM : St Maurice ; N : Neuilly ; μ est le taux de croissance, $\mu\text{m j}^{-1}$; Fix : le taux de fixation (recrutement), j^{-1} ; kd : le taux de mortalité, j^{-1} .

Date 2002	durée Pose j	N° piège	Temp °C	Débits m3/s		μ $\mu\text{m/j}$	Tfix j^{-1}	Kd j^{-1}
16/7-30/7	14	N	22.1	51.1	20	0.1	0.5	
30/7-13/8	14	N	21.5	61.4	10	0.05	0.45	
5/8-19/8	14	SM	20.9	58.3	4	0.15	0.25	
13/8-10/9	28	N	20.3	61.1	0.5	0.5	0.04	
5/8-2/9	28	SM	20.8	61.0	2	0.2	0.15	
2/9-30/9	28	SM	19.4	57.8	2	0.25	0.1	
2/9-14/10	43	SM	17.2	52.4	1	0.4	0.05	
10/6-28/10	110	SM	19.0	54.8	0.5	0.45	0.03	

Les stations voisines sur la Marne (Neuilly et St Maurice, séparées de 26 km de distance) montrent une distribution avec un pic pour des tailles de larves plus grandes à Neuilly, en amont, qu'à St Maurice. A l'échelle saisonnière, quand on considère les pièges posés pendant 14 jours, il n'apparaît pas d'évolution significative du nombre d'individus recruté au cours de la période estivale, tant à Neuilly qu'à St Maurice (Fig. 8).

Figure 8. Variations saisonnières des densités des larves pédivéligères benthiques de *Dreissena polymorpha* recrutées sur les pièges verticaux posés pendant 14 jours dans la partie aval de la Marne aux stations de Neuilly/ Marne et St Maurice.



Nous avons alors cherché à expliquer les valeurs des paramètres obtenus à partir des pièges exposés 14 jours uniquement en fonction des principaux facteurs du milieu (débit, nourriture), (Fig. 9). Logiquement, nous avons considéré que les taux de fixation et de mortalité pouvaient dépendre du débit, alors que la croissance serait plus dépendante de l'abondance de la ressource nutritionnelle. Comme la gamme de débit explorée est finalement relativement étroite, aucune relation n'apparaît ; les valeurs moyennes sont alors de $0,12\text{ j}^{-1}$ pour le taux de fixation et de $0,36\text{ j}^{-1}$ pour le taux de

mortalité. Il n'apparaît pas non plus de relation évidente entre le taux de croissance et les concentrations en pigments algaux, la moyenne du taux de croissance étant de $18 \mu\text{m j}^{-1}$, valeur en accord avec les estimations précédentes. La gamme des concentrations en pigments est également relativement étroite, mais l'orientation des points laisse supposer que le taux de croissance maintenu faible au dessous d'un seuil, pourrait augmenter avec l'accroissement de la quantité de nourriture, d'environ $4\text{-}5 \mu\text{g/L}$ (Chlorophylle a et Phéopigments) (Fig. 9).

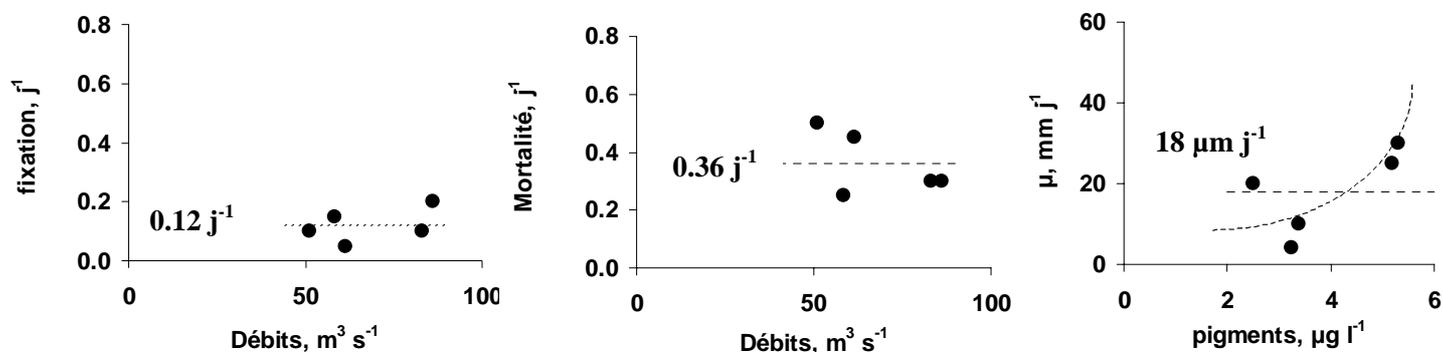


Figure 9. Représentation des taux de fixation et de mortalité en fonction du débit, et du taux de croissance (μ) en fonction de la concentration en pigments (Chlorophylle a + phéopigments).

Un taux de fixation estimé en moyenne à $0,12 \text{ j}^{-1}$, i.e. 12% par jour, est relativement élevé, compte tenu des contraintes d'un milieu courant. Toutefois le nombre d'individus fixés pendant 14 jours d'exposition sur les pièges verticaux reste limité (valeurs extrêmes de 80 à 1800 ind. m^{-2}) compte tenu des faibles concentrations dans la colonne d'eau de larves prêtes à sédimenter (« compétentes »). La mortalité apparaît en revanche assez élevée, de l'ordre de 40 % par jour ($0,36 \text{ j}^{-1}$). Mais des mortalités supérieures à 99% sont mentionnées dans les lacs durant cette étape de recrutement (Stanczykowska, 1977 ; Bially & MacIsaac, 2000), et même dans les conditions « favorables » contrôlées en laboratoire (~1% de survivants, Sprung, 1989 ; Vanderploeg et al. 1996).

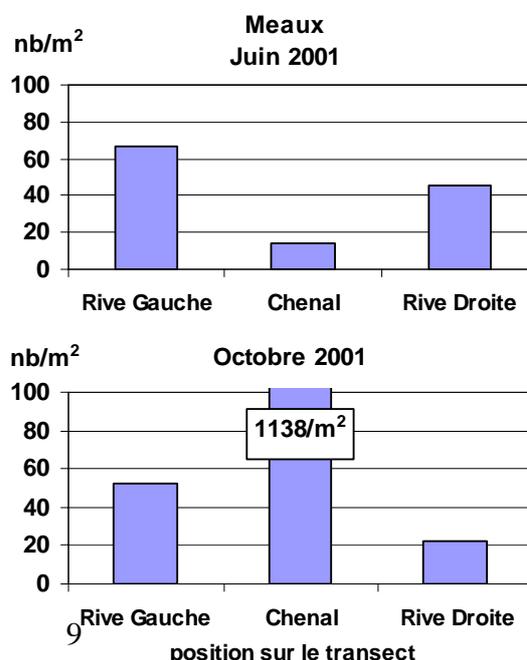
2.3. Les populations benthiques de la Marne

Les larves recrutées alimentent la population des juvéniles et des moules-adultes benthiques. Ce compartiment est étudié par plusieurs approches.

2.3.1. Estimations par les dragages

Les sédiments, échantillonnés par dragage en plusieurs points sur un profil transversal (RG, CH et RD) à chaque date, montrent une **forte hétérogénéité des densités** estimées le long du transect (Fig. 10).

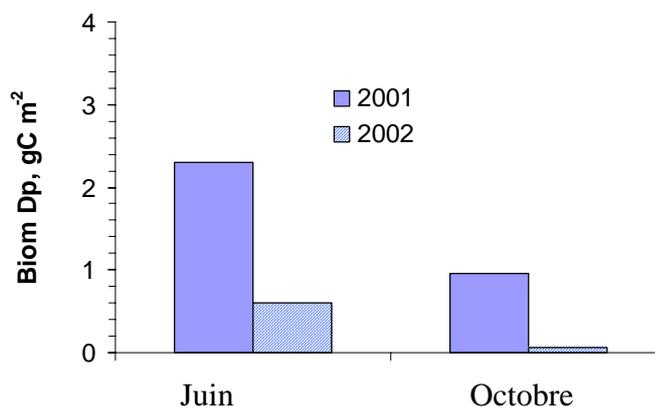
Figure 10. Variations des densités (nb m^{-2}) de *Dreissena polymorpha* le long d'un profil transversal à hauteur de la station de « Meaux » (Marne). Résultats obtenus par dragage des sédiments en 2001 à deux occasions : au début de la saison de reproduction (Juin) et à la fin (Octobre).



Les effectifs de *Dreissena* varient de 0 à 1461 individus par m² sur le secteur étudié de la basse Marne. Une telle distribution hétérogène est souvent due au comportement grégaire des moules, lié à une affinité particulière pour certains types de substrat (e.g. Mackie *et al.* 1989 ; Kovalak *et al.* 1993 ; Nalepa *et al.* 1995). Dans le milieu fluvial, il s'ajoute une redistribution plus ou moins unidirectionnelle facilitée par le courant (Martel, 1993 ; Ackerman *et al.* 1994 ; Kobak, 2001).

La diminution drastique des populations benthiques de *Dreissena* à l'exutoire de la Marne entre 2001 et 2002, serait le résultat du taux de recrutement faible et des pertes importantes (Figure 11).

Figure 11. Biomasse des individus benthiques récoltés en juin et octobre 2001 et 2002 à l'aval de la Marne (moyenne des résultats, sur les transects - RG, CH et RD - des deux stations proches Neuilly et St Maurice).



De telles variations spatiales, saisonnières et interannuelles d'une très grande ampleur seraient caractéristiques de populations nouvellement arrivées dans un milieu ou anciennement installées (e. g. Stanczykowska & Lewandowski, 1993 ; Dermotte *et al.*, 1993 ; Mellina & Rasmussen, 1994 ; Strayer & Smith, 1993).

Par ailleurs, l'établissement de la structure en âge de la population de *Dreissena* est possible grâce à une distinction des marques de croissance sur la coquille. Si la différenciation du nombre d'événements de recrutement par an est compromis, l'année de naissance en revanche est facile à déterminer par cette méthode, ce qui conduit ainsi à une information sur l'état de la population sur une période couvrant plusieurs années (Fig. 12). Nous constatons ainsi un déclin de la population au fond de la rivière depuis 1995, une année de reproduction des moules exceptionnellement réussie : les concentrations des larves planctoniques atteignaient alors 4500 individus L⁻¹.

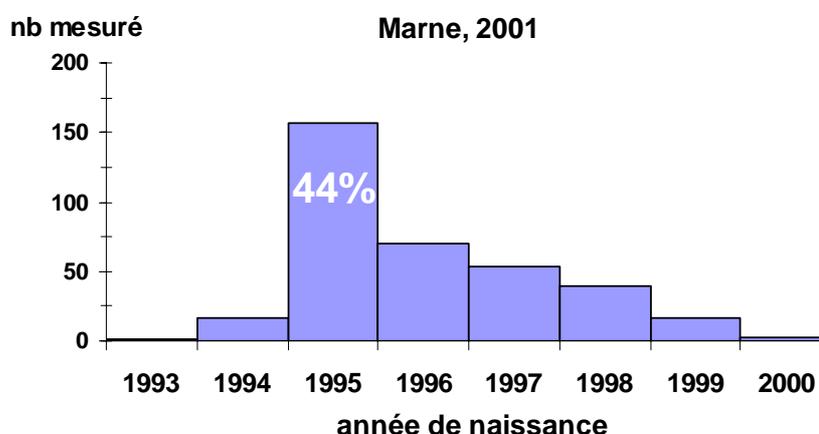


Figure 12. Structure en âge de la population benthique de *Dreissena polymorpha* dans la partie basse de la Marne en 2001. L'axe des ordonnées correspond au nombre d'individus appartenant à chaque classe d'âge, l'axe des abscisses montre l'année de naissance d'individus. Les moules de 6 ans d'âge (année de naissance 1995) sont dominantes et représentent 44 % de la population benthique.

Un tel déclin d'espèces à caractère invasif, comme c'est le cas des populations de *Dreissena* installées depuis des décennies dans le bassin de la Seine (Blanche, 1867), est souvent évoqué (cf. aussi Bachmann *et al.*, 2001). En tenant compte du fort potentiel de reproduction et de la longévité remarquable des moules, jusqu'à 8-9 ans (2-4 ans en moyenne), la restauration de stocks élevés dans la Marne est possible. Cette longévité signifie que les conditions environnementales dans le système sont plutôt favorables à la survie des moules adultes.

A l'échelle pluriannuelle, la dynamique de *Dreissena polymorpha* se caractérise dans le bassin de la Seine, par des phases « d'explosion démographique » suivies de phases de régression de la population, ce qui se produit aussi dans des milieux moins perturbés par l'hydrologie, parfois même caractérisé par des changements très lents des conditions environnementales (comme l'eutrophisation du milieu). La Dreissène ne peut toutefois pas disparaître complètement du bassin de la Seine, écosystème anthropisé et complexe : la Seine est en effet connectée à plusieurs bassins par des canaux et comprend des milieux stagnants - où la population est protégée au moins du stress hydraulique - communiquant avec les rivières, de telle sorte que la population de Dreissènes est tout à fait susceptible de se reconstituer à partir de telles sources.

2.3.2. Calcul à partir du flux des larves benthiques

Une méthode théorique, basée sur la recherche des géniteurs à partir des flux larvaires, calculés à partir des concentrations larvaires, peut conduire à une bonne évaluation des effectifs moyens des adultes, mais ne renseigne ni sur l'hétérogénéité des densités au fond, ni sur la structure en taille.

Le calcul des densités théoriques est basé sur un certain nombre d'hypothèses relatives aux flux larvaires issues de nos observations et aux données de la littérature :

i) 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 50 000- 80 000 à St. Maurice et Neuilly.

ii) Les taux de mortalité (m_i) propres à chaque classe de taille des larves planctoniques sont appliquées : 50-60 % pour les larves-trochophores d'1 jour d'âge, et 30-40 % j^{-1} pour toutes les cohortes suivantes.

iii) La croissance par cohorte utilisée dans les calculs est égale à $10 \mu m \text{ jour}^{-1}$, valeur moyenne déterminée pour les larves véligères planctoniques. Les vitesses du courant sont calculées à partir des sections mouillées et des 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), (Fig. 13). Les premiers résultats montrent qu'il existe des différences entre les estimations des densités benthiques obtenues indirectement par le calcul à partir des flux larvaires et les estimations fournies par les dragages aux stations de St Maurice, Neuilly et Meaux, en 2001 notamment (cf. Fig. 11) ; notons qu'une grande variabilité est observée en 2001, les deux observations représentant les valeurs de juin et d'octobre. La technique d'estimation des surfaces échantillonnées par dragage peut par ailleurs conduire à une sur-estimation des effectifs (Berly, 1989 ; Usseglio-Polatera, communication personnelle).

D'une manière générale, le calcul des organismes fixés par l'intermédiaire des flux larvaires est cohérent par rapport aux résultats obtenus par dragage, les calculs à partir des flux larvaires observés à St Maurice et à Neuilly fournissant une enveloppe des résultats (Fig. 13). La variabilité est au total relativement grande pour les deux méthodes. C'est au nombre d'œufs par femelle et à la variation de la vitesse de croissance larvaire que le calcul à partir des flux larvaires est le plus sensible.

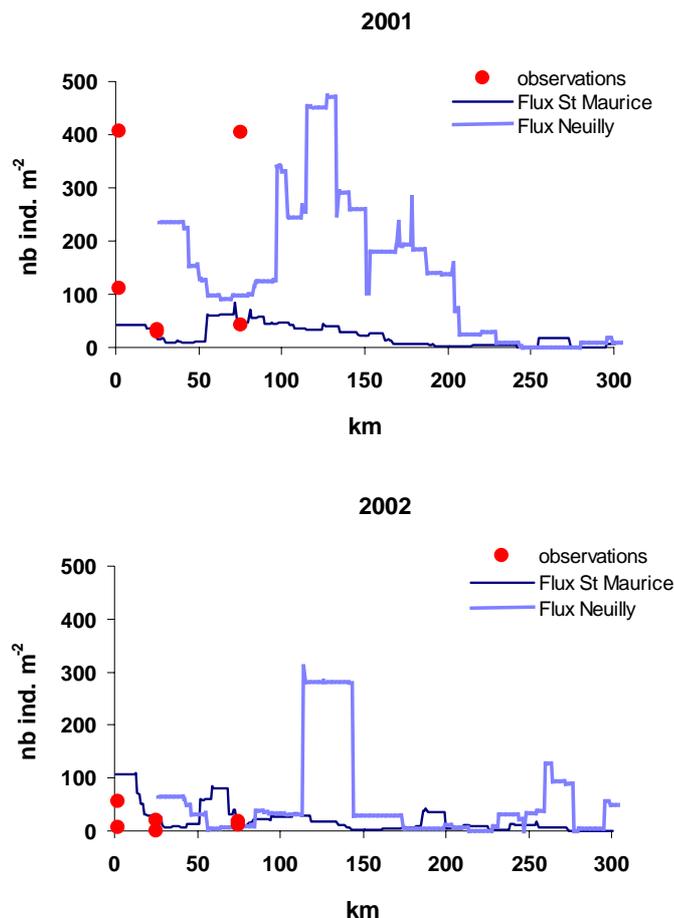


Figure 13. Moyennes annuelles des densités de *Dreissènes* fixées (en 2001 et 2002) calculées à partir des flux larvaires aux deux stations de la Marne (St Maurice et Neuilly). Les densités (nb m^{-2}) sont calculées par km en amont à partir des stations de prélèvements (St Maurice : 0 km ; Neuilly : 26 km). « Observations » représentent les évaluations des densités de *Dreissènes* adultes par la méthode de dragage. Pour une même station, les deux observations mettent en évidence la variabilité des densités obtenues en juin et en octobre, 2001 et 2002.

A ce stade de l'étude, on peut conclure que ces deux méthodes présentent chacune leurs propres limites : i) celle des dragage, limitée par l'hétérogénéité de la colonisation des fonds par les organismes, la difficulté d'échantillonnage et l'incertitude dans l'estimation des surfaces draguées ; ii) celle des flux plus indirecte, limitée par les sources d'erreurs liées à la détermination des flux annuels et des hypothèses sur la dynamique des larves, les paramètres de cette dynamique présentant des variations importantes.

Nous avons appliqué le calcul des densités d'individus benthiques à partir des flux larvaires à St Maurice aux autres années (Fig. 14). Ce calcul semble confirmer qu'il existe une colonie de *Dreissènes* fixées aux environs de St Maurice (km 0-5), mais une colonie plus importante serait située à l'amont de St Maurice, aux environs de Meaux (km 50-75).

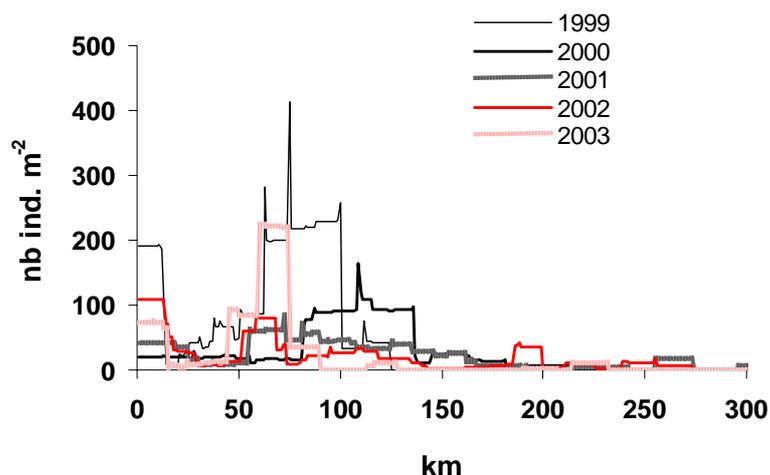


Figure 14. Moyennes annuelles des densités de *Dreissènes* adultes, de 1999 à 2003, calculées à partir des flux larvaires à St Maurice.

2.4. Modélisation de la densité des *Dreissènes* benthiques

Le traitement des problèmes d'eutrophisation dans la Seine nécessite une connaissance approfondie de la dynamique du phytoplancton en rivière et de son contrôle par les facteurs hydrologiques et météorologiques, nutritionnels (bottom-up) mais également biologiques (top-down). 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 du au zooplancton seul, comme c'est le cas en milieu lacustre. En effet, le temps de séjour des eaux est généralement insuffisant pour le développement de grands filtreurs tels que les cladocères (leur temps de génération est de l'ordre de 1-3 semaines). Afin de simuler correctement la biomasse du phytoplancton à l'exutoire de la Marne, mais aussi en basse Seine, nous avons été conduit à inclure une contrainte de pertes par les mollusques (Garnier *et al.*, 1999), dont la valeur était déterminée à partir des premières connaissances que nous avions de la population de *Dreissènes* (un nombre d'individus, et un taux de filtration, que nous faisons varier en fonction de la température).

2.4.1. Le module de calcul monostationnel

A partir de nos résultats et des données bibliographiques, nous avons construit un module monostationnel basé sur le flux larvaire, qui prenant en compte le recrutement (le passage de la phase planctonique à la phase benthique), permet de calculer l'évolution saisonnière de la biomasse des adultes fixés en une station. Rappelons que la maille benthique est représentée par 3 classes de taille : la première « 0 », décrit le recrutement des pédivélégères à partir des larves planctoniques, la deuxième « a » regroupe les juvéniles et la dernière « a+1 » correspond aux adultes-générateurs potentiels et que le recrutement dans la classe de taille supérieure se fait lorsque la biomasse individuelle passe au dessus de la valeur nominale de la classe. Pour chaque classe de taille deux paramètres sont pris en compte : la croissance et la mortalité. Alors que la croissance affecte la biomasse individuelle, la mortalité réduit le nombre d'individus dans une classe de taille ; la biomasse totale est la somme des biomasses pour les trois classes de taille.

2.4.2. Densités d'organismes adultes calculés : comparaison avec les résultats de dragages

Les résultats de simulation de la biomasse totale de la communauté benthique des Dreissènes dans les conditions environnementales de 2001 et 2002 sont présentés à la figure 15, à l'échelle monostationnelle.

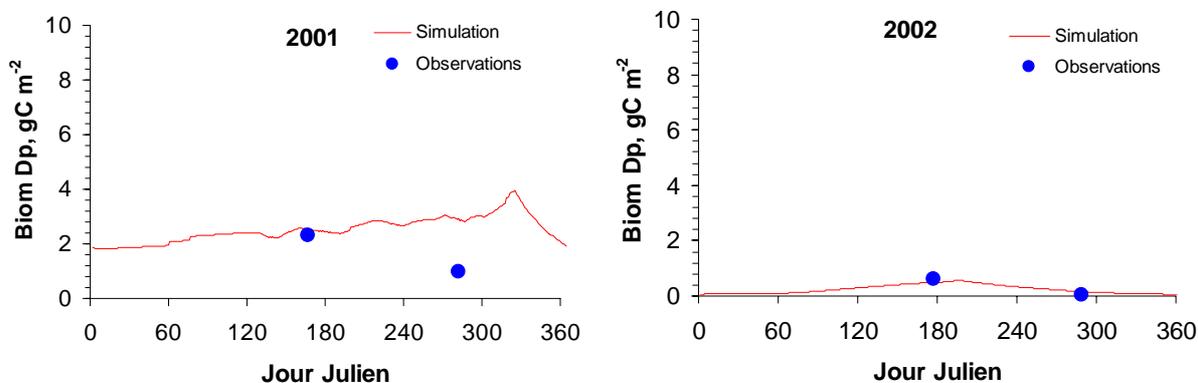


Figure 15. Résultats de la simulation de la biomasse totale des *Dreissena benthiques* au niveau de station St. Maurice/Marne au cours de deux années, 2001 et 2002.

Les simulations sont en assez bon accord avec les observations (Fig. 15). Si les différences entre juin et octobre 2001 ne sont pas très bien reproduites, en revanche les simulations rendent bien compte des variations interannuelles. Rappelons que ce module prend en compte les valeurs des paramètres estimés précédemment.

2.4.3. Explorations de nouvelles conditions : application du module

Ainsi, le module relativement bien validé, peut être utilisé pour explorer d'autres situations (Fig. 16). Nous avons par exemple utilisé ce module en multipliant par 10, la biomasse du phytoplancton de l'année 2002, considéré comme année de référence (Fig. 16a). Ce test montre bien que la population des Dreissènes adultes est fortement contrôlée par la nourriture. La diminution notable des blooms algaux dans la Marne pourrait donc expliquer le déclin des Dreissènes. Au début des années 1990, les blooms phytoplanctoniques formaient régulièrement au printemps des biomasses de l'ordre de 80-100 $\mu\text{g Chl}a \text{ L}^{-1}$, environ 4 fois plus que celles observées en 2001 et 2002.

Si l'on augmente à la fois la concentration des larves prêtes à sédimenter et la biomasse phytoplanctonique d'un ordre de grandeur, alors on reconstitue une population de Dreissènes adultes importantes, du type de celle qui devait être dans Marne en 1995-1996, compte tenu des concentrations larvaires et de la nourriture observées alors (Fig. 16b).

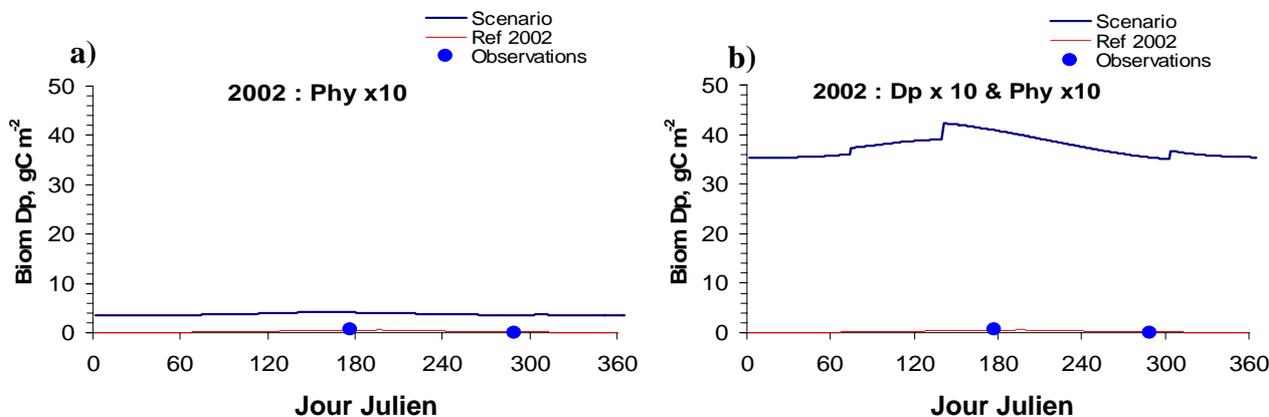


Figure 16. Exploration par le modèle de nouvelles conditions : a) la concentration en pigments est multipliée par 10 ; b) les concentrations en larves prêtes à sédimenter et en pigments ont été multipliées par 10.

Il apparaît donc que les concentrations basses en chlorophylle constitueraient un facteur limitant pour les stades adultes. La limitation en ressource nutritive pour les Dreissènes aux stades larvaires n'est en outre pas exclue. En retour, ce bivalve puissant filtreur, modifierait de façon importante la biomasse phytoplanctonique, ainsi que Bastviken *et al.* (1998), l'ont montré dans des lacs (d'une valeur estivale de 30 µg Chl_a L⁻¹ après le bloom printanier de diatomées et avant la saison de reproduction et de croissances des organismes, à 9 µg Chl_a L⁻¹).

L'accès à la communauté benthiques des Dreissènes par l'intermédiaire de la méthode de dragage est contraignante et difficile, compte tenu de l'effort de terrain et de tri nécessaire ; toutefois malgré une variabilité importante, qu'elle soit intra-station (selon un transect), annuelle ou inter-annuelle, elle permet de valider l'estimation des densités benthiques à partir des flux larvaires. Nous pourrions donc, grâce à cette méthode, exploiter plus complètement les flux larvaires déterminés à l'exutoire des affluents de la Seine amont, de l'Oise et de la basse Seine et son estuaire. Bien que la méthode des flux larvaires nécessite une analyse par classe de taille de la population, celle-ci reste plus aisément applicable que la méthode de dragage.

Cependant, l'analyse des échantillons benthiques reste intéressante, car elle a permis de mieux caractériser l'affinité des organismes aux différents types de substrat, et a conduit à analyser l'ensemble de la communauté benthique en terme d'invasion mais aussi de biodiversité (Akopian *et al.*, 2004)

3. Conclusions

Dreissena polymorpha, est une espèce à fort pouvoir invasif, qui a connu une extension impressionnante de son aire de répartition, et fait désormais partie intégrante des biocénoses du bassin de la Seine. Cette espèce ne peut être toutefois considérée comme un élément « stable » de la communauté benthique en raison des fortes variations de densité dans l'espace et dans le temps observées à tous les stades de son cycle de vie complexe. Les mécanismes de régulation de la population de cette espèce à large valence écologique, ne sont pas seulement de nature « externe », à savoir les facteurs de contrôle abiotiques ou biotiques, mais aussi semblent être influencés par des rythmes endogènes, densité-dépendants. Par conséquent, la compréhension de la dynamique de la population de *Dreissena polymorpha* s'avère difficile ; si la formalisation mathématique de sa dynamique est déjà réalisée, la détermination précise de tous les paramètres impliqués paraît compromise, d'autant plus que nous avons affaire à une métapopulation dans un milieu courant à fortes contraintes environnementales qui n'ont pas d'équivalent en milieu lacustre.

Nous avons cherché à étudier *in situ* tous les stades du cycle de vie de ce mollusque en relations avec les facteurs de contrôle physico-chimiques et biologiques dans la partie aval du bassin.

Une attention particulière a été portée à la comparaison d'une méthode originale d'estimation des stocks des moules zébrées à partir des flux larvaires avec une approche par dragage. On peut désormais considérer que cette procédure est validée ; automatisée sur le plan du calcul, elle permet de contourner la lourdeur technique liée aux prospections « directes » des sédiments par dragage, par exemple. Les gammes de variation des résultats sont du même ordre pour les deux approches.

Phase planctonique : dissémination unidirectionnelle

Dans la colonne d'eau, la propagation passive et unidirectionnelle des larves (trochophores, D-shaped et pédivéligères planctoniques) au gré des courants se fait sur de longues distances en relation avec le temps de développement dans la phase planctonique. Ainsi, les larves peuvent parcourir avant la sédimentation au minimum 165 km depuis l'endroit de la ponte (à raison de 15 jours de développement et 11 km/jour de la vitesse moyenne de courant). Dans un réseau hydrographique tel que le bassin de la Seine, les larves ont suffisamment de temps pour accomplir leur cycle planctonique et se fixer (sédimenter).

Le potentiel de dispersion de *Dreissena polymorpha* reste très important malgré une baisse des concentrations larvaires constatée depuis 1995 : les flux annuels totaux des larves dans la partie aval du bassin sont estimés à 10¹⁰-10¹⁴ larves an⁻¹ ; les larves matures « compétentes » à la sédimentation représentent 1-2 % de ce flux. La probabilité de survie jusqu'au stade pédivéligère semble fonction de

la vitesse du courant (vraisemblablement responsable d'une mortalité élevée) et de la position de la colonie-mère le long du gradient longitudinal.

Le déclenchement de la ponte débute après une montée rapide de température au printemps, puis l'émission larvaire reste indépendante des variations thermiques jusqu'à la fin de la période de reproduction. La principale période de production larvaire (avril-octobre, en période étiage) coïncide souvent avec le développement phytoplanctonique et la baisse de la vitesse d'écoulement ; le développement larvaire se déroule donc en principe dans les conditions les plus favorables. Cependant, la production larvaire dépendant en premier lieu de l'état physiologique des géniteurs, répond à des facteurs de contrôle physico-chimiques et biologiques, qui induisent une forte variabilité saisonnière, inter-annuelle et spatiale, d'ailleurs observée dans la partie aval de la Marne et dans la Seine.

Phase transitoire : la fixation

La transition entre la phase planctonique et la phase benthique suivie d'une métamorphose profonde des larves représente une étape de très grande vulnérabilité dans le cycle de vie des Dreissènes. Cette étude a montré que cette phase était la plus difficile à appréhender. Dans les milieux courants, la cinétique temporelle des larves planctoniques prêtes à sédimenter n'est pas liée de façon directe à la cinétique de recrutement au fond au niveau d'une station d'observation.

La période de recrutement sur les substrats benthiques est décalée de plusieurs semaines, par rapport à la date de première apparition des larves dans le plancton, ce qui (contrairement aux milieux stagnants) ne correspond pas à la durée du développement planctonique, mais traduit les spécificités hydrologiques du cours d'eau : les premières larves benthiques de l'année sont observées seulement quand la vitesse moyenne du courant baisse en dessous de $0,9 \text{ m s}^{-1}$.

Le recrutement des larves de *Dreissena* sur des substrats durs est influencé de manière significative ni par la composition ni par l'abondance du peuplement-colonisateur. Les taux de croissance journaliers moyens des pédivéligères avant la métamorphose augmentent au cours de la saison du recrutement pour atteindre $22,8 \mu\text{m jour}^{-1}$ fin septembre. Ces taux de croissance seraient en moyenne de $18 \mu\text{m jour}^{-1}$ en moyenne. Outre le taux de croissance, le taux de mortalité moyen des pédivéligères a été estimé à 36 % jour^{-1} ; le taux de recrutement à partir des concentrations des larves « compétentes » serait de 12 % par jour.

Phase benthique

La distribution des densités de Dreissènes benthiques est très hétérogène. La disponibilité des espaces colonisables est accentuée dans les rivières aménagées telles que la Marne et la Seine par la chenalisation et la présence de divers supports artificiels (constructions portuaires, palplanches consolidant les rives, ouvrages de régulation, etc.). Cette surface potentiellement colonisable est estimée à plus de 70% des fonds dans la basse Marne et dans la basse Seine jusqu'à son estuaire.

Les populations benthiques de *Dreissena polymorpha* sont en régression depuis 1995, année d'une « explosion démographique » dans la Marne. Cette baisse des effectifs des moules adultes au niveau de l'exutoire de la Marne se traduit par une diminution des flux planctoniques. A l'échelle de la station, nous sommes en mesure de calculer l'évolution saisonnière de la population benthique à partir de la concentration en larves et nous avons montré combien cette biomasse dépend de la nourriture disponible et de la quantité de larves. Le module de calcul élaboré devrait pouvoir désormais être couplé à n'importe quel modèle de fonctionnement écologique d'un milieu stagnant ou courant.

Le module de la DYnamique des MOules (**DYNAMO**, Fig. 17) d'eau douce *Dreissena* pourra s'intégrer au modèle d'écosystème RIVERSTRAHLER et permettre de simuler l'impact des populations de *Dreissena* sur l'écosystème.

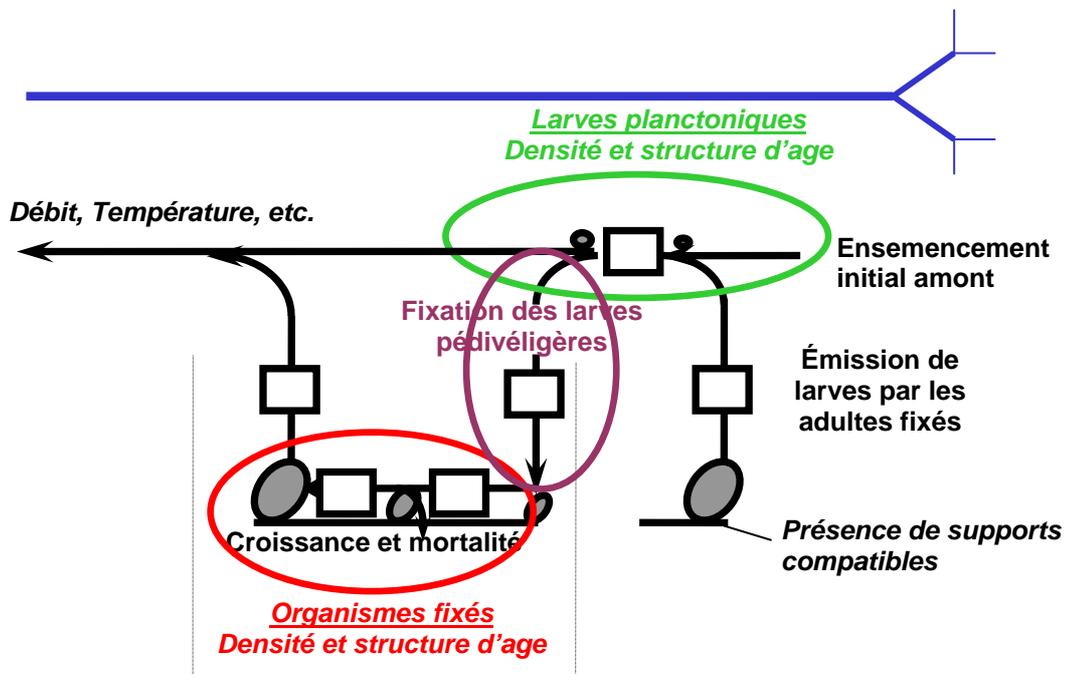


Figure 17. Schéma conceptuel du modèle de dynamique des populations de *Dreissena*, DynaMo. Trois étapes du cycle de vie de *Dreissena* correspondant aux modules de calcul sont entourées par les ellipses.

Au total, *Dreissena polymorpha* est une espèce à vulnérabilité accrue dans un milieu courant instable et perturbé du fait de son cycle vital composé de nombreux stades successifs partagés entre les compartiments planctonique et benthique. Néanmoins, ce stratège « r » possède des capacités étonnantes à se maintenir pendant des décennies dans le bassin de la Seine en alternant des phases de prolifération et de régression. Cette pérennité est renforcée par l'action de l'homme du fait de la mise en connexion de divers bassins hydrographiques jadis séparés, de la chenalisation et de la régulation des cours d'eau, etc. Le suivi de cette espèce-clé est d'autant plus nécessaire que son impact sur l'écosystème (détournement des flux de matière, influence sur la biodiversité, etc.) peut être très important, en premier lieu à cause de son activité de filtration très puissante. La présente étude a permis d'éclaircir les conditions de développement de chaque stade principal de *Dreissena* et de mettre en place plusieurs méthodes d'estimation des populations et de leur impact sur le milieu.

Plus encore, *Dreissena polymorpha* se présente comme un organisme capable de faciliter l'arrivée et l'installation d'un cortège d'espèces invasives ayant la même origine et donc, co-évoluant avec la moule zébrée comme *Dikerogammarus villosus*, *Chelicorophium curvispinum* et *Hypania invalida* (Akopian *et al.*, 2004). En raison de leurs traits bio-écologiques, les deux dernières espèces sont même susceptibles de nuire, voire de causer un déclin des populations des moules zébrées sous certaines conditions.

4. Références bibliographiques

- ACKERMAN, J. D., B. SIM, S. J. NICHOLS & R. CLAUDI. 1994. A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves. Canadian Journal of Zoology **72**: 1169-1179.
- AKOPIAN (TER-OVANESESIAN), M. 1999. Cinétique et rôle du zooplancton dans les flux de matière particulaire: du lac de Der-Chantecoq (réservoir de la Marne) à l'estuaire de la Seine, p. 195pp. Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- AKOPIAN, M., J. GARNIER, P. TESTARD, & A. FICHT. 2001. Estimating the benthic population of *Dreissena polymorpha* and its impact in the lower Seine river, France. Estuaries **24**: 1003-1014.
- AKOPIAN, M., J. GARNIER, BILLEN G., PINAULT S., DESRUELLE M., HERBAL M., USSEGLIO-POLATERA P., BEISEL J.-N., WAGNER PH. & DEVIN S. (2004). Impact du Lamellibranche invasif *Dreissena* spp. dans le bassin de la Seine : modélisation écologique. Rapport final MEDD (Subvention N° 01117), 75pp + Annexes.
- BACHMANN, V., & P. USSEGLIO-POLATERA. 1999. Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of the large regulated river: The Mosel. Hydrobiologia **410**: 39-46.
- 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, p. 228 pp. Université de Metz.
- BACHMANN, V., J. N. BEISEL, P. USSEGLIO-POLATERA & J. C. MORETEAU. 2001. Decline of *Dreissena polymorpha* in the river Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. Arch. Hydrobiol. **151**: 263-281.
- BASTVIKEN, D. T. E., N. F. CARACO, & J. J. COLE. 1998. Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. Freshwater Biology **39**: 375-386.
- BERLY, A. 1989. Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône, p. 309pp. Université de Lyon I.
- BIALLY, A., & H. J. MACISAAC. 2000. Fouling mussels (*Dreissena* spp.) colonize soft sediments in lake Erie and facilitate benthic invertebrates. Freshwater Biology **43**: 85-97.
- BLANCHE, M. 1867. Sur l'occurrence de *Dreissena polymorpha* dans la Seine. Bull. Soc. Sc. Nat. Rouen **2**: 69-70.
- DERMOTT, R., J. MITCHELL, I. MURRAY & E. FEAR. 1993. Biomass and production of *Dreissena* in the shallow littoral of Eastern Lake Erie. In T. F. Nalepa and D. W. Schloesser [eds.], Zebra mussels. Biology, impacts, and control. Lewis publishers.
- GARNIER, J., BILLEN G. & M. COSTE. 1995. Seasonal succession of diatoms and Chlorophyceae in the drainage network of the river Seine: observations and modelling. Limnology and Oceanography **40**: 750-765.
- GARNIER J., BILLEN G., HANSET PH., TESTARD P. & COSTE M. (1998). Développement algal et eutrophisation. Chapitre 14. In: *La Seine en son bassin Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé* (Meybeck M., De Marsily G & Fustec F. eds). Elsevier, Paris. p. 593-626.
- GARNIER, J., G. BILLEN & 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.
- HEBERT, P. D. N., B. W. MUNCASTER, and G. L. MACKIE. 1989. Ecological and genetic studies in *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusk in the Great Lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **46**: 1587-1591.
- HOPKINS, G. J., & J. H. LEACH. 1993. A photographic guide to the identification of larval stages of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), p. 761-772. In T. F. Nalepa and D. W. Schloesser [eds.], Zebra mussels, biology, impact, and control. Lewis publishers.

- KARNAUKHOV, V. N. & A. V. KARNAUKHOV. 1993. Perspectives on the ecological impacts of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the former European USSR and in North America, p. 729-733. In T. F. Nalepa and D. W. Schloesser [eds.], Zebra mussels: biology, impacts, and control. Lewis publishers.
- KIRPICHENKO, M. J. 1964. Phenology, population dynamics, and growth of *Dreissena* larvae in the Kuibyshev Reservoir (en russe). Trudy In-ta Biologii Vnutrennikh Vod **7**: 19-30.
- KOBAK, J. 2001. Light, gravity and conspecifics as cues to site selection and attachment behaviour of juvenile and adult *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771. J. Moll. Stud. **67**: 183-189.
- KOVALAK, W. P., G. D. LONGTON & R. D. SMITHEE. 1993. Infestation of power plant water systems by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), p. 359-381. In T. F. Nalepa and D. W. Schloesser [eds.], Zebra mussels: biology, impact and control. Lewis Publishers.
- LUDYANSKIY, M. L., D. MCDONALD & D. MACNEILL. 1993. Impact of the zebra mussel, a bivalve invader. BioScience **43**: 533-544.
- MACKIE, G. L., W. N. GIBBONS, B. W. MUNCASTER & I. M. GRAY. 1989. The zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: a synthesis of European experiences and a preview for North America, p. 1-76. In Q. s. P. f. Ontario [ed.]. Ontario Ministry of the Environment, Water Resources Branch, Great Lakes Section.
- MARTEL, A. 1993. Dispersal and recruitment of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in a nearshore area in west-central Lake Erie: the significance of postmetamorphic drifting. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **50**: 3-12.
- MELLINA, E. & J. B. RASMUSSEN. 1994. Patterns in the distribution and abundance of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in rivers and lakes in relation to substrate and other physicochemical factors. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **51**: 1024-1036.
- NICHOLS, S. J. 1996. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia and North America. Amer. Zool. **36**: 311-325.
- RAMCHARAN, C. W., D. K. PADILLA & S. I. DODSON. 1992. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **49**: 2611-2620.
- SPRUNG, M. 1989. Field and laboratory observations of *Dreissena polymorpha* larvae: abundance, growth, mortality and food demands. Archiv für Hydrobiologie **115**: 537-561.
- STANCZYKOWSKA, A. 1977. Ecology of *Dreissena polymorpha* Pall. (Bivalvia) in the food web of lake ecosystems. Polskie Archiwum Hydrobiologii **24**: 461-530.
- STANCZYKOWSKA, A. & K. LEWANDOWSKI. 1993. Effect of filtering activity of *Dreissena polymorpha* (Pall.) on the nutrient budget of the littoral of lake Mikolajskie. Hydrobiologia **251**: 73-79.
- STAROBOGATOV, Y. I. & S. I. ANDREEVA. 1994. The range and its history, p. 47-55. In Y. I. Starobogatov [ed.], Sistematika, evolyutsiya i prakticheskoe znachenie *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). (in Russian). Freshwater Zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) Taxonomy, ecology and practical use). Nauka.
- STRAYER, D. L. 1991. Projected distribution of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **48**: 1389-1395.
- STRAYER, D. L. & L. C. SMITH. 1993. Distribution of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in estuaries and brackish waters., p. 715-728. In T. F. Nalepa and D. W. Schloesser [eds.], Zebra mussels: biology, impacts, and control. Lewis publishers.
- STRAYER, D. L., J. POWELL, P. AMBROSE, L. C. SMITH, M. L. PACE & D. T. FISCHER. 1996. Arrival, spread, and early dynamics of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population in the Hudson River estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **53**: 1143-1149.
- TESTARD, P. 1990. Elements d'écologie du Lamellibranche invasif *Dreissena polymorpha* Pallas. Etude de la dispersion des larves en région parisienne et de leur fixation, p. 357. Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.
- VANDERPLOEG, H. A., J. R. LIEBIG & A. A. GLUCK. 1996. Evaluation of different phytoplankton for supporting development of zebra mussel larvae (*Dreissena polymorpha*): the importance of size and polyunsaturated fatty acid content. Journal of Great Lakes Research **22**: 36-45.
- WALZ, N. 1978b. The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and in lake Constance. II. Reproduction. Arch. Hydrobiol., suppl. **55**: 106-119.