

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

Maïa Akopian, Josette Garnier & Gilles Billen

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

<i>Introduction</i>	1
1. <i>Site d'étude</i>	2
2. <i>Méthodologie</i>	2
3. <i>Calculs</i>	4
4. <i>Résultats et discussion</i>	6
5. <i>Conclusions et perspectives</i>	16
6. <i>Références bibliographiques</i>	17

Introduction

Dreissena polymorpha demeure toujours un élément particulier au sein des compartiments tant benthique que planctonique, même dans les milieux tels que la Seine où elle est recensée depuis plus d'un siècle (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).

Dans ce contexte, **nos principaux objectifs** sont :

- d'analyser les conditions de dispersion et de renouvellement des populations de Dreissène aux exutoires des principaux affluents de la basse Seine ;
- d'élaborer un modèle de la dynamique de cet organisme à cycle de vie complexe ;
- d'estimer son impact sur l'écosystème.

1. Site d'étude

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. 1).

Un profil longitudinal de la basse Seine et de son estuaire a été réalisé en mai 2003, de la confluence avec la Marne (station St. Maurice) à Tancarville sur 15 stations.

2. Méthodologie

2.1. Prélèvements sur le terrain et analyses en laboratoire

La stratégie de prélèvements et d'expérimentation sur le terrain est adaptée à chaque phase du cycle de vie complexe de *Dreissena*.

Le **suiti des flux larvaires planctoniques** (stades trochophore et véligère), est assuré par les prélèvements hebdomadaires de 10 L d'eau. 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. 1).

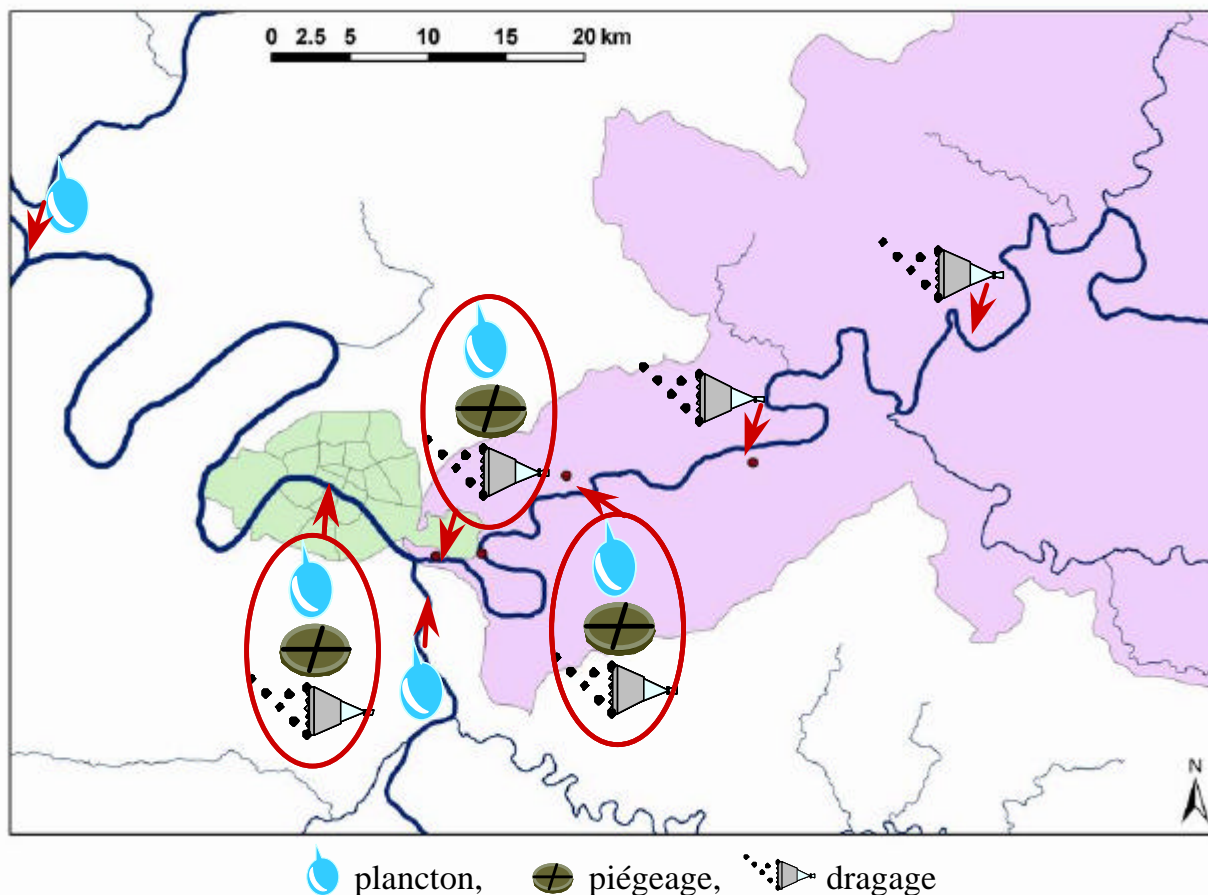


Figure 1. Stations de prélèvements sur la Marne, sur la Seine et sur l'Oise (flèches) de 1999 à 2002.

NB : Les prélèvements du plancton ont, en 2003, été effectués dans la partie aval de la Marne seulement, à deux stations.

La fréquence des prélèvements est toujours plus importante en période de ponte de mai à mi-juin : de 2 à 3 fois par semaine. Les échantillons sont concentrés sur un tamis de 40 μm et fixés au formol à 4%. Certaines variables physico-chimiques sont mesurées directement sur le terrain (température, pH, oxygène, transparence...), et de l'eau est prélevée pour les analyses au laboratoire (Chlorophylle, MES, COP, azote, phosphore, silice...).

Les larves de *Dreissena* sont déterminées, 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. Des histogrammes par classes de taille (par pas de 10 μm) sont dressés pour estimer l'âge des larves. Les autres organismes zooplanctoniques (*sensu stricto*) sont également déterminés et comptés.

Afin d'appréhender la fixation des pédivéligères (stade larvaire terminal) des **pièges benthiques** sont posés à 4 stations en 2001 et 2002 (Fig. 1). La période de piégeage correspond à la période de reproduction de *Dreissena* : les substrats artificiels (ciment et béton) sont régulièrement échantillonnés d'avril à octobre aux stations retenues pour le plancton. Plusieurs pièges à durée d'exposition différente (d'une semaine à quatre semaines ainsi que pour toute la période de reproduction) sont placés simultanément à chaque station. Une fois prélevés, ils sont immédiatement remplacés pour assurer la continuité de la surveillance.

Les organismes recueillis sont triés, déterminés et comptés au laboratoire, sous loupe binoculaire, comme pour les larves planctoniques. Le benthos échantillonné inclut une fraction appelée « microbenthique » retenue sur le tamis de 122 μm de vide de maille. Les larves de *Dreissena*

sont mesurées avec une précision de 5 µm selon trois dimensions : hauteur, largeur et épaisseur de la coquille.

La **population benthique** de la Marne est étudiée par des dragages réalisés à partir d'un zodiac en 2001 et en 2002 (grâce à la collaboration de l'équipe d'Usseglio-Polatera, de l'Université de Metz). Une drague ronde (type Railler du Baty, diamètre 30 cm, 25 kg à vide), est employée en remontant le sens du courant à 4 stations de la Marne (Fig. 1) : Meaux, Lagny, Neuilly/Marne et St. Maurice (Joinville). Chaque prélèvement représente 30 kg de sédiment environ. Chacune des stations est prospectée par la réalisation de 4 profils transversaux comprenant 3 coups de drague : en rive gauche, dans le chenal et en rive droite. Les campagnes sont menées à deux périodes de l'année : en début (juin) et en fin (octobre) de saison de reproduction des *Dreissena*. Ainsi, chaque tronçon a été échantillonné par 4 transects au cours de 4 campagnes successives.

Les prélèvements sont conditionnés dans des pots gradués de 2 L et fixés avec du formaldéhyde à 10 % en concentration finale. Les éléments du substrat les plus grossiers (blocs, branches) sont brossés (pour récupérer les organismes) et conservés dans des sacs plastiques pour les analyses granulométriques.

Les échantillons sont également triés, déterminés et comptés sous la loupe binoculaire. Les bivalves invasifs sont mesurés selon 3 dimensions de la coquille.

La méthode de **détermination des surfaces draguées** tient 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 1 x 1 x 0,05 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.

Le macrobenthos en fonction du type de substrat est étudié grâce à une campagne originale de plongée subaquatique le 19 juin 2002 (40 plongées). 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.

L'analyse granulométrique des sédiments. Les sédiments récoltés sont séchés à 105°C pendant 24 heures, et sont ensuite 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 différence de poids de chaque fraction avant et après calcination à 500 °C.

3. Calculs

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

Pour estimer le stock (S) des adultes-géniteurs susceptibles d'émettre les larves recueillies dans les échantillons d'eau, 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 ;

Le facteur 2 reflète le sexe-ratio 1:1 pour ce mollusque (Stanczykowska, 1977 ; Garric & Migeon, 1983).

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./m²) en amont de la station de prélèvement, supposant une colonisation homogène par tronçon.

Deux **modules de calcul monostationnels** sont créés pour comprendre la dynamique du peuplement benthique (Figure 2).

Le premier décrit le **recrutement des pédivéligères** benthiques à partir des concentrations de larves planctoniques de taille supérieure à 150 µm dans la colonne d'eau sus-jacente, compte tenu d'un taux de fixation à ajuster en fonction de la distribution en taille des pédivéligères sur les pièges. Les diverses cohortes de larves benthiques, et leur distribution de taille, évoluent au cours du temps en fonction des paramètres de croissance et de mortalité.

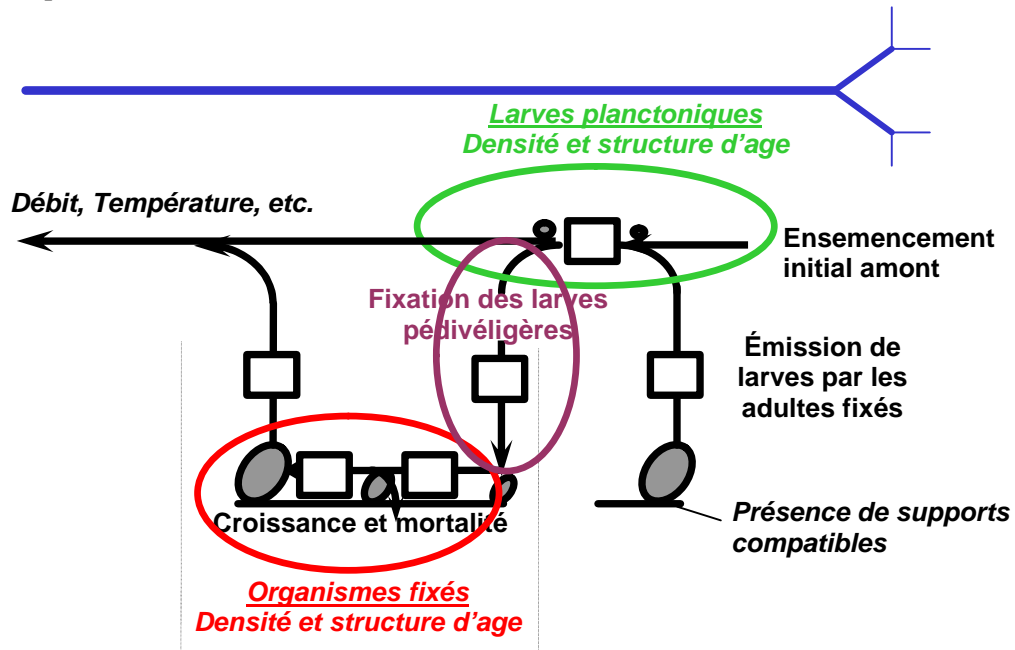


Figure 2. Schéma conceptuel du modèle de dynamique des populations de *Dreissena*, DynaMo. Trois étapes du cycle de vie de *Dreissena* correspondant aux modules de calcul sont entourées par les ellipses.

Le deuxième module concerne les **organismes fixés** aux stades juvéniles et adultes. Il reproduit la structure en taille (poids) des moules au fond en fonction de leur taux de croissance, de mortalité et de fixation, les contraintes étant la concentration en larves et en nourriture dans la colonne d'eau. Ce module en cours de développement, est encore au stade du test.

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* (Fig. 2). Les données de terrain et d'expérimentation *in situ*, complétées par l'analyse bibliographique, permettent de renseigner chaque module du modèle de la dynamique de population. En partant d'un flux de larves planctoniques où la structure en taille est liée à l'âge des individus, à leur vitesse de croissance et à la mortalité, le modèle reproduira le processus de colonisation des substrats disponibles. La population benthique s'installe et réagit aux principales variables du milieu pour produire à son tour des gamètes et alimenter le compartiment planctonique durant la période de reproduction.

4. Résultats et discussion

4.1. Phase larvaire planctonique

4.1.1. Variations temporelles.

Les flux larvaires planctoniques montrent une forte variation saisonnière avec un ou plusieurs maxima plus ou moins bien marqués (Fig. 3).

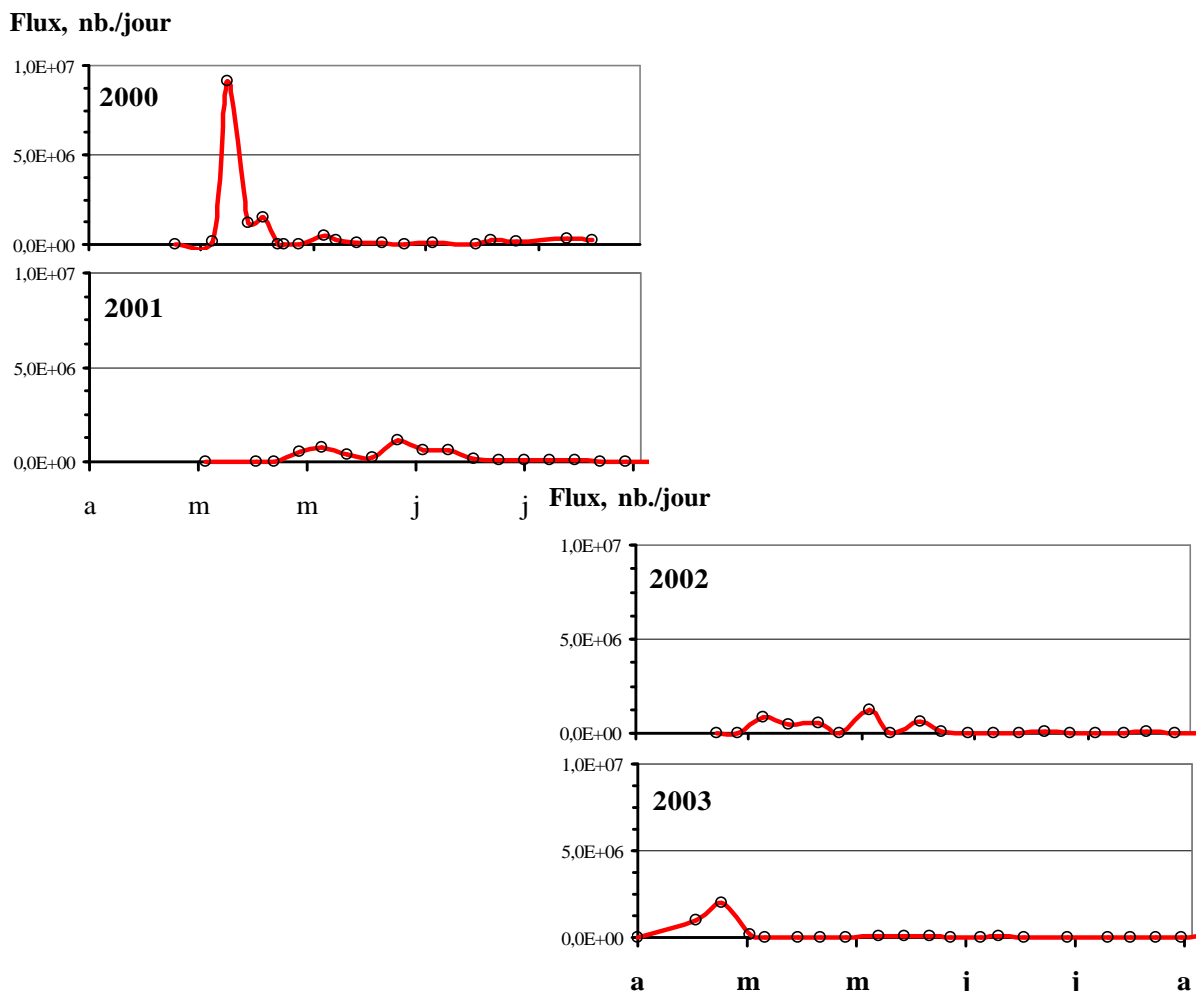


Figure 3. Variations saisonnières de flux (débit x concentration) larvaires planctoniques journaliers à la station la plus aval de la Marne (St. Maurice) de 2000 à 2003.

Les différences inter-annuelles sont considérables à St Maurice en ce qui concerne :

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

Par exemple, les premières larves de l'année sont observées très tôt en 2003 (dès le 1 avril), année caniculaire et sèche ; le seul pic planctonique est observé durant le mois de mai.

Au cours de ces dernières années, nous n'avons plus observé à cette station de la Marne la pullulation exceptionnelle de dreissènes de l'année 1995 où les flux atteignaient plus de 10^{13} larves par jour avec des concentrations qui dépassaient 5000 ind./L !

Les concentrations moyennes ont largement baissé et restent désormais à un niveau assez faible à St. Maurice et à Neuilly/Marne (Fig. 4, Tabl. 1).

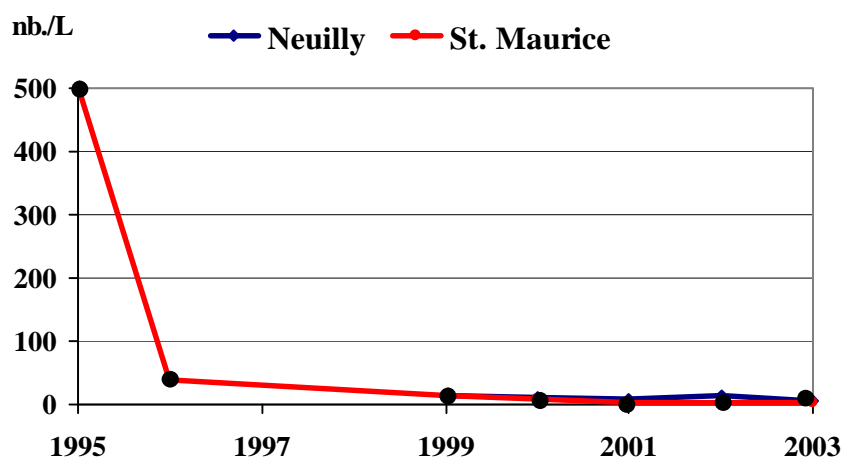


Figure 4. Baisse de concentration moyenne des larves planctoniques (nb. par L) pendant la saison de reproduction dans la portion aval de la Marne : stations Neuilly et St. Maurice par rapport à l'année 1995.

Cette chute drastique a commencé dès 1996, une année très sèche à débit moyen d'étiage de l'ordre de 29 m³/s, pendant la période de ponte de Dreissène. Un marnage important (les substrats durs, palplanches et rives renforcées, prisés par les moules se sont retrouvés à sec) et des températures élevées ont été à ce moment des facteurs influençant sans doute de façon négative le cycle de vie de *Dreissena*. Il n'apparaît pourtant pas de relation directe entre le débit et la concentration larvaire, sûrement à cause de la synergie entre la multitude de facteurs du milieu susceptible de jouer un rôle dans la dynamique de la moule. Par exemple, les changements brusques de débit (lachûres des barrages-réservoirs situés dans les têtes de bassin) et les crues peuvent décrocher les moules benthiques, empêcher la fixation des pédivéligères et diminuer le taux de fertilisation des gamètes dans la colonne d'eau. Il est donc important de noter le moment de l'année où la crue intervient pour la mettre en relation avec le cycle de vie de Dreissène. Le charriage des sédiments et/ou la sédimentation accrue sont par ailleurs des facteurs négatifs à prendre en compte. Enfin, des dragages des fonds par le Service de la Navigation de la Seine, ou le mouvements des péniches de particuliers riverains pourraient également être à l'origine de la décimation ou déplacement de la population.

Tableau 1 : Période de reproduction (apparition des premières larves dans le plancton et le dernier jour d'observation des larves), la concentration moyenne journalière des véligères pendant cette période (nb./L) et le flux moyen (nb./s) à deux stations sur la Marne et pour 5 années de suivi.

		1999	2000	2001	2002	2003
Neuilly/Marne	Période de reproduction	15/05-11/10/1999	02/05-04/10/2000	14/05-17/09/2001	13/05-16/09/2002	14/04-29/09/2003
	Concentration, nb./L	14,12	9,90	9,26	13,25	6,94
	Flux, nb./s	674810,9	823790,9	766541,3	1242167,4	427970,8
St. Maurice/Marne	Période de reproduction	25/05-13/08/1999	05/05-18/08/2000	17/05-17/09/2001	23/04-24/09/2002	01/04-05/09/2003
	Concentration, nb./L	15,13	8,92	3,71	3,15	3,53
	Flux, nb./s	644308,9	771192,8	256010,5	189372,2	175055,2

4.1.2. Variations spatiales

Le profil longitudinal de la Seine réalisé en mai 2003 (sur 2 jours, les 6 et 7 mai), a coïncidé avec la période de décroissance des concentrations larvaires après le maximum printanier dans la Marne. Néanmoins, quelques kilomètres plus en aval (au niveau de la confluence de la Seine avec l'Oise) la densité des larves planctoniques atteignait 250 individus par L assurant un flux supérieur à 10^{12} larves par jour (Fig. 5).

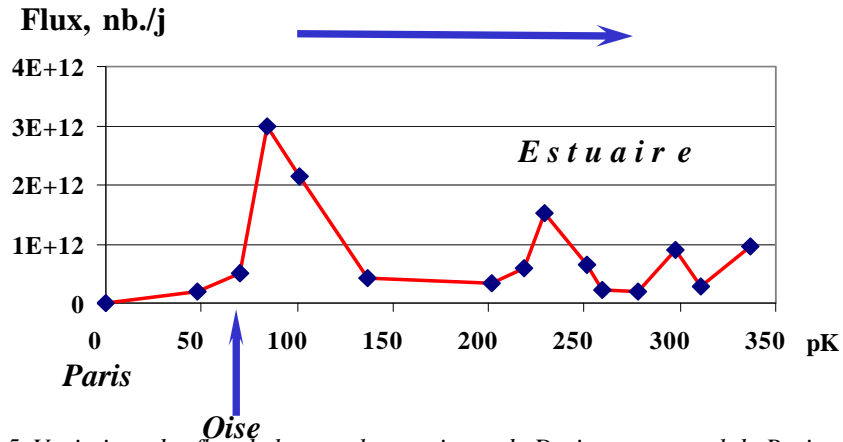


Figure 5. Variations des flux de larves planctoniques de *Dreissena* en aval de Paris et jusqu'à l'estuaire de la Seine en mai 2003. L'axe x montre la distance en km de Paris intra-muros.

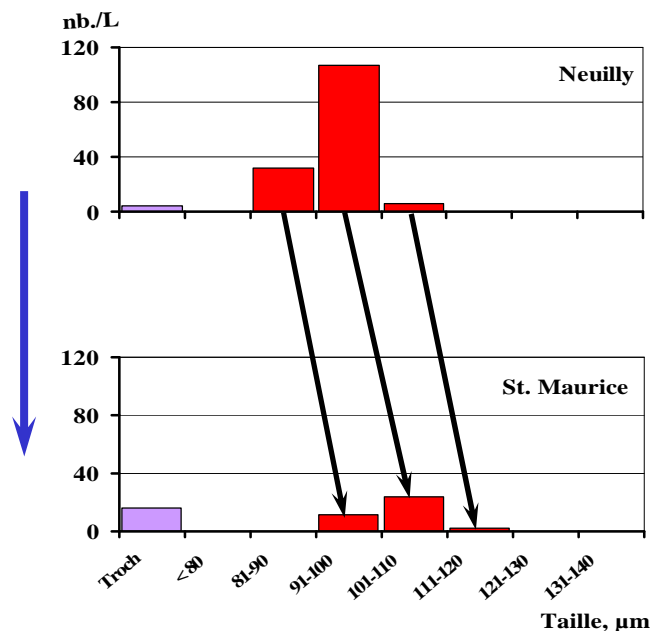
Plusieurs maxima sont observés le long du profil dans la partie estuarienne de la Seine démontrant l'existence de colonies distinctes (ponte non simultanée). L'effet de la marée dynamique ne peut pas être désigné comme cause d'une telle cinétique car les prélèvements sont effectués pendant la même phase de la marée (flot). A noter que même si tôt dans l'année, le temps de séjour des masses d'eau était suffisamment long pour que des larves de *Dreissena* venues de l'amont puissent accomplir leur développement planctonique et arriver à l'étape de fixation au niveau de Poses (temps de résidence des masses d'eau estimé à plus de 14 jours au barrage).

4.1.3. Structure en taille.

L'analyse de la structure en taille apporte une information supplémentaire permettant d'apprécier plusieurs caractéristiques de la phase larvaire.

Le suivi des masses d'eau entre les deux stations situées sur un tronçon sans affluents permet d'estimer la vitesse de croissance par cohorte et la mortalité des larves planctoniques (Fig. 6).

Figure 6. Les histogrammes de tailles des larves planctoniques de *Dreissena* dans deux stations de la basse Marne (avril 2003). Les flèches indiquent la croissance larvaire pendant le transit des masses d'eau entre les stations (1 jours et demi).



Par exemple, au mois d'avril lors du maximum de concentration pour l'année 2003, la mortalité larvaire avoisine 40% par jour.

La première barre sur l'histogramme (« Troch. ») correspond au premier stade larvaire lécithotrophe des trochophores. L'augmentation des effectifs sur ce tronçon de 23 km de la rivière signale un recrutement de jeunes larves sur ce tronçon. Les tailles moyennes des véligères, toujours modestes (Tableau 2) d'une année à l'autre témoignent de la dominance des plus jeunes classes d'âge dans le plancton. Ces moyennes ne sont pas significativement différentes entre les années et les stations. Ce fait est dû d'une part, à une arrivée massive des jeunes larves et donc à une **proximité des colonies des géniteurs pérennes**, et d'autre part, à une **mortalité élevée** dans la phase planctonique.

Tableau 2 : Taille (μm) des larves D-shaped à deux stations de la partie aval de la Marne : min = taille minimale, max = taille maximale au stade de véligère (D-shaped), la taille des plus grandes larves (stade post-véligère) trouvées dans le plancton est donnée entre parenthèses.

	1999	2000	2001	2002	2003
<u>St. Maurice</u>					
min	76	78	71	76	65
moyenne \pm écart-type	108,70 \pm 18,13	102,34 \pm 9,97	100,47 \pm 12,71	98,79 \pm 11,27	96,71 \pm 11,77
max	156 (156)	146 (220)	140 (275)	186 (270)	184 (260)
<u>Neuilly/Marne</u>					
min	74	78	76	77	70
moyenne \pm écart-type	101,00 \pm 9,65	100,19 \pm 9,65	106,81 \pm 14,61	94,62 \pm 6,93	97,65 \pm 9,07
max	156 (288)	152 (274)	184 (250)	180 (263)	138 (369)

La mortalité dite « naturelle » est sous-estimée si cette grandeur est évaluée à partir des observations intégrant les larves mortes dans les échantillons ; effectivement, la mortalité n'excède pas 4,9 % au cours des 5 années d'observation (1,45% en moyenne). La prédation (par les alevins, les poissons planctonophages, etc.) est souvent mentionnée comme une cause principale de mortalité larvaire à ce stade de développement des organismes. La proportion des larves mortes dans la colonne d'eau ne reflète pas ce type de prédation pas plus qu'une sédimentation.

L'analyse des cohortes larvaires permet d'estimer le pool des larves prêtes à sédimenter (taille supérieure à 150 μm) au niveau de la station de piégeage (Tableau 3). Selon nos estimations, seul un faible pourcentage de larves (la moyenne s'approche de 2%) dans le plancton a la taille requise. Ces chiffres correspondent aux données bibliographiques (Sprung, 1993, par exemple).

Une proportion exceptionnellement élevée de 18,34% de larves de plus de 150 μm de taille est observée en 2003 à la station de Neuilly/Marne (Tableau 3), probablement en relation avec la période d'étiage très prolongée et, donc avec volume d'eau très réduit (débit moyen de l'ordre de 48 m^3/s sur ce tronçon). La concentration (et le pourcentage) de ces larves alourdies décroît en revanche à la station de St. Maurice, située 26 km plus en aval, ce qui laisse à supposer un recrutement au fond et/ou une mortalité plus accrue.

Tableau 3. Pourcentage des larves planctoniques de taille supérieure à 150 μm (pool prêt à sédimenter) par rapport à la population des véligères à deux stations sur la Marne.

	1999	2000	2001	2002	2003
Neuilly/Marne	2,882	0,932	1,327	1,747	18,341
St. Maurice	1,114	0,402	1,972	1,102	1,327

Nous avons pu ainsi déduire plusieurs descriptifs des stades larvaires planctoniques sur la base de nos observations des flux et des mesures des variables environnementales, à savoir:

- les facteurs responsables du déclenchement de la ponte (? T°C, Chl a) ;
- la durée de la période de reproduction (80-168 jours),
- la durée de la phase planctonique (10-20 jours) ,
- la production larvaire annuelle (10^{12} – 10^{14} larves/an),
- la vitesse de croissance larvaire,
- le taux de mortalité,

- la taille à la sédimentation, etc.

4.2. Phase larvaire benthique

4.2.1. Passage à la vie benthique : les observations et les expérimentations

Le passage de la phase planctonique à la phase benthique est considéré comme une étape cruciale dans le cycle de développement de la Dreissène avec un taux de fixation des larves pédivéligères très faible par rapport au pool des larves planctoniques prêtes à sédimer.

Les densités des **larves benthiques** sont appréhendées de façon expérimentale grâce au dispositif de piégeage. Les flux de larves de grande taille sont confrontés avec les effectifs des post-véligères au fond (Fig. 7).

Comparant les flux des larves planctoniques alourdis (en rouge) avec les effectifs trouvés dans les pièges (courbe bleue), nous pouvons en déduire le succès du recrutement au fond. Alors que les nombres cumulés de larves benthiques sur les pièges posés en 2001 et en 2002 sont comparables les flux sont beaucoup élevés en 2001, en raison des forts débits. Apparemment, le recrutement serait supérieur en 2002 du fait des conditions hydrologiques sans doute plus favorables à la fixation en 2002, plus sèche, par rapport à l'année 2001, très humide.

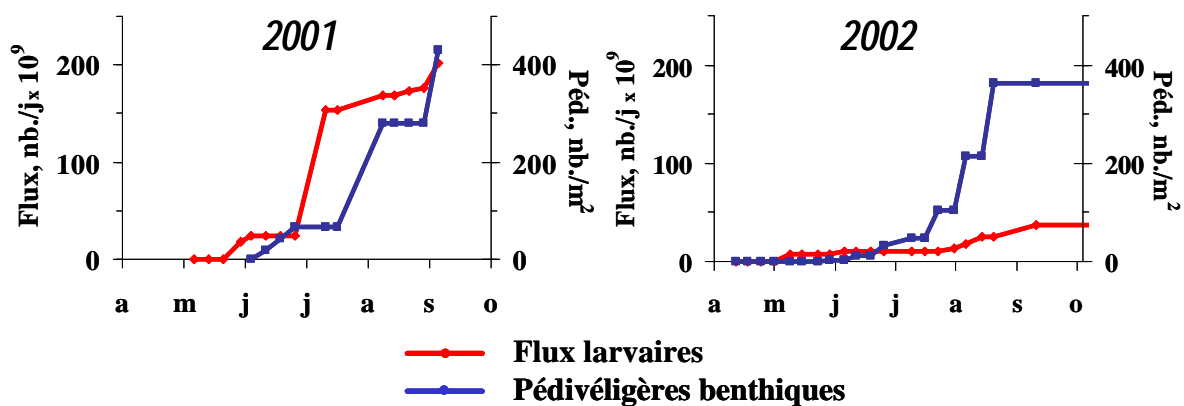


Figure 7. Flux cumulés des larves planctoniques prêtes à sédimer (classes de taille supérieures à 150 μm) et densités cumulées sur les pièges verticaux à St. Maurice en 2001 et en 2002 (à partir des pièges relevés de manière consécutive).

4.2.2. Détermination des paramètres de la dynamique : module de calcul

L'appréciation des paramètres de la dynamique à partir des données de terrain est difficile quand il faut prendre en compte plusieurs variables. Nous avons eu recours à un outil de calcul, pour estimer et ajuster ces paramètres aux données expérimentales.

Pour décrire le processus de recrutement au fond, nous avons besoin des variables suivantes: (i) taux d'implantation initiale = Fix , jour^{-1} ; (ii) vitesse de croissance = μ , $\mu\text{m jour}^{-1}$; (iii) taux de mortalité = Kd , jour^{-1}

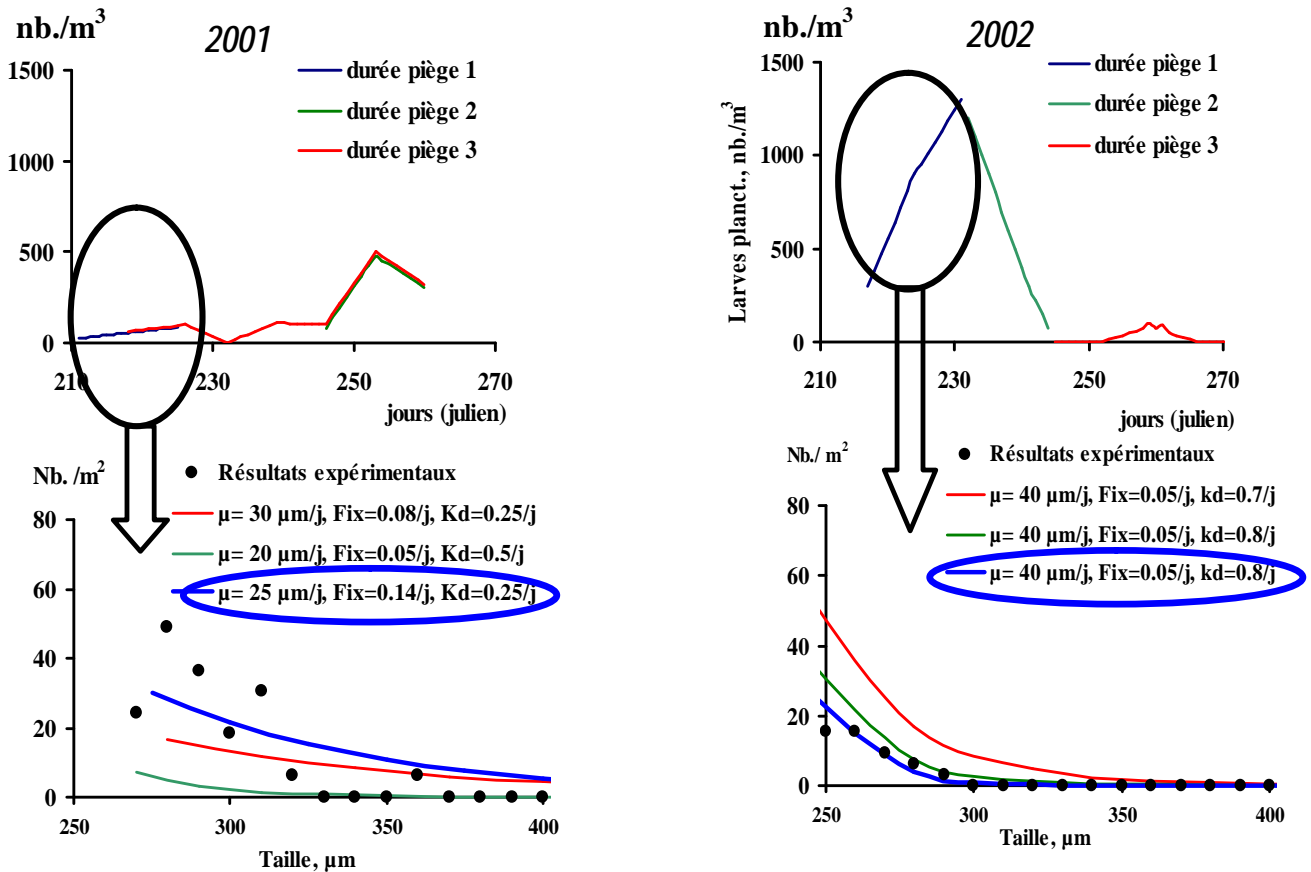


Figure 8. Simulation de la distribution en taille des organismes pédivéligères, conduisant à l'estimation des paramètres décrivant le passage des larves planctoniques au stade benthique (planche du bas). Planche du haut : flux des larves pour différentes durées d'exposition des pièges ; planche du bas : résultats expérimentaux des pédivéligères capturées sur les pièges benthiques correspondant pendant la période désignée par les flèches à la station St. Maurice. Les paramètres ajustés sur les données expérimentales sont μ = vitesse de croissance, Fix = taux de sédimentation et kd = taux de pertes sur les pièges pendant la durée d'exposition.

Les concentrations des larves prêtes à sédimenter (de taille supérieure à 150 μm) servent de données d'entrée pour le module de calcul et représentent donc le nombre maximum de larves susceptibles de se fixer (Fig. 8). Les ajustements des données expérimentales permettent d'estimer un trio de paramètres (taux d'implantation, vitesse de croissance et taux de mortalité). Ce sont les valeurs correspondant aux meilleurs ajustements à l'œil qui sont retenues.

4.2.3. Relation entre les paramètres estimés et les variables du milieu.

Ainsi, certains facteurs de contrôle de la dynamique des pédivéligères peuvent être identifiés. Le débit (vitesse de courant) compte parmi ces variables environnementales influençant de façon négative la fixation et la survie des pédivéligères (Fig. 9).

Quant au taux de croissance (Fig. 9), ce paramètre augmente avec la concentration des pigments phytoplanctoniques représentant la nourriture pour ces larves, selon une relation de type Michaelis-Menten, dont nous pourrions avec plus de données déduire la vitesse maximale de croissance et la constante de demi-saturation en nourriture. Pour l'instant, nous n'avons pas trouvé de corrélation entre le recrutement et la température, car les pièges sont colonisés vers la fin de la saison de reproduction quand la gamme de variation des températures reste étroite.

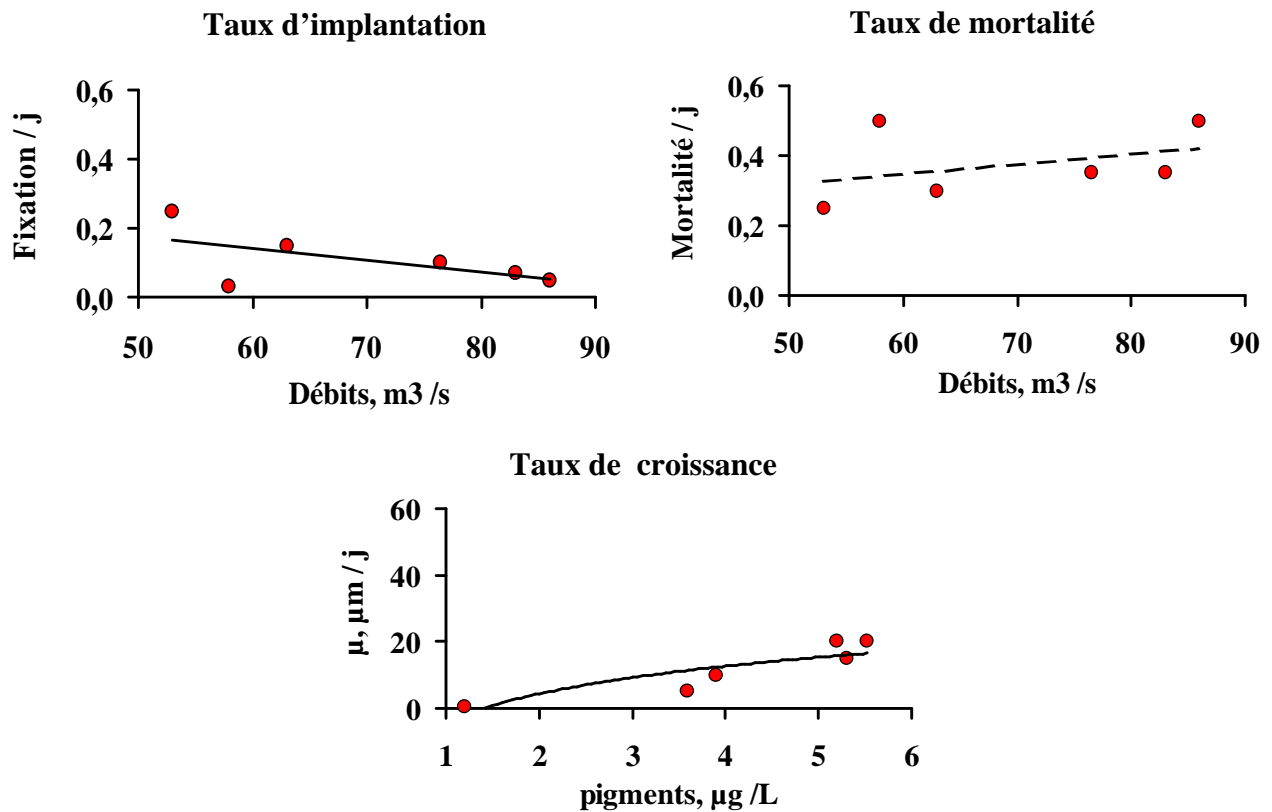


Figure 9. Relations entre les paramètres estimés par le module et les facteurs environnementaux de contrôle. a : taux initial d'implantation des larves (Fix, /jour) en relation avec le débit (m³/s) ; b : taux de pertes par mortalité et émigration (Kd, /jour) en fonction du débit (m³/s) ; c : vitesse de croissance (μ, μm/jour) en fonction de la concentration en pigments algaux (μg/L).

4.3. Organismes benthiques

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

4.3.1. Estimations théoriques de la densité des adultes

Le calcul du stock des géniteurs est réalisé tout d'abord à partir des flux larvaires. Connaissant l'âge de la cohorte et la distance parcourue par cette classe, nous localisons la colonie-mère.

Le profil des densités obtenu est basé sur toute la saison de reproduction, car le calcul est effectué à partir de la production annuelle des larves (Fig. 10). La station de mesure des flux se positionne au point « Zéro » sur l'histogramme.

La distribution correspondant à l'année 2001 est plus « classique » avec une augmentation des effectifs d'amont vers l'aval. Le profil 2002 montre une redistribution des colonies et une diminution des densités sur les stations situées plus en aval. Il n'est pas exclu, que cette nouvelle répartition reflète les remaniements engendrés par une hydrologie particulière en 2001 (débits élevés et crues au cours de l'hiver 2002). Nous constatons entre les deux années une diminution des effectifs des géniteurs de 50 à 15 individus par m² à Meaux et de 80 à 30 individus par m² à St. Maurice.

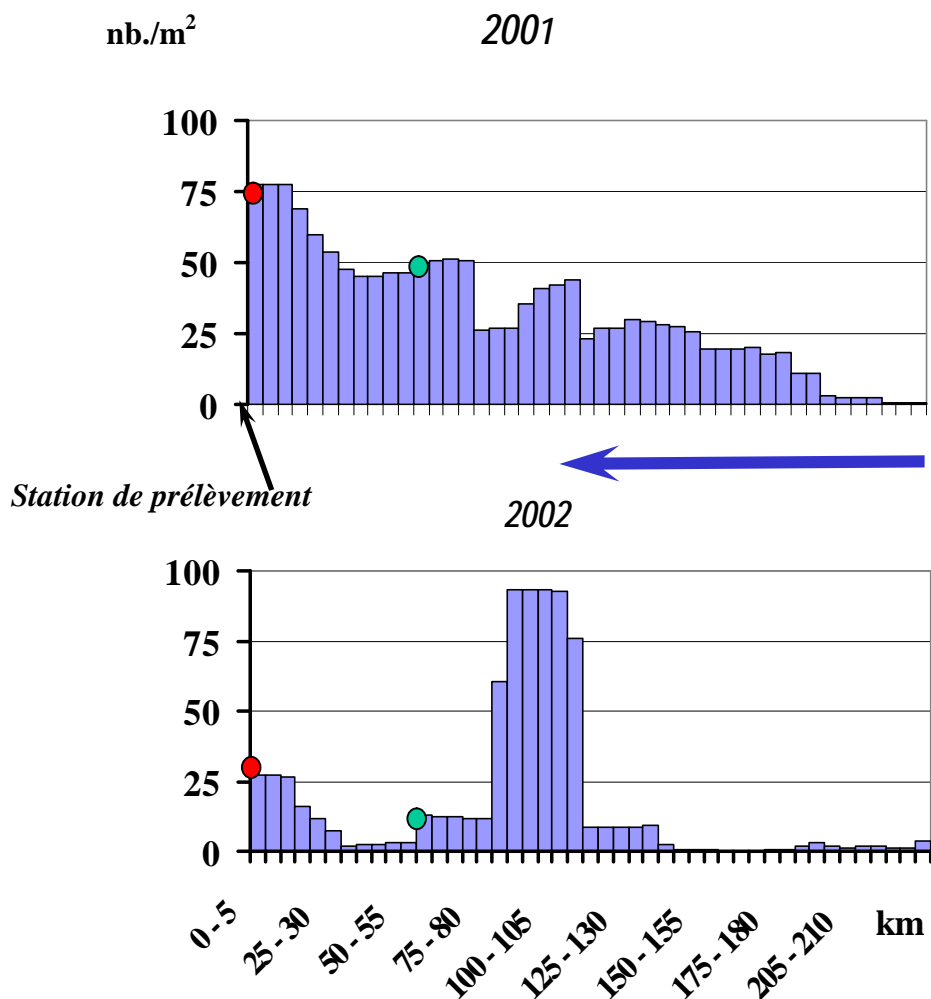


Figure 10. Densités théoriques moyennes (ind./m²) calculées à partir des flux larvaires observés à l'exutoire de la Marne en 2001 et 2002. Le point « 0 » correspondant à la station de prélèvement. Les cercles représentent les stations prospectées par dragage.

4.3.2. Densités estimées par dragage et en plongée

Les densités calculées à partir des flux larvaires sont du même ordre que ceux obtenus par dragage (Fig. 10, points de couleur).

Une deuxième série des méthodes dites « directes » a en effet été appliquée afin, entre autres, de valider la première méthode théorique. Il s'agit des dragages des sédiments et d'une méthode originale d'échantillonnage par surber (sédiments dans un cadre métallique posé sur le fond) en plongée.

Les dragages nécessitent un échantillonnage en plusieurs points sur un profil transversal (RG, CH et RD). Les densités déterminées par dragage sont difficiles à moyenner à cause d'une forte variabilité des effectifs sur le transect (Fig. 11).

Cette hétérogénéité est souvent due i) au comportement grégaire des moules (on peut échantillonner une colonie dense avec la drague), ii) à une affinité pour certains types de substrat et iii) enfin à une incertitude dans la reconstruction des surfaces draguées (estimation approximative de la profondeur d'enfoncement de la drague, cet enfoncement pouvant être variable suivant le type de substrat).

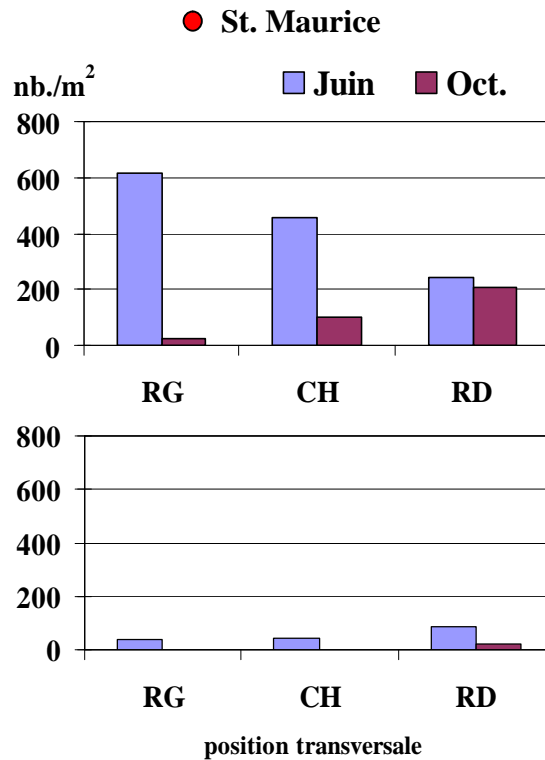


Figure 11. Densités benthiques de *Dreissena* le long d'un profil transversal à la station St. Maurice obtenues par dragage en 2001 et en 2002 : RG = rive gauche, CH = chenal, RD = rive droite.

Les préférences des moules pour les substrats de granulométrie grossière et les substrats disposés en position horizontale sont montrées par l'échantillonnage en plongée réalisé par type de substrat prédéfini (Fig. 12).

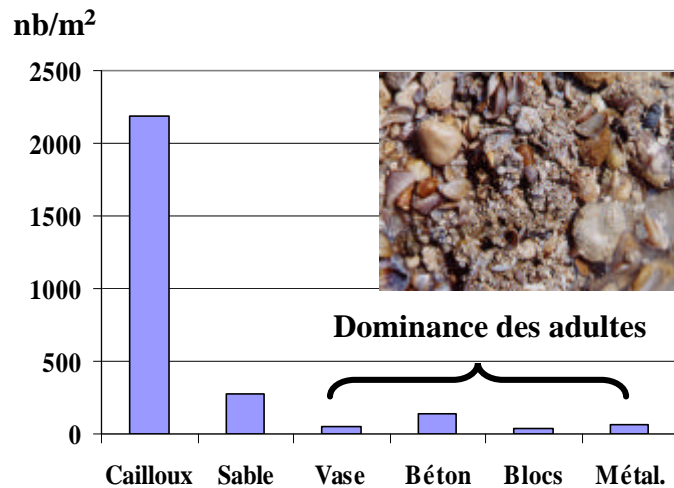


Figure 12. Distribution des *Dreissènes* par type de substrat (moyennes des triplicata) à la confluence de la Marne et de la Seine (résultats d'échantillonnage par surber en plongée, juin 2002).

Pour obtenir les densités moyennes par station, il faut, donc, tenir compte de cette hétérogénéité et posséder une cartographie des fonds, c'est à dire reconstruire la mosaïque des habitats sur le tronçon. Nous avons évalué la fréquence relative de 11 fractions granulométriques sur des prélèvements de sédiments réalisés le long de 4 transects pour chaque station d'échantillonnage.

Nous constatons pour le secteur aval de la Marne une diminution des effectifs totaux du macrobenthos en 2002 par rapport au 2001. Ces résultats vont donc dans le même sens que les prévisions fournies par le calcul théorique à partir des flux larvaires.

La comparaison des méthodes théorique et « directes » ne serait pas possible, si on n'étudiait pas la structure en taille des populations benthiques. En effet, à partir des flux larvaires, seule la

densité des géniteurs est estimée. Or, les prélèvements directs peuvent éventuellement montrer une dominance des juvéniles, comme cela a été le cas pour la campagne réalisée par plongée: la taille moyenne de la colonie était en effet de moins de 7 mm, or, les moules ne deviennent mûres qu'à la taille moyenne de 10 mm.

Recalculées en tenant compte de cette taille limite, les densités des adultes potentiellement reproducteurs estimées à partir des dragages benthiques sont du même ordre de grandeur que celles fournies par le calcul basé sur les flux larvaires.

En conclusion, la méthode des flux larvaires est validée. Etant moins lourde et plus rapide qu'une méthode d'investigation directe des populations benthiques, elle paraît donc, particulièrement adaptée à notre type de problématique.

4.3.3. Modèle monostationnel à flux larvaire imposé

A partir de nos résultats et de données bibliographiques, nous avons construit un module monostationnel à flux larvaire imposé, qui s'ajoute au module décrivant le passage de la phase planctonique à la phase benthique.

La maille benthique est représentée par 3 classes de taille : la première « 0 », décrit le recrutement des pédivéligères à partir des larves planctoniques, la deuxième « a » regroupe les juvéniles et la dernière « a+1 » correspond aux adultes-géniteurs potentiels (Fig. 13).

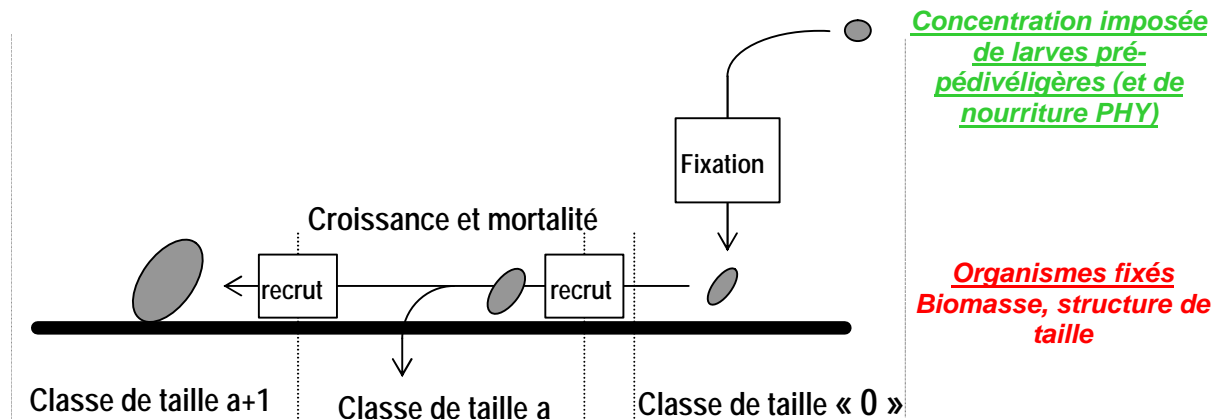


Figure 13. Schéma fonctionnel de la maille benthique élémentaire intégrée au modèle de dynamique des populations de *Dreissena DynaMo*.

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 :

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

La mortalité réduit le nombre d'individus dans une classe de taille :

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

La biomasse totale intègre les trois classes de taille « 0 », « a » et « a+1 » :

$$\text{Biom.}_{\text{tot.}} = \sum_a \text{Nb}(a) \times b(a)$$

Les premiers résultats de simulation de la biomasse totale de la communauté benthique des Dressènes dans les conditions environnementales de 2002 sont présentés à la figure 14.

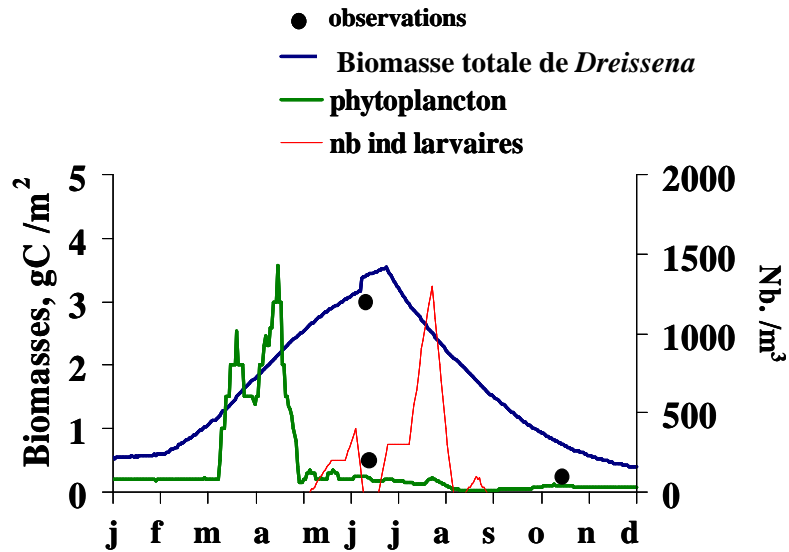


Figure 14. Résultats de la simulation de la biomasse totale des *Dreissena* benthiques dans la station St. Maurice/Seine au cours de l'année 2002.

5. Conclusions et perspectives

Nous disposons désormais d'un jeu de données important à l'échelle spatio-temporelle sur les flux larvaires et les stades benthiques dans le milieu lotique. Ces observations associées à une approche formalisée permettent la détermination des paramètres nécessaires à la modélisation et de tester les facteurs de contrôle.

Il existe à ce stade deux modules de calcul décrivant deux phases du cycle de vie des *Dreissena* à l'échelle monostationnelle.

Il s'agit maintenant de poursuivre la détermination des paramètres de la dynamique des populations de *Dreissena polymorpha* à partir des prélèvements déjà effectués sur le terrain (flux et pièges) et d'affiner l'estimation de leur réponse aux conditions environnementales.

Le modèle monostationnel du recrutement et de la croissance des organismes benthiques à partir d'un flux larvaire déterminé devra être affiné afin de passer à un véritable module couplant l'estimation de la production des larves à la biomasse des organismes fixés.

Enfin, ce module de la **dynamique des moules *Dreissena*** (DynaMo) sera intégré au modèle bio-géochimique et écologique de la Seine (RIVERSTRAHLER).

6. Références bibliographiques

- AKOPIAN M., J. GARNIER, P. TESTARD, et A. FICHT (2001). Estimating the Benthic Population of *Dreissena polymorpha* and Its Impact in the Lower Seine River, France. *Estuaries*. **24**, 1003-1014.
- BERLY A. (1989). Distribution spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques prélevés par dragage dans une station du Haut-Rhône. Thèse de Doctorat, Université de Lyon.
- BLANCHE, M. (1867). Sur l'occurrence de *Dreissena polymorpha* dans la Seine. Bull. Soc. Sc. Nat. Rouen. **2**, 69-70.
- GARRIC J. & B. MIGEON (1983). Etude du cycle de reproduction de *Dreissena polymorpha* sur le Rhône en aval de Lyon. Rapp. EDF-DER HE 31/83.22, 40pp.
- 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.
- 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.