



## AVERTISSEMENT

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

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

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

Contact : [ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr](mailto:ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr)

## LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

[http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg\\_droi.php](http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php)

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

681715

# THESE

*Présentée devant*

L'UNIVERSITE DE METZ  
U.F.R. Sciences Fondamentales et Appliquées

*pour obtenir*

le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ  
en Sciences de la vie  
Mention Hydrobiologie

*par*

**Jean-François STRYJAK**

Agrégé de l'Université en Sciences Naturelles

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DE  
*BITHYNIA TENTACULATA* LINNE 1758: EFFETS DE  
L'ECHAUFFEMENT REGULIER DU MILIEU AQUATIQUE  
SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE DE CE  
MOLLUSQUE GASTEROPODE PROSOBRANCHE.

*soutenue le 19 décembre 1994 devant la commission d'examen:*

Mr le Professeur **NOURISSON** Université de METZ

*Président et directeur de thèse*

Mr le Professeur **GOMOT** Université de FRANCHE-COMTÉ

*Rapporteur*

Mr le Pro

*Rapporteur*

Mr le Pro

*Examineur*

Mr le Pro

*Examineur*

Mme ME

*Université de METZ, SAINT DENIS (PARIS)*

*Examineur*

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE DE METZ



022 420854 9

# THESE

Présentée devant

L'UNIVERSITE DE METZ  
U.F.R. Sciences Fondamentales et Appliquées

pour obtenir

le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ  
en Sciences de la vie  
Mention Hydrobiologie

par

**Jean-François STRYJAK**

Agrégé de l'Université en Sciences Naturelles

RECHERCHES SUR LA BIOLOGIE DE  
*BITHYNIA TENTACULATA* LINNE 1758: EFFETS DE  
L'ECHAUFFEMENT REGULIER DU MILIEU AQUATIQUE  
SUR LE CYCLE BIOLOGIQUE DE CE  
MOLLUSQUE GASTEROPODE PROSOBRANCHE.

soutenue le 19 décembre 1994 devant la commission d'examen:

<b>Mr le Professeur NOURISSON</b>	<i>Université de METZ</i>	<i>Président et directeur de thèse</i>
<b>Mr le Professeur GOMOT</b>	<i>Université de FRANCHE-COMTÉ</i>	<i>Rapporteur</i>
<b>Mr le Professeur VICENTE</b>	<i>Université d'ALX-MARSEILLE 3</i>	<i>Rapporteur</i>
<b>Mr le Professeur PIHAN</b>	<i>Université de METZ</i>	<i>Examineur</i>
<b>Mr le Professeur MORETEAU</b>	<i>Université de METZ</i>	<i>Examineur</i>
<b>Mme MERLE, Ingénieur</b>	<i>E.D.F. service environnement, SAINT DENIS (PARIS)</i>	<i>Examineur</i>

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE SCIENCES ET TECHNIQUES - METZ -	
N° Inv.	1994/1985
Cote	S/M3 94/66
Loc.	Magasin
Cat	

*A ma femme et mes filles pour leur compréhension et leur patience,*

*A mes parents,*

*A mes maîtres,*

*Je remercie Monsieur le Professeur PIHAN, directeur du C.R.E.U.M., qui m'a accueilli à la jeune U.F.R. d'écologie de l'époque, et qui a su me guider, me conseiller, me soutenir et me faire confiance.*

*Je remercie également Monsieur le Professeur NOURISSON pour son extrême bienveillance à mon égard, pour sa grande patience, mais surtout pour son soutien sans faille dans les moments difficiles qui jalonnent le parcours du "thésard".*

*J'exprime ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur MORETEAU car il m'a beaucoup appris. Il a su, en particulier, me guider avec fermeté et compréhension dans le chemin difficile de l'analyse des populations.*

*Je remercie Monsieur le Professeur GOMOT d'avoir bien voulu examiner le fruit de mes recherches et d'avoir accepté d'assurer la fonction de rapporteur.*

*Je remercie Monsieur le Professeur VICENTE qui, malgré ses nombreuses activités, a accepté de juger mon travail et d'en être rapporteur.*

*Je remercie Madame MERLE d'E.D.F. d'avoir bien voulu accepter de faire partie du jury chargé d'évaluer cette étude.*

*Que Monsieur le Professeur DAUÇA et Monsieur KELLER, ingénieur de recherche CNRS, du laboratoire de biologie cellulaire du développement de l'Université de Nancy trouvent ici la marque de ma gratitude pour leur accueil et leurs conseils, qui m'ont permis de réaliser le caryotype de *Bithynia tentaculata*.*

*Enfin, il me faut remercier beaucoup d'amis et de collègues qui ont contribué à la réalisation de ce mémoire.*

*Je citerai:*

- *pour le travail de graphiques et d'iconographies, Philippe ROUSSELLE et François GUEROLD du Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de METZ (C.R.E.U.M.), ainsi que Michel RIBETTE, naturaliste photographe,*
  
- *pour leur aide précieuse en histologie: Marie-Noëlle BEAUVAIS, qui m'a initié aux techniques histologiques, et Laure GLAMBERINI pour son aide et ses remarques judicieuses, toutes deux du C.R.E.U.M.,*
  
- *pour toute mon initiation à la difficile et subtile tâche de collecte des données de terrain, Lionel LEGLIZE, du C.R.E.U.M., qui a une disponibilité et une attention peu commune,*
  
- *pour tout le travail de traitement de texte, ma fille Juliette qui, malgré mes exigences parfois excessives, m'a apporté une aide considérable au cours de la phase délicate que constitue l'élaboration définitive du document.*

*Enfin, je remercie Mireille OLLIVIER du Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de METZ pour son travail méthodique, efficace et amical de correction de la bibliographie, et pour son aide permanente tout au long des années dans le domaine de la documentation bibliographique.*

*Pour terminer, je remercierai tous ceux que je n'ai pas cités, et ils sont nombreux, et qui, de près ou de loin, par un conseil, une remarque, une idée ou un soutien moral, m'ont permis de mener à bien ce travail.*

# SOMMAIRE

<b>1. INTRODUCTION</b>	5
<b>2. GENERALITES: SYSTEMATIQUE ET BIOLOGIE</b>	8
<b>2.1. Systématique</b>	9
2.1.1. Position systématique	10
2.1.2. Caryotype	11
<b>2.2. Répartition géographique</b>	12
<b>2.3. Reproduction</b>	14
<b>2.4. Mode d'alimentation</b>	14
<b>2.5. Contamination parasitaire</b>	15
<b>2.6. Relations prédation-parasitisme</b>	16
<b>3. PRESENTATION DU SITE ETUDIE</b>	18
<b>3.1. Aspects géographiques, géologiques et techniques</b>	20
<b>3.2. Physico-chimie</b>	22
3.2.1. Hydrologie	22
3.2.2. Température	24
3.2.3. Autres éléments physico-chimiques	24
3.2.4. Eléments climatiques remarquables	26
3.2.5. Synthèse	27
<b>3.3. Plancton et bactériologie</b>	28
<b>3.4. Benthos</b>	29
<b>4. ETUDE DE LA REPRODUCTION DE <i>BITHYNIA TENTACULATA</i> L: EFFETS DE L'ECHAUFFEMENT DU MILIEU</b>	30
<b>4.1. Généralités</b>	31
4.1.1. Caryotype de <i>Bithynia tentaculata</i> à La Maxe	31
4.1.2. Plan d'étude de la reproduction <i>in situ</i> et en laboratoire	
<b>4.2. Analyse des facteurs de la reproduction <i>in situ</i></b>	33
4.2.1. Accouplements	33
4.2.2. Pontes	34
4.2.3. Temps d'incubation des œufs et de croissance initiale des juvéniles	38

<b>4.3. Etude des pontes et éclosions en laboratoire</b>	40
4.3.1. Conditions d'expérience	40
4.3.2. Résultats	43
4.3.2.1. Durée et efficacité de la ponte	43
4.3.2.2. Estimation du taux de fécondité	45
4.3.2.3. Taux d'éclosion et de survie	47
4.3.2.4. Temps d'incubation des oeufs	48
4.3.2.5. Phase de croissance initiale	50
4.3.3. Comparaison des données de laboratoire et de terrain	51
<b>4.4. Maturité des gonades: histologie</b>	52
4.4.1. Techniques d'étude	52
4.4.2. Analyse des résultats	52
<b>4.5. Autres facteurs qui influencent la reproduction</b>	56
<b>4.6. Effets de l'échauffement sur la reproduction: conclusions</b>	58

## **5. ETUDE DE LA CROISSANCE DE *BITHYNIA TENTACULATA* L ET DYNAMIQUE DE POPULATION: EFFETS DE L'ECHAUFFEMENT DU MILIEU**<sup>59</sup>

<b>5.1. Croissance <i>in situ</i>: exemple du site de La Maxe</b>	60
5.1.1. Protocole de récolte	60
5.1.2. Points de prélèvement	62
5.1.3. Protocole de mesure	63
5.1.4. Croissance - renouvellement des générations	64
5.1.4.1. Présentation graphique	64
5.1.4.2. Traitement des données	66
5.1.4.3. Evolution annuelle des populations en secteur naturel	67
5.1.4.4. Comparaison et évolutions interannuelles des populations en secteur naturel	79
5.1.4.5. Evolution annuelle en secteur échauffé	90
5.1.4.6. Analyse pluriannuelle en secteur échauffé	103
5.1.5. Comparaison des observations en secteur naturel et en secteur échauffé	109
5.1.5.1. Evolution des populations et croissance	109
5.1.5.2. Pause hivernale	113
5.1.5.3. Paramètres synergiques ou antagonistes de la température	115
5.1.6. Croissance <i>in situ</i> : conclusions	122
<b>5.2. Croissance en laboratoire</b>	125
5.2.1. Protocole d'élevage	125
5.2.1.1. Modules d'élevage	125

5.2.1.2. Température	125
5.2.1.3. Nourriture	125
5.2.1.4. Composition chimique de l'eau	126
5.2.1.5. Eclairage	127
5.2.1.6. Origine des lots - densité en élevage	127
5.2.1.7. Mesures de croissance	128
5.2.2. Croissance en laboratoire: analyse des résultats	128
5.2.2.1. Mortalité	128
5.2.2.2. Vitesse de croissance	129
5.2.2.3. Croissance individuelle ou croissance moyenne collective	135
<b>5.3. Effets de l'échauffement régulier du milieu sur la croissance en laboratoire: conclusions</b>	135
<b>5.4. Comparaison de la croissance <i>in situ</i> et en laboratoire</b>	138
<b>6. CYCLE BIOLOGIQUE DE <i>BITHYNIA TENTACULATA</i> L: SYNTHESE DES OBSERVATIONS ET DISCUSSION</b>	139
<b>6.1. Reproduction et croissance: synthèse des résultats</b>	140
6.1.1. Données personnelles	140
6.1.2. Données bibliographiques	141
6.1.3. Analyse de la vitesse de croissance	142
6.1.4. Dynamique de population et température du milieu	143
<b>6.2. Propositions de cycle sur le site de La Maxe</b>	144
6.2.1. En secteur naturel non échauffé	144
6.2.2. En secteur échauffé	145
6.2.3. Durée de vie de <i>Bithynia tentaculata</i> L	146
<b>6.3. Taille et âge de maturité sexuelle</b>	147
<b>6.4. Les types de cycles biologiques de <i>Bithynia tentaculata</i> L</b>	150
<b>6.5. Cycles compensés</b>	152
<b>6.6. Potentialités écologiques de <i>Bithynia tentaculata</i> L: cas du site électronucléaire de Cattenom</b>	153
<b>7. CONCLUSIONS</b>	154
<b>RESUME</b>	158
<b>BIBLIOGRAPHIE</b>	160

# **1. INTRODUCTION**

Dès 1969, CAIRNS (in VAN DER SCHALIE, 1973) attire particulièrement l'attention sur les risques induits par les rejets thermiques dans le milieu aquatique à l'égard des communautés animales aquatiques. Il insiste notamment sur:

- la mortalité par effets directs de la température
- les dysfonctionnements physiologiques par:
  - . réduction de l'oxygène du milieu
  - . perturbation du stock alimentaire
  - . diminution de la résistance aux toxiques
- les interférences avec les pontes et autres activités vitales du cycle de vie
- le remplacement compétitif par d'autres espèces plus tolérantes.

De même, concernant l'échauffement du milieu dulçaquicole par les rejets d'effluents thermiques, VINCENT *et al* écrivaient en 1978:

"De nombreux auteurs ont étudié, *in situ*, l'influence des rejets d'eau chaude sur les populations d'invertébrés aquatiques (COUTANT, 1963; LANGFORD, 1972; MERRIMAN et THORPE, 1976) et leurs résultats montrent que la structure des groupements peut être nettement modifiée par une augmentation artificielle de la température de l'eau. L'étude de la structure des différents groupements, de leur répartition et de leur évolution permettra donc d'estimer et de localiser des changements qui interviendront dans l'écosystème fluvial lors du fonctionnement des réacteurs nucléaires."

En France, ce problème ne retient l'attention que de quelques chercheurs, comme BODOY (1976), BODOY et MASSE (1979) qui s'intéressent à ce problème de pollution thermique, mais vis-à-vis des gastéropodes marins uniquement.

C'est à cette époque, et dans ce contexte de recherche de bioindicateurs, toujours d'actualité d'ailleurs, que je me suis intéressé aux effets de l'échauffement régulier du milieu aquatique sur le cycle biologique du Mollusque Gastéropode *Bithynia tentaculata* L.

Le choix de cette espèce se justifie à maints égards, notamment:

- par son abondance en France et particulièrement sur le site étudié,
- par la quasi-absence, en France, de données précises sur sa biologie, alors qu'au Québec, le problème de l'impact thermique sur son cycle reproducteur est soulevé dès 1971 par PINEL-ALLOUL, puis en 1975 par VAILLANCOURT et COUTURE, et, en 1976 par VAILLANCOURT *et al* qui signalent la disparition totale de cette espèce en aval du rejet de la centrale électronucléaire de Gentilly, au Québec,
- par son intérêt en tant que bioindicateur potentiel. HARMAN en 1968, a observé, suite à la dégradation de la qualité de l'eau des rivières et des lacs de la côte Est de l'Amérique, le remplacement des Pleuroceridae par *Bithynia tentaculata*, observation qui illustre parfaitement l'évolution des biocénoses en réponse aux modifications du biotope,

- par sa capacité d'adaptation à vivre en milieu échauffé. C'est ainsi que DREGOL'SKAYA a montré, en 1988, que les cellules musculaires du pied de *Bithynia tentaculata* présentaient des réactions physiologiques typiques de résistance à la chaleur selon que les individus provenaient ou non de milieux ayant subi un échauffement.

Dans ce mémoire, en intégrant les données bibliographiques disponibles, j'étudie plus particulièrement deux composantes du cycle biologique de *Bithynia tentaculata* en réponse à l'échauffement du milieu, à savoir:

- dans un premier temps, les aptitudes reproductrices au niveau individuel,
- dans un second temps, le rythme de croissance et la dynamique de population ceci *in situ*, sur le site de la centrale E.D.F. de La Maxe, ainsi qu'en laboratoire en milieu imposé.

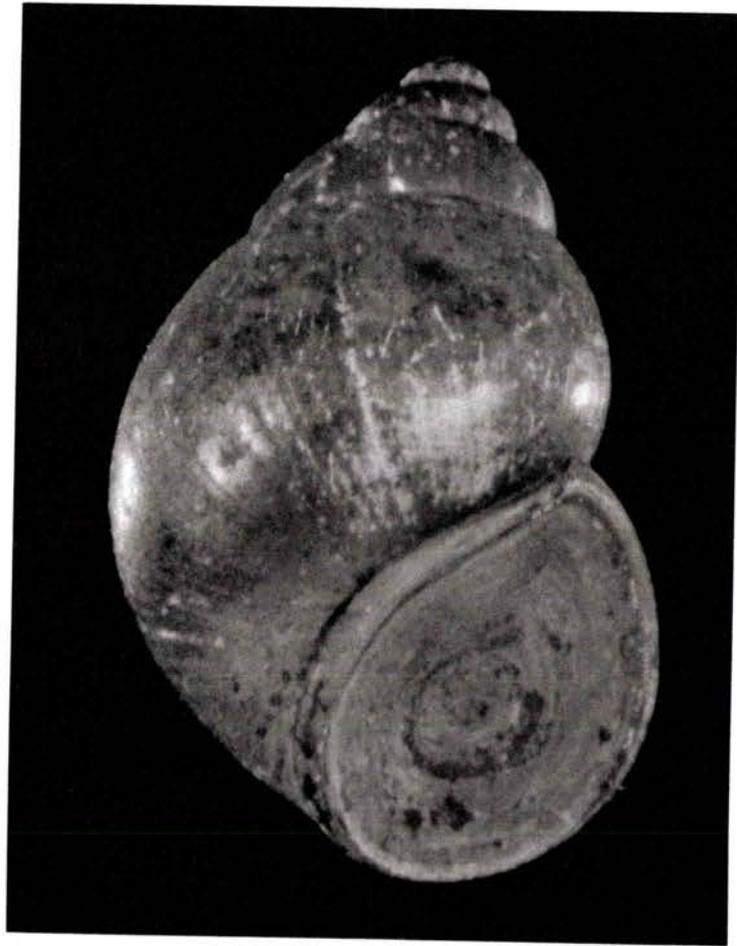
Mon travail a été centré spécifiquement sur les effets résultant de l'échauffement du milieu, et c'est la synthèse des observations sur la reproduction et la croissance, tant au niveau individuel que collectif, qui m'a permis de préciser les modifications qui affectent le cycle biologique de *Bithynia tentaculata* en milieu échauffé.

Naturellement, chaque fois que cela a été possible, j'ai essayé d'apprécier la part de l'impact des autres relations existant dans un écosystème: potentialités alimentaires du milieu, prédation, parasitisme, compétition, autres modifications physico-chimiques du milieu (métaux lourds, ...).

## **2. GENERALITES: SYSTEMATIQUE ET BIOLOGIE**

2.1. SYSTEMATIQUE

1 cm

*Bithynia  
tentaculata*

pénis



Bithynies mâles et femelles (photos M. RIBETTE)

### 2.1.1. Position systématique

Si on se réfère aux travaux de BURCH J.B. (1982) sur la systématique des Mollusques gastéropodes dulçaquicoles, la définition systématique de *Bithynia tentaculata* L 1758 est la suivante:

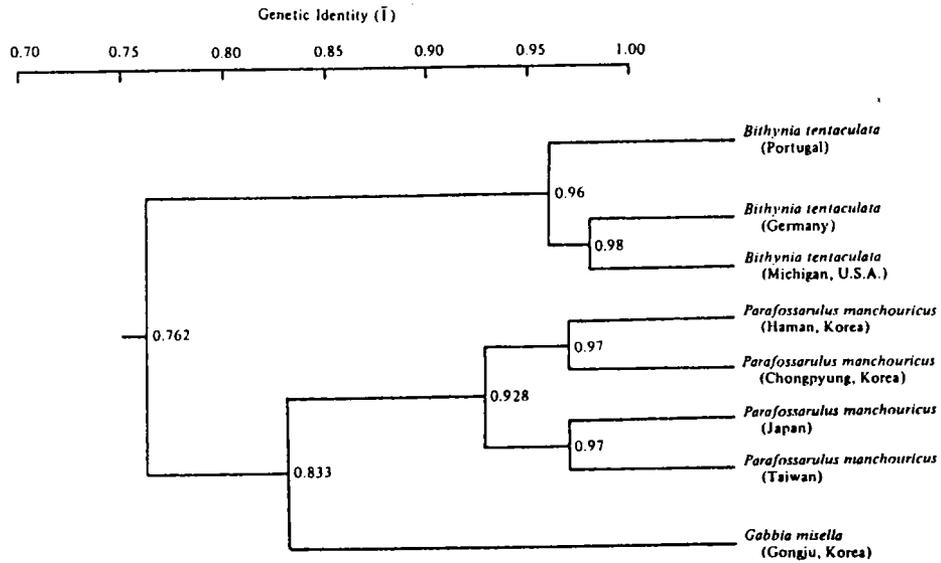
- embranchement	Mollusques
- classe	Gastéropodes
- sous-classe	Prosobranches (ou streptoneures)
- ordre	Mésogastéropodes
- famille	Bithyniidae (BURCH, 1982 ; TAYLOR, 1966) (auparavant dans les Bithynellidae selon GERMAIN (1931) ou les Hydrobiidae selon de nombreux auteurs anglo-saxons)
- genre	<i>Bithynia</i> (LEACH, in ABEL, 1818)
- espèce	<i>tentaculata</i> (LINNE, 1758).
-sous-espece	<i>tentaculata</i> (BAKER, 1928)

Il faut noter que dans la littérature scientifique, le genre *Bithynia* a de nombreux synonymes. Selon GERMAIN (1931), et BURCH (1982), sont réputés synonymes entre autres:

- . *Bulimus* (POIRET 1801)
- . *Bithinia* (GRAY, 1824)
- . *Lutella* (HALDEMAN, 1840)
- . *Bythinia* (MAC GILLIWAY;1843)
- . *Dygyreidum*(LETOURNEUX;1882)
- . *Bulimula* (DALL, 1885)
- . *Digyreidum*(LETOURNEUX;1887)
- . *Bulimus* (PILSBRY, 1927)
- . *Bithynia* subgenus *Hydrobioides* section *Parafossarolus* (THIELE, 1929)
- . *Bulimus* (= *Bithynia*) subgenus *Gabbia* (THIELE, 1929)
- . *Bulimus* (= *Bithynia*) subgenus *Parafossarolus* (WENZ, 1938)
- . *Bithynia* subgenus *Parafossarolus* (PACE, 1973).

Pour tester la similitude des genres *Bithynia*, *Gabbia* et *Parafossarolus*, CHUNG PYUNG RIM (1984) a réalisé l'analyse électrophorétique comparée de nombreuses allo(iso) enzymes produites par ces animaux (différentes formes d'une même enzyme correspondent aux deux allèles d'un même gène). Cette analyse se traduit par un coefficient de similitude enzymatique compris entre 1 et 0. La valeur minimum retenue comme coefficient de similitude correspondant à un seul et même genre est de 0,85. Les résultats obtenus sont figurés dans le dendrogramme (figure 1 page 11) et le tableau n°1; ils indiquent clairement que les trois genres sont distincts, et non superposables.

Figure 1: Analyse de proximité des Genres *Bithynia*, *Parafossarulus* et *Gabbia* (repris de CHUNG PYUNG RIM, 1984)



Phenogram showing genetic relationships based on electrophoretic data of eight populations (three species in three genera) of bithyniid snails.

Tableau n°1: Coefficient de similitude enzymatique

	[B] <i>Bithynia</i>	[P] <i>Parafossarulus</i>	[G] <i>Gabbia</i>
[B]	1	0,762	0,762
[P]	0,762	1	0,833
[G]	0,762	0,833	1

### 2.1.2. Caryotype

Parallèlement à l'analyse enzymatique, CHUNG PYUNG RIM (1984) a réalisé l'étude caryotypique de *Bithynia*. Il indique que la formule chromosomique de *B. tentaculata* est  $n = 17$  aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Ce résultat est conforme à ceux de ANKEL (1924) et de SCHÄFER (1953b); cependant CHUNG PYUNG RIM a montré qu'il existe des différences dans la typologie des chromosomes entre les individus de souches européennes (lac de Constance et fleuves allemands) et ceux d'origine nord-américaine (lac Michigan). Le tableau n°2 précise les différences constatées par cet auteur.

Tableau n°2: Balance chromosomique (haploïde) de *Bithynia tentaculata*

Origine	Nb d'individus examinés	Chromosomes			
		métacentriques	sub-métacentriques	acro-centriques	total (n)
Michigan	15	1	9	7	17
Allemagne	6	3	10	4	17

Si l'on retient l'hypothèse d'une colonisation nord-américaine à partir de l'Europe (HARMAN, 1968), avec au départ un caryotype unique, il faut admettre qu'en un peu plus d'un siècle une dérive chromosomique se dessinerait déjà.

CHUNG PYUNG RIM ne précise pas si l'interfécondité entre les deux souches est encore possible. Il est remarquable néanmoins de constater que BAKER dès 1928 (*in* BURCH, 1982) avait décrit deux formes de *Bithynia tentaculata* qu'il avait dénommées *B.t. tentaculata* pour les formes européennes et *B.t. magnalacustris* pour les formes nord-américaines aux sutures plus profondes et aux tours de spires plus arrondis, estimait-il. En outre CHUNG PYUNG RIM (1984) note des différences au niveau de la denture de la radula entre des individus venant du lac Michigan et d'autres originaires d'Allemagne. J'ai naturellement vérifié le caryotype de *Bithynia* récolté à La Maxe (cf § 4.1.1.).

## 2.2. REPARTITION GEOGRAPHIQUE

L'intérêt présenté par *Bithynia tentaculata* comme bioindicateur potentiel réside dans sa très grande extension géographique. On rencontre cette espèce dans tous les milieux aquatiques calmes (rivières, étangs, lacs, et même faciès côtiers saumâtres). Son aire d'extension couvre aussi bien l'Europe que l'Amérique ou l'Asie.

La distribution mondiale de *Bithynia tentaculata* telle qu'elle ressort des publications est présentée dans le tableau n°3.

Tableau n°3: Extension de la distribution de *Bithynia tentaculata*

	Sites géographiques étudiés									Amérique du Nord	Asie
	Europe										
Auteurs:	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
1931 GERMAIN	X										
1948 Mc MILLAN							X				
1951 M. SCHÄFER				X							
1953 LILLY							X				
1959 VAN BETHEM JUTTING			X								
1960 ADAM		X									
1961 KOLI						X					
1966 CHURSKI					X						
1966 TAYLOR										X	
1968 HARMAN										X	
1971 PINELL-ALLOUL										X	
1972 LAMBERT	X										
1972 MATTICE										X	
1975 A. SCHÄFER				X							
1975 YOUNG							X				
1976 PACKA TCHISSAMBOU	X										
1977/85 VINCENT <i>et al</i>										X	
1976 DE BERNARDI								X			
1979 DUSSARD							X				
1981 CHITRAMVONG											X
1981 TASHIRO										X	
1982 BURCH										X	
1982 JACQUEMIN		X									
1984 CHUNG PYUNG RIM				X					X	X	X
1985 LODGE							X				
1988 DREGOL'SKAYA						X					
1991 COSTIL FLEURY	X										

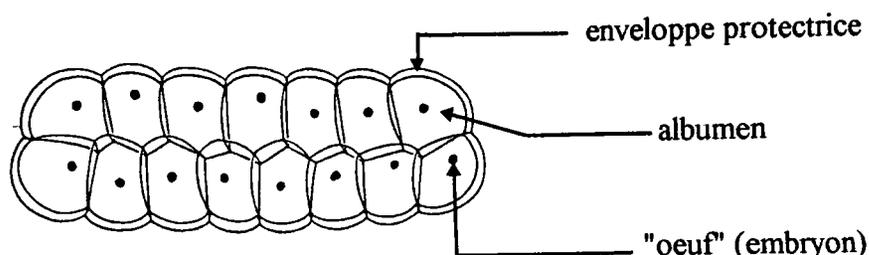
1:France, 2:Belgique, 3:Hollande, 4:Allemagne, 5:Pologne, 6:Finlande, 7:Angleterre, 8:Italie, 9:Portugal

En Europe, elle est présente de la Finlande au Portugal, de l'Angleterre à la Pologne. En Amérique du Nord, elle se rencontre dans de nombreuses stations de la côte Est, ainsi que dans les grands lacs. Son introduction sur le nouveau continent depuis l'Europe via le Saint Laurent est estimée aux environs de 1860 (HARMAN, 1968 ; PINEL ALLOUL, 1969).

En Asie, l'extension exacte de *Bithynia tentaculata* est moins connue, mais la présence de *Bithynia sp.* est importante en Asie du Sud-Est.

### 2.3. REPRODUCTION

*Bithynia tentaculata* est une espèce gonochorique (ou dioïque) réputée itéropare c'est-à-dire présentant plusieurs épisodes de ponte au cours de sa vie dont la durée, très variable, est estimée à 3 ans maximum (BOYCOTT 1936, *in* VINCENT et VAILLANCOURT 1980; LILLY 1953; SCHÄFER 1953b; MATTICE 1972; VINCENT et VAILLANCOURT 1981; LODGE 1985). Normalement chaque épisode de ponte n'est précédé que d'une seule période d'accouplement plus ou moins étendue dans le temps. Les oeufs pondus sont disposés en 2-3 rangées, englobés d'une masse gélatineuse longue de 10-30 mm, et ils sont attachés aux plantes aquatiques ou aux pierres. Le nombre d'oeufs par ponte oscille entre 2 et 43 (LILLY, 1953; PINELL-ALLOUL, 1969). Le temps de développement des oeufs est compris entre 15 jours et 30 jours selon les études (LATCHFORD, 1925; PINEL-ALLOUL, 1969; MATTICE, 1972). Le développement est direct; les jeunes issus de ces pontes restent localisés sur le substrat, au voisinage de la ponte.



Pontes de *Bithynia tentaculata* (LINNE)  
(d'après ADAM W. *in* Faune de Belgique, 1960 et LILLY, 1953)

### 2.4. MODE D'ALIMENTATION

*Bithynia* possède une radula caractéristique (PINEL ALLOUL 1969, CHUNG PYUNG RIM 1984) qui permet son alimentation par broutage du périphyton. Dès que le phytoplancton est en quantité suffisante, c'est le mode filtrant qui devient prépondérant dans l'alimentation (SCHÄFER 1953a et 1953b; LILLY 1953; FRETTER et GRAHAM 1962; TASHIRO 1982; LODGE 1985; LAMARCHE *et al* 1982). *Bithynia* présente donc deux modes de nutrition, soit par filtration, soit par broutage lorsque les matières en suspension font défaut.

## 2.5. CONTAMINATION PARASITAIRE

*Bithynia* est un hôte fréquent dans le cycle des Trématodes digéniens (NEUHAUS 1949; SCHÄFER 1953b; LAMBERT 1972; MEIER-BROOK 1977; VAN DER SCHALIE 1972; READER 1973; VAILLANCOURT 1975; CHITRAMVONG 1981; KRUATRACHUE 1982; CHUNG PYUNG RIM 1984). Les observations de NEUHAUS (1949) et READER (1973) font ressortir les perturbations suivantes :

- gigantisme, inversion de sexe,
- modification du sex-ratio,
- inhibition de la reproduction par castration.

Les *Bithyniidae* (tableau n°4 page 16), comme de nombreux autres gastéropodes, sont des hôtes intermédiaires pour des trématodes à l'origine de diverses bilharzioses (= schistosomoses) chez l'homme (COMBES, 1980 ; COMBES *et al*, 1987 ; CHITRAMVONG, 1981 ; CHUNG PYUNG RIM, 1984). Si en régions tempérées, les risques de contaminations notamment humaines sont faibles, il n'en est pas de même dans les régions chaudes où ces mollusques, et notamment *Bithynia*, abondent et sont des vecteurs potentiels. Ainsi, l'échauffement du milieu aquatique en région tempérée pourrait être un élément favorisant des cycles parasites.

VAILLANCOURT et COUTURE (1975a) constatent que c'est entre 31°C et 33°C que le taux d'infestation est maximum chez *Biomphalaria glabrata*, hôte de *Schistosoma mansoni* (bilharziose intestinale humaine). LAMBERT (1972) note que c'est entre 18°C et 23°C et à la lumière que l'émission des cercaires de nombreuses espèces est optimum chez *B. tentaculata*.

Les observations de LE BRETON (1979) montrent que beaucoup de mécanismes dépendent des états physiologiques de l'hôte et du parasite selon l'étape des cycles biologiques respectifs.

La production de cercaires dépend ainsi d'un facteur biotique inattendu, à savoir la présence dans le milieu de mollusques non vecteurs. Si dans un même aquarium se trouvent des mollusques vecteurs infestés par un schistosome et des mollusques même d'une autre espèce (non vecteurs, donc non infectés), on constate que la production journalière des cercaires augmente par rapport à un aquarium témoin où les mollusques vecteurs infectés sont seuls. Le mécanisme par lequel les mollusques non vecteurs semblent agir à distance sur le parasite est encore inconnu (MONE, *in* COMBES *et al*, 1987).

Tableau n°4: Présentation des principales parasitoses dépendant de *Bithyniidae*

Auteurs	Genres et espèces vecteurs	Parasites
Schäfer 1953a	<i>Bithynia tentaculata</i>	<i>Cercaria paludinea impurae</i>
Lambert 1972	<i>Bithynia tentaculata</i>	<i>Cercaria virgula</i> <i>C. micrura</i> <i>C. tuberculata</i> <i>Cercariacum para squamosum</i> <i>C. squamosum</i> <i>Microphallidae</i> <i>Xiphidiocercaire</i>
Meier-Brook 1977 Chung Pyung Rim 1984	<i>Parafossarolus mandchouricus</i> (= <i>Bithynia</i> )	<i>Clonorchis sinensis</i> <i>Echinocasmus perfoliatus</i>
Chitramvong 1981	<i>Bithynia siamensis goniomphalus</i>	<i>Opisthorchiasis</i>
Kruatrachue 1982	<i>B. s. siamensis</i>	<i>Opisthorchiasis</i>
Chung Pyung Rim 1984	<i>Bithynia tentaculata</i>	<i>Psilotrema spiculigerum</i>
in Chung Pyung R. 1984: Muto 1918 Nagano 1926 Faust et Khaw 1927 Shiba 1933 Higuchi 1938 Son 1978	<i>Bulimus striatus</i> = <i>Parafossarolus mandchouricus</i>  <i>Bulimus kiusinensis</i> = <i>Gabbia misella</i>	<i>Apatemon gracilés</i>  <i>Clonorchis sinensis</i>  <i>Clonorchis sinensis</i>

## 2.6. PREDATION ET PARASITISME

*Bithynia* est une proie potentielle éventuelle pour des prédateurs vertébrés poissons et oiseaux, nombreux à La Maxe, surtout en hiver en secteur échauffé. L'impact de la prédation sur la structure d'un peuplement est détectable si la prédation affecte plus spécifiquement une espèce et notamment des classes de tailles particulières. Dans ce cas, l'utilisation de la structure du peuplement de cette espèce comme base de calcul pour la croissance aboutit à des résultats plus ou moins erronés. En secteur naturel, il n'y a pas d'éléments remarquables qui me permettent d'envisager une prédation sélective tant dans l'espace que dans le temps. En secteur échauffé, les conditions clémentes hivernales et post-hivernales font de ce secteur un refuge pour nombre de poissons et oiseaux qui s'y rassemblent (MICHEL, 1993). De ce fait, le risque de prédation piscicole et/ou avicole est sensiblement plus important à ces périodes. L'analyse de

population en secteur échauffé doit donc intégrer la possibilité de prédation, surtout à la sortie de l'hiver et au début du printemps.

Parmi les invertébrés, ce sont les sangsues qui sont les principaux prédateurs des gastéropodes (BRONMÄRK, 1985 *in* LAMBERT, 1990). Selon KELLY (1987), *Glossiphonia* est un prédateur actif de *Bithynia*. Cette sangsue est peu abondante à La Maxe au sein du peuplement benthique qui est celui d'un potamon mésosaprobe (PACKA-TCHISSAMBOU, 1976). En milieu naturel non échauffé, elle est signalée préférentiellement au printemps, et en milieu échauffé plutôt au début de l'été, principalement en sortie de lagune vers la Moselle.

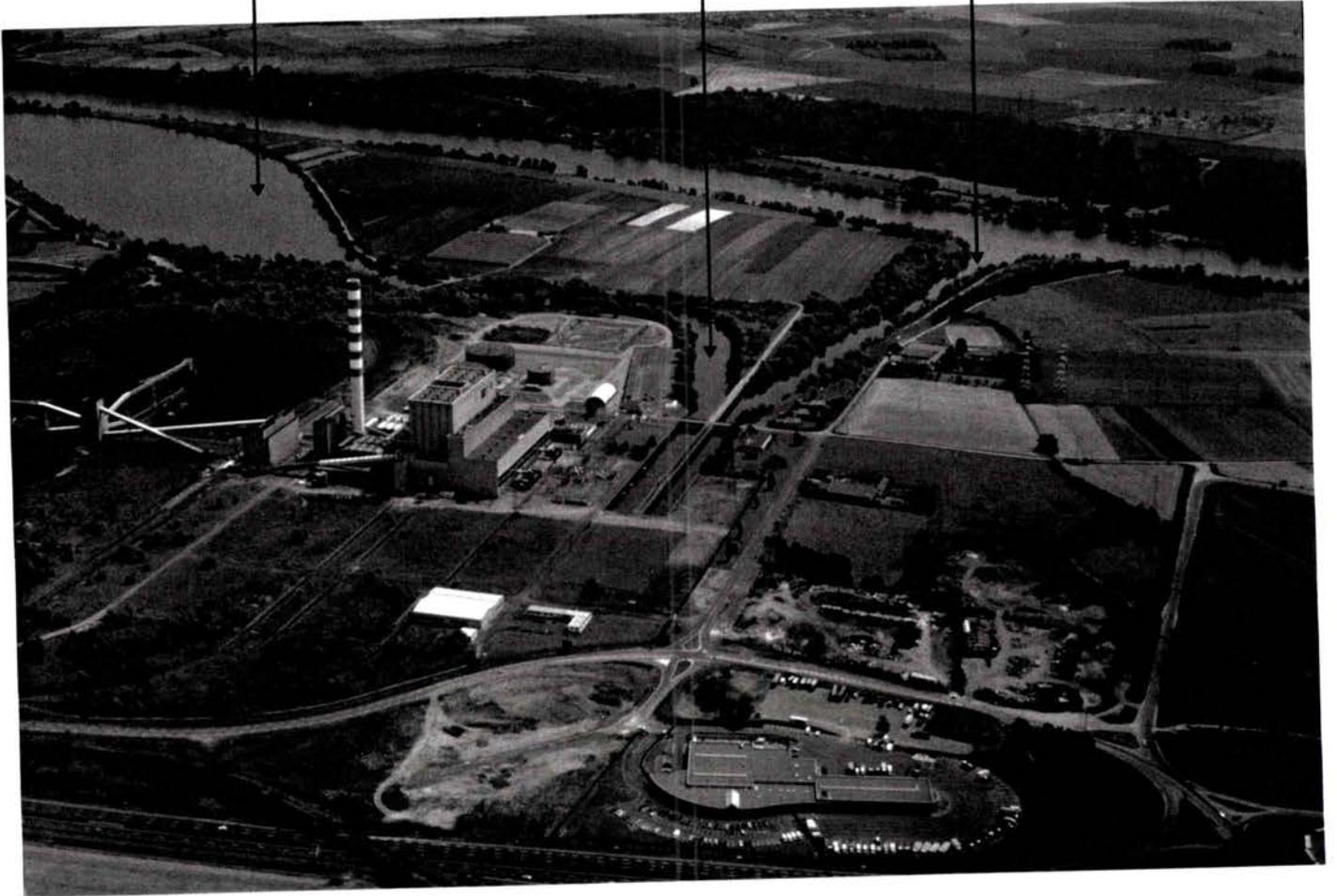
Par ailleurs, un autre genre de glossiphoniidae, *Abglossiphonia heteroclita*, de petite taille, vit dans la cavité du manteau de nombreux gastéropodes dulçaquicoles d'octobre à mai, puis mène une vie libre le reste de l'année. Sa petite taille fait qu'elle passe souvent inaperçue (GRUFFYDD, 1965 ; HATO, 1968 *in* CHUNG PYUNG RIM, 1984). KLEMM, 1976 (*in* CHUNG PYUNG RIM, 1984) note que *B. tentaculata* est un des hôtes de ce petit glossiphoniidae, en Europe, en Amérique du Nord, en Inde, en Afrique centrale et orientale. Selon cet auteur, le couple gastéropode-sangsue participe à la réalisation de nombreux cycles parasitaires de trématodes. L'association *B. tentaculata/Abglossiphonia* relève donc à la fois du parasitisme et de la prédation. La présence d'*Abglossiphonia* n'est pas signalée à La Maxe. Cet exemple montre combien la connaissance précise de la biologie de *Bithynia sp* en général, et de *B. tentaculata* en particulier, est intéressante, aussi bien face aux anthroponoses que dans les perspectives d'évolution des biocoenoses aquatiques en réponse aux changements des conditions du milieu.

### **3. PRESENTATION DU SITE**

"lagune" de  
refroidissement

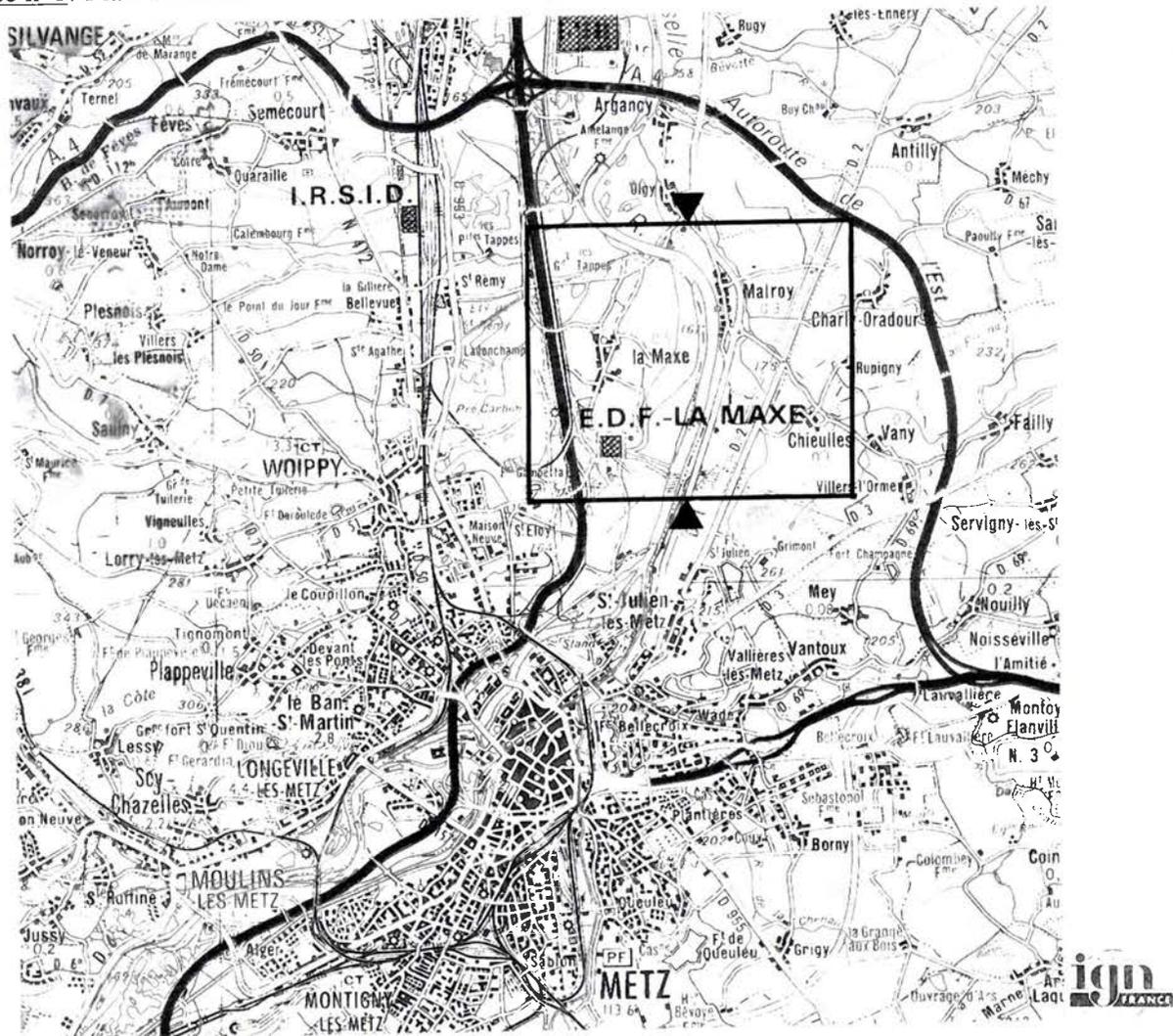
canal de  
rejet (échauffé)

canal de  
prise (naturel)



Vue générale du site de La Maxe (*photo auteur*)

Carte n°1: Plan de situation du site de La Maxe (échelle: 1/100.000)



### 3.1. ASPECTS GEOGRAPHIQUES, GEOLOGIQUES ET TECHNIQUES

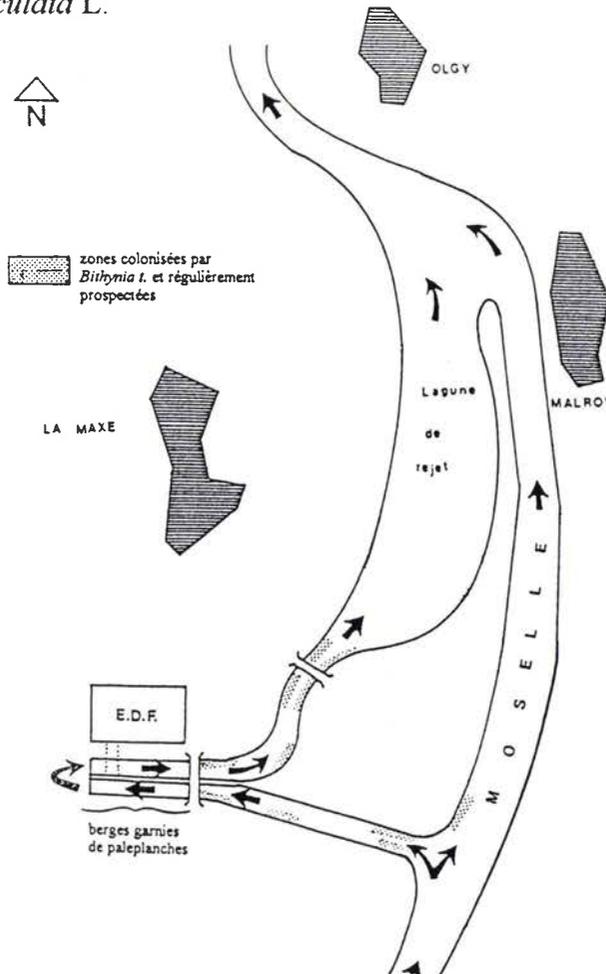
Le site de la centrale est situé à La Maxe, à 6 km en aval de Metz, sur le cours de la Moselle (carte n°1). L'ensemble des installations est construit sur un lit alluvionnaire d'âge quaternaire récent, composé en surface d'une couche de limons (40 à 100 cm) recouvrant des couches de sables (de 3 à 10 m). Les alluvions reposent sur une assise marneuse de plusieurs centaines de mètres d'épaisseur correspondant à l'étage du Pliensbachien. Mise en service en 1971 et prévue pour une durée de vie de 100 000 H, soit environ 25-30 ans, la centrale de La Maxe utilise du fuel et du charbon. Elle nécessite, à plein régime,  $17,6 \text{ m}^3/\text{sec}$  d'eau pour assurer le refroidissement de deux tranches de 250 MW chacune.

Le temps de transit de l'eau entre la prise et le rejet est de l'ordre de 1 min 30 à 2 min en moyenne, sans excéder 4 min. L'écart de température entre la prise d'eau et le rejet est de  $+10^\circ\text{C}$  à pleine charge.

L'eau est pompée dans un canal de prise depuis la Moselle (carte n°2 page 21), que l'on peut qualifier de canal "froid" ou encore équivalent au milieu naturel de la Moselle. Le rejet s'effectue

dans un canal dit "chaud" ou milieu échauffé qui aboutit à un plan d'eau de 72 ha. A l'origine, le creusement de cette sablière répondait au besoin d'obtenir les substrats de la plate-forme de la centrale afin de la mettre hors d'atteinte des crues. Il s'est avéré ensuite que le plan d'eau obtenu pourrait jouer un rôle de tampon thermique. Ce plan d'eau ou lagune\* permet le refroidissement de l'eau au contact de l'air. Au sortir de cette "lagune" de refroidissement, le solde thermique final est de +3 °C à +4°C, au retour de l'eau dans la Moselle, face à la localité d'Olgy.

Carte n°2: Croquis du site de La Maxe (échelles non respectées) avec les zones de colonisation régulière de *Bithynia tentaculata* L.



Le canal de prise d'eau est rectiligne, il mesure 800 m de long pour une largeur de 18 m et une profondeur moyenne de 2 m. Il est perpendiculaire au lit de la Moselle, au niveau du P.K. 293. Le canal de rejet, en courbe, mesure 900 m de long, pour une largeur moyenne de 28 m et une profondeur de 2 m. Il débouche dans le plan d'eau long de 2400 m, large de 350 m en moyenne et profond de 2 m, et parallèle au cours de la Moselle. Près de la centrale, les berges des deux canaux sont empierrées presque en totalité, et, au voisinage de la centrale, elles sont même garnies de paleplanches. Dans les zones les plus éloignées de la centrale, seuls les secteurs les plus exposés à l'érosion sont empierrés. L'empierrement est réalisé par des blocs de calcaire provenant de

\* Ce terme est incorrect, mais il est couramment utilisé dans les documents concernant la Centrale de La Maxe.

la côte de Moselle.

La centrale de La Maxe n'utilise pas de produits chimiques décapants pour l'entretien des conduites. C'est un système mécanique dit "tapproge" utilisant des billes circulant à grande vitesse qui assurent le nettoyage des tubes des condenseurs en laiton (220 km de longueur). Les seuls produits rejetés (et quantifiés au moment de l'étude) sont  $\text{NH}_4^+$  (150 kg/an) provenant de la purge des chaudières et HCl (NOURISSON *et al*, 1979). Ces rejets sont effectués en entrée de lagune et ne concernent pas les secteurs étudiés.

Les habitats colonisables (carte n°2 page 21) sont limités aux zones empierrées ainsi qu'aux quelques rares massifs de plantes aquatiques qui se sont installés.

L'accessibilité aux berges, en général assez pentues, est difficile sauf dans les secteurs empierrés. A proximité immédiate de la centrale l'accès aux berges garnies de paleplanches verticales n'est possible qu'en bateau et présente un certain danger. En effet, ce secteur est très perturbé par de violents remous, qui sont par ailleurs très défavorables à l'adhésion de *Bithynia* sur le substrat. Ce secteur, bien différent du reste du site, n'est donc pas pris en compte dans cette étude.

## 3.2. PHYSICO-CHIMIE

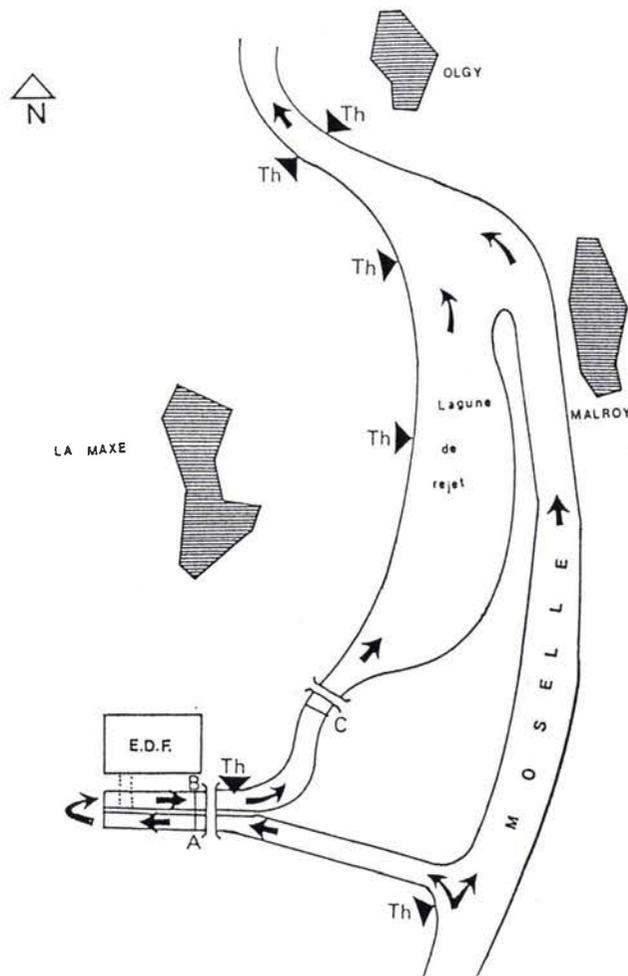
### 3.2.1. Hydrologie

Une série de mesures en transects horizontaux et verticaux concernant la vitesse du courant, la température et l'oxygène dissous a été effectuée par EDF le 21/06/77 (VIVARELLI, EDF, 1978). Nous retiendrons particulièrement les transects A, B et C, qui correspondent aux secteurs de colonisations régulières par *Bithynia*. Leur localisation est indiquée sur la carte n°3 page 23.

Il ressort de ces mesures que, globalement, dans le canal de prise, section A, la vitesse du courant diminue de 0,68 à 0,35 m/s du milieu vers les berges et vers le fond. Dans le canal de rejet, section B, il existe une dissymétrie très prononcée avec un flux plus rapide en rive droite et une zone plus lente occupant toute la moitié gauche du canal ; en section C, il y a un retour vers plus d'homogénéité, mais l'effet observé en B est encore assez sensible. La moitié droite, rive droite, présente un volume d'écoulement plus rapide (0,37 à 0,45 m/s) sur une profondeur de 0,50 m à 1 m, alors qu'en moitié gauche, rive gauche, l'écoulement moyen est de l'ordre de 0,17 à 0,31 m/s. A l'occasion de ces mesures, il a été constaté que pour la section A (canal de prise), il y avait homogénéité totale de température (20,8°C) et d'oxygène dissous (55% de saturation).

En section B (canal de rejet), l'homogénéité de température est complète (29,4°C) mais, par contre, il existe une petite variation latérale sur toute la hauteur d'eau de la teneur en  $\text{O}_2$  qui passe de 68,6% de saturation en rive gauche à 71,1% au milieu, pour revenir à 67,2% de saturation en rive droite. Cette légère variation de la saturation en oxygène dissous peut être tenue pour négligeable.

Carte n°3: Croquis de situation des thermomètres enregistreurs (Th) et des mesures hydrologiques en transect (A, B, C).

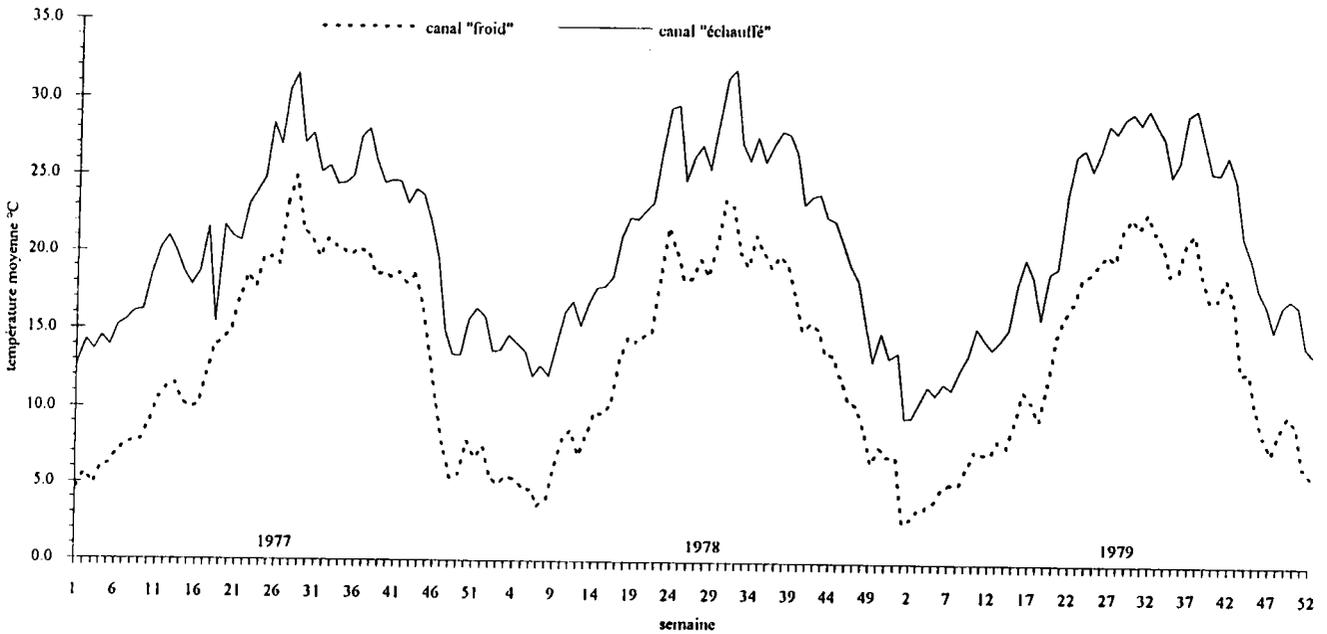


En section C, juste en entrée de lagune, l'homogénéité est moins marquée aussi bien en température qu'en oxygène dissous. La température passe de 29°C en surface, rive gauche, à 29,9°C en surface, rive droite, avec une légère baisse des valeurs au voisinage du fond. L'oxygène dissous est à 75,9% de saturation en surface avec une légère augmentation à 79,6% de saturation au voisinage de la rive droite et une légère baisse de toutes les valeurs vers le fond (74,5% de saturation). Malgré ces légères différences entre rive droite et rive gauche, il n'y a pas d'incidences observables sur le peuplement de *Bithynia*.

### 3.2.2. Températures journalières

Les résultats proviennent de thermomètres enregistreurs placés par E.D.F. en permanence (carte n°3), au point d'entrée rive gauche du canal de prise d'eau et dans le canal de rejet rive gauche pour le secteur échauffé.

**Figure 2a:** Températures moyennes hebdomadaires de 1977 à 1979 à La Maxe



Les courbes d'évolution des températures (figure 2a) traduisent clairement la réponse constante du système échauffé (canal de rejet) par rapport au milieu naturel (canal de prise), quelle que soit la saison. L'écart de température, au niveau de ces points de prélèvements, se situe en permanence entre +7,2 et +8°C. D'autres points de contrôle mesurent le retour de la température du milieu aquatique vers sa valeur saisonnière naturelle aussi bien dans la lagune que dans le secteur aval de la rivière (carte n°3 page 23).

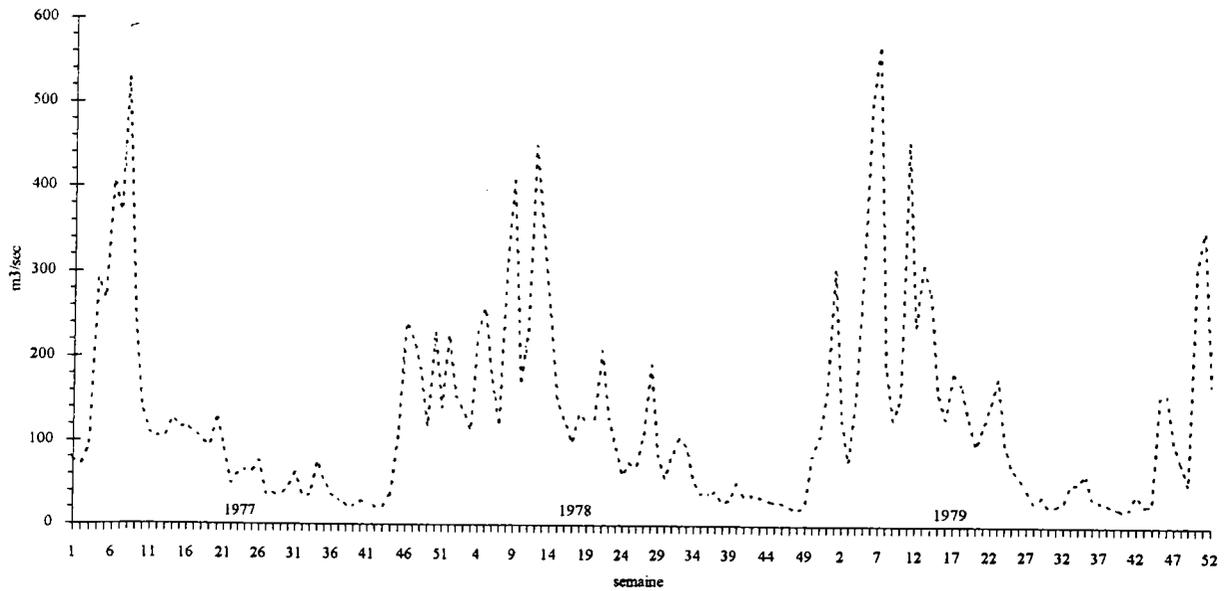
Par ailleurs, les données hydrologiques (§ 3 2.1.) confirment que les mesures locales sont valables pour l'ensemble des volumes respectifs dans les deux milieux concernés. Les paragraphes 3.2.4. et 3.2.5. replacent l'environnement thermique aquatique parmi les autres événements climatiques saisonniers qui interfèrent dans le milieu aquatique (température de l'air, crues).

### 3.2.3. Autres paramètres physico-chimiques

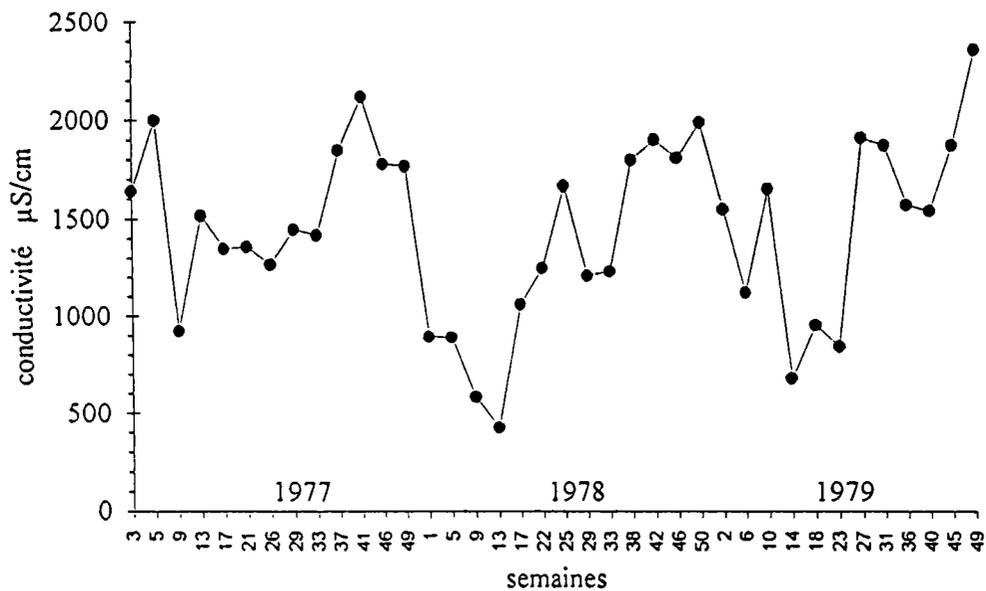
Les débits (figure 2b page 25) observés en Moselle (au niveau d'ARGANCY, un peu en aval de La Maxe, carte n°1 page 20) (FRANCE, Ministère de l'environnement, 1977, 1978, 1979) ont une influence sur le milieu étudié. Cela se traduit d'une part par une hauteur d'eau variable sur les sites colonisés par *Bithynia*, et d'autre part par une turbidité et une charge minérale fortement modifiée (GIGLEUX, 1992). Ces modifications de l'environnement sont susceptibles d'agir notamment sur le potentiel alimentaire disponible.

La conductivité et les MEST (matières en suspension totales) (figure 2c et 2d page 25) ont été également collationnées à partir des données publiées dans les annuaires de qualité des eaux du ministère de l'environnement (FRANCE, Ministère de l'environnement, 1977, 1978, 1979).

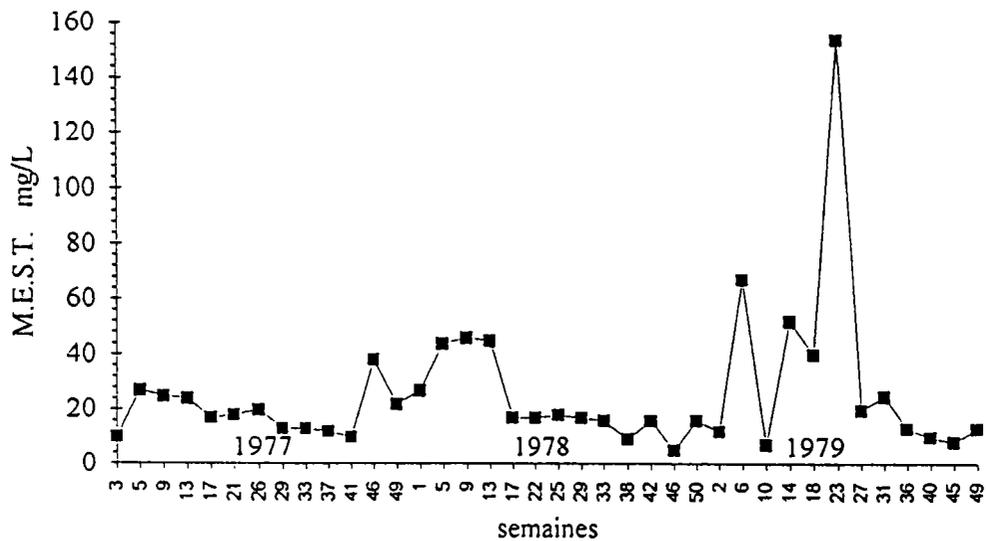
**Figure 2b:** Débits moyens hebdomadaires de 1977 à 1979 en Moselle à ARGANCY



**Figure 2c:** Evolution de la conductivité de 1977 à 1979 en Moselle à ARGANCY



**Figure 2d:** Evolution des matières en suspension totales de 1977 à 1979 en Moselle à ARGANCY



D'autres résultats ont été obtenus (tableau n°5a) soit par des mesures réalisées *in situ* à l'aide de sondes (pH, O<sub>2</sub>, conductivité, potentiel redox), soit par des mesures sur prélèvements analysés en laboratoire (dureté, formes de l'azote et du phosphore).

Tableau 5a: Paramètres physico-chimiques mesurés à La Maxe

	printemps 1978 (mars avril)		été 1978 (juillet août)	
	PRISE	REJET	PRISE	REJET
Température (°C)	10 ± 0,8	18,7 ± 0,8	23	28
pH	7,9	7,9	7,5	7,55
O <sub>2</sub> dissous (% saturation)	89,7% à 93,3%	111,9% à 115,3%	89,5%	91,6%
Conductivité (µmho/cm)	560	550	1350	1360
Pot redox	351	336	-	-
TAC degré français	13,5	13	13	12,5
TH degré français	29,5	29	37	37,5
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (mg/l)	2,09	1,69	1,15	0,85
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> (mg/l)	0,89	0,85	0,89	0,74
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (mg/l)	0,145	0,169	0,09	0,09
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg/l)	4,8	4,77	0,9	0,98

Ces résultats sont des valeurs ponctuelles instantanées et n'ont donc qu'une valeur indicatrice. Toutefois, ils sont concordants avec ceux du suivi réalisé par l'Université de Metz (U.E.R. d'Ecologie, 1976) et avec les résultats de SADROLASCHRAFI (1980) couvrant la période 1977/79. On remarque que la teneur en oxygène dissous correspond à une situation proche de la saturation maximum, ce qui n'est pas le cas pour la campagne de mesures réalisée par E.D.F en 1977. Ces résultats sont également cohérents avec ceux de GIGLEUX (1992).

#### 3.2.4. Éléments climatiques et hydrologiques remarquables

Bien que le milieu aquatique présente une certaine inertie par rapport au milieu aérien, les variations climatiques infrasaisonnnières (journalières, hebdomadaires) ne sont pas sans incidences sur le milieu aquatique (tableau n°5b page 29), tant sur le plan thermique que sur celui de la turbidité et de la hauteur d'eau (cf § 3.2.3.). De même, les pollutions accidentelles, d'hydrocarbures par exemple, sont à prendre en considération pour comprendre certaines variations atypiques du peuplement aquatique benthique.

Tableau n°5b: Eléments climatiques et hydrologiques remarquables

	1977	1978	1979
<i>Passage de l'eau de 10°C à 15°C en milieu naturel</i>	de mars à mai, lentement et progressivement	d'avril à fin mai, assez rapidement	de début mai à mi-juin donc très rapidement
<i>Température de l'air</i>	refroidissement rapide mais tardif (novembre)	- fortes gelées en mars, temps très frais jusque mi-mai - fortes variations de température fin juillet et début août	- neige le 2/5 - refroidissement rapide mais tardif (novembre)
<i>Débits élevés et crues</i>	en février, novembre et décembre	en janvier et <u>mars-avril</u> , puis juin-juillet-août et décembre	en février puis novembre et décembre
<i>Pollutions accidentelles</i>		quelques hydrocarbures en janvier en milieu naturel	hydrocarbures abondants en lagune et canal de rejet le 21/5 avec usage de dispersants
<i>Divers</i>		débit très faible (25 m <sup>3</sup> /s) en novembre	arrêt de la centrale du 13 au 21/5 - eaux stagnantes - turbides et malodorantes en aval de la centrale

### 3.2.5. Synthèse

Le site de la centrale de La Maxe constitue un système homogène à deux compartiments différant essentiellement par la température. Un écart de température de 8°C entre ces deux compartiments est observé régulièrement tout au long de l'année (figure 2a page 24). Cet état stable, sans chocs thermiques intempestifs, permet donc une évolution saisonnière des deux compartiments, le compartiment échauffé constituant alors un indicateur des effets thermiques artificiels par rapport au secteur non échauffé témoin de l'état naturel.

Au cours des années successives, on observe des variations naturelles du cycle thermique et de hautes eaux, notamment à des moments clés du cycle de *Bithynia*. Ces variations dans le temps se répercutent sur les deux compartiments. Ainsi, si la comparaison entre les deux compartiments

au cours d'une même année est révélatrice des effets de l'échauffement, les comparaisons d'une année à l'autre au sein d'un même compartiment sont également indicatrices des capacités de réponses de *Bithynia*.

### 3.3. PLANCTON ET BACTERIOLOGIE

L'analyse saisonnière des taux de chlorophylle, reflets de la biomasse phytoplanctonique, a été conduite entre 1976 et 1979 par SADROLASCHRAFI (1980). Elle indique de fortes variations des taux de pigments chlorophylliens avec une corrélation positive à l'égard de la température ( $y = 2,64x - 30,5$ ) (où  $y$  = chlorophylle a en  $\text{mg/m}^3$  et  $x$  = température en  $^{\circ}\text{C}$ ) et une corrélation négative vis-à-vis du débit ( $y = -0,22x + 48,7$ ) (où  $y$  = chlorophylle a en  $\text{mg/m}^3$  et  $x$  = débit en  $\text{m}^3/\text{s}$ ). Par ailleurs, le même auteur constate que les taux de chlorophylle a sont très comparables entre le canal de prise et le canal de rejet, ce qui indique que, bien qu'il y ait échauffement de l'eau, le temps de transit n'est pas suffisant pour favoriser le développement phytoplanctonique dans le canal de rejet. Si quantitativement, il n'y a pas de différence sensible entre secteur naturel de prise d'eau et secteur de rejet échauffé, qualitativement, il faut noter le risque d'altération des structures cellulaires algales par le passage dans les tubes des condenseurs (effets mécaniques et thermiques). Cette altération peut influencer dans une proportion non appréciée sur la valeur nutritive du stock phytoplanctonique.

L'analyse planctonique directe a été réalisée dans le cadre général d'études au sein du centre de recherches en écologie de l'Université de Metz sur la Moselle et certains de ses affluents (WILLE, 1988; GIGLEUX, 1992). Pour le phytoplancton, les valeurs enregistrées à Argancy, un peu en aval du rejet de la "lagune" dans la Moselle, font apparaître des valeurs comprises entre 5000 et 45000 cellules/ml (eutrophisation) selon les saisons. On y reconnaît des algues unicellulaires non siliceuses, des diatomées, des algues filamenteuses et même parfois des cyanophycées.

Les observations concernant le zooplancton et la bactériologie (Université de Metz, U.E.R. d'écologie, 1976) sont concordantes avec les données bibliographiques sur les impacts thermiques (Association Française pour l'Etude des Eaux (AFEE), 1980). De par le régime alimentaire essentiellement phytophage de *Bithynia*, il est peu probable que ces deux composantes de l'écosystème agissent de façon sensible sur la biologie de *Bithynia*; elles n'ont donc pas été développées dans cette étude. Pour les résumer, on observe d'une façon générale que le zooplancton est plus abondant et plus diversifié en secteur échauffé, en dehors de la période estivale pendant laquelle l'augmentation excessive de température devient un facteur limitant. Quant aux résultats bactériologiques, ils sont relativement indépendants de l'échauffement du milieu, tout au plus observe-t-on épisodiquement des pics de développements bactériens.

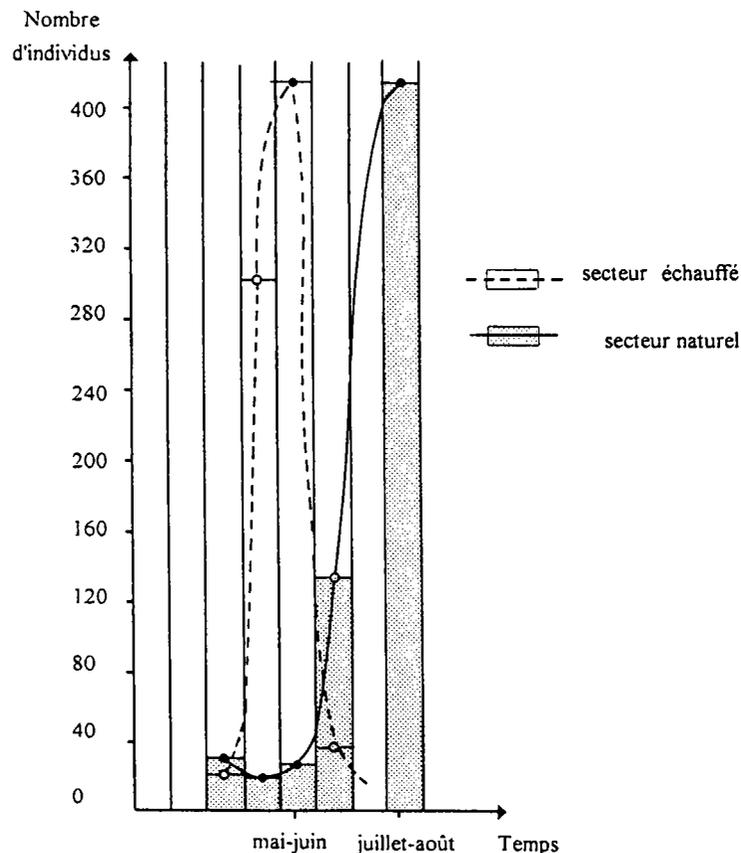
### 3.4. BENTHOS

Les données proviennent des diverses études menées par les équipes du laboratoire d'écologie de l'Université de METZ et PACKA-TCHISSAMBOU (1976) en particulier.

Selon ces études, le peuplement benthique rencontré est celui des milieux d'eau douce lents, correspondant au potamon mésosaprobe. C'est dans le secteur échauffé que le benthos est le plus abondant et le plus diversifié en période hivernale (février). La situation s'inverse en été, avec un secteur naturel plus riche et plus diversifié. Dès avril, en secteur échauffé, certains taxons régressent (*Asellus*) alors que d'autres au contraire deviennent prédominants (Planaires, Oligochètes, Diptères), conduisant à un peuplement benthique peu diversifié et déséquilibré. Ces résultats sont en accord avec ceux d'études ultérieures sur d'autres sites (AFEE, 1980).

C'est en 1976 (PACKA-TCHISSAMBOU) sur le site de La Maxe que le premier comptage de *B. tentaculata* a été réalisé. L'examen de la courbe (figure 3) révèle l'existence d'un décalage des pics de population très marqué entre le secteur échauffé (maximum en mai-juin) et le secteur naturel (maximum de juillet à septembre). Par ailleurs, il ressort de cette étude que le protocole de récolte est très important; l'efficacité des substrats artificiels utilisés dans cette étude est irrégulière, et la prospection des substrats naturels ou considérés comme tels n'est pas toujours aisée quant au respect de la surface exploitée. Cet aspect du protocole de récolte sur le terrain n'est toutefois pas particulier à ce site (MORETEAU, 1985; COSTIL-FLEURY, 1991).

Figure 3: Variations saisonnières d'abondance de *Bithynia* au niveau des secteurs naturels et échauffés (d'après PACKA-TCHISSAMBOU, 1976)



**4. ETUDE DE LA REPRODUCTION  
DE *BITHYNIA TENTACULATA* L  
EFFETS DE L'ECHAUFFEMENT  
DU MILIEU**

## 4.1. GENERALITES

### 4.1.1. Caryotype de *Bithynia tentaculata* à La Maxe (figure 4 page 32)

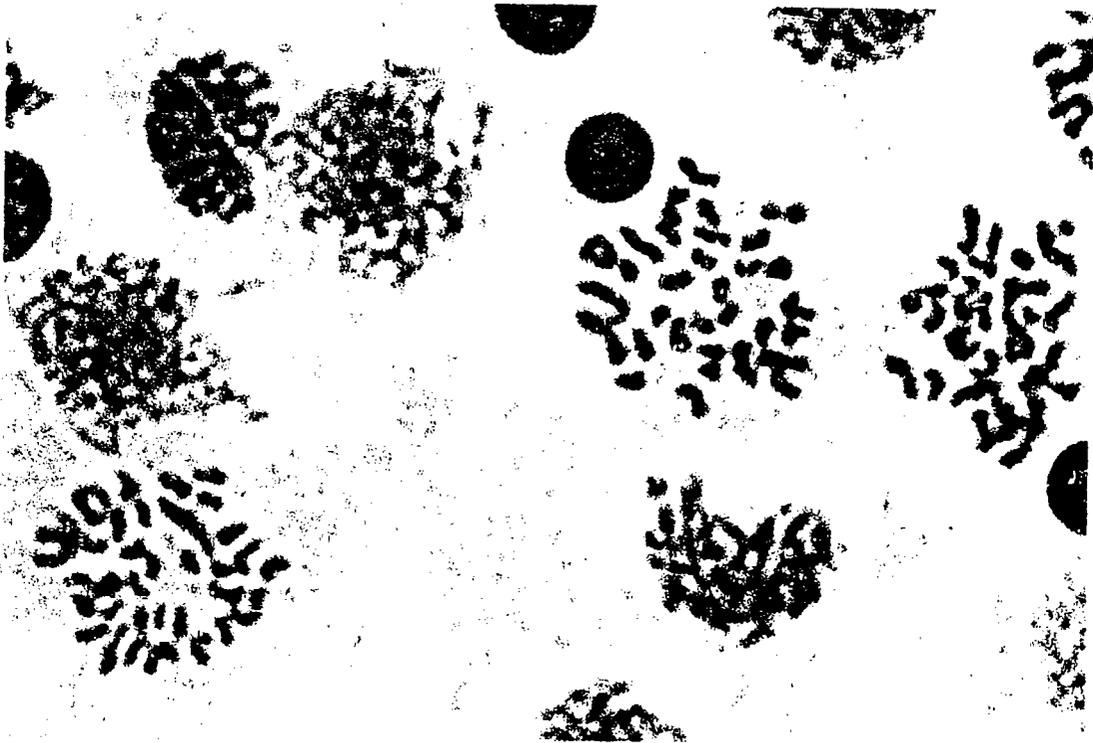
Afin de lever toute ambiguïté sur la définition systématique des individus récoltés à La Maxe, j'ai été amené à réaliser le caryotype de *Bithynia tentaculata* colonisant ce site.

L'analyse caryotypique que j'ai effectuée a été conduite selon un protocole mis au point pour les planaires (KELLER, 1981) et testé avec succès par ailleurs sur des arthropodes. L'animal est extrait de sa coquille, et le dernier tour de spire disséqué contenant la gonade est placé dans une solution tampon de KCl hypotonique. La fixation est réalisée, par immersion, dans du liquide de Clarke. Après un squash en milieu acide et passage sur carboglace (MARTOJA ET MARTOJA, 1967), les préparations sont colorées à l'orcéine acétique. Ainsi le protocole que j'ai adopté est un peu différent de celui de CHUNG PYUNG RIM (1984) qui s'inspirait des travaux de BURCH (1960 et 1982), y incluant des inhibiteurs du fuseau de division, couramment utilisés pour les caryotypes humains (Velban). Les individus que j'ai étudiés (6 mâles et 1 femelle) provenaient du canal échauffé (température = 18°C à la date du 29/10/90) et avaient été maintenus 10 jours en élevage au laboratoire à 21°C. Cette stabulation devait permettre une activité mitotique suffisante au niveau des gonades pour ne pas avoir besoin d'utiliser d'inhibiteurs fusoriaux.

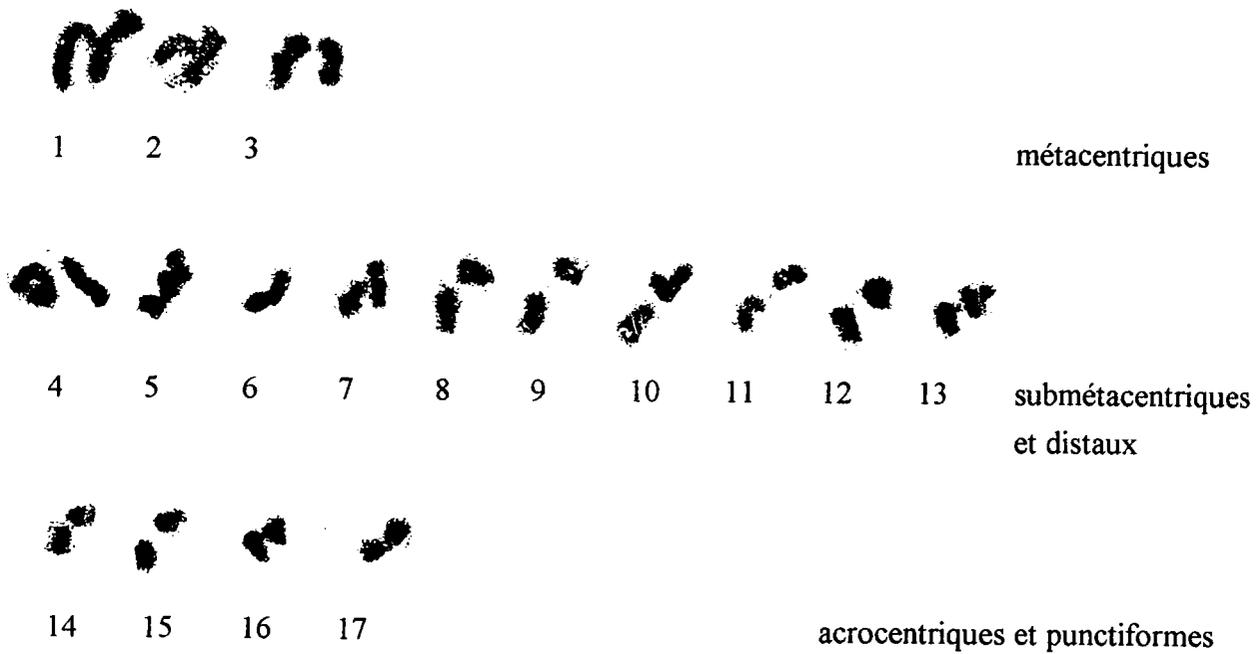
Les chromosomes de *B. tentaculata* sont très petits (2,2  $\mu$  max) et l'observation au microscope nécessite un grossissement d'au moins 2000 fois. Bien que l'analyse centromérique ne soit pas des plus aisées, je peux conclure à la similitude des caryotypes que j'ai obtenus avec ceux donnés par CHUNG PYUNG RIM pour les souches européennes (cf tableau n°2 page 12).

Le caryotype des individus de La Maxe est donc  $n = 17$ , en accord avec les données bibliographiques, et la balance chromosomique, comme on pouvait le présager, est du type européen selon la définition de CHUNG PYUNG RIM (1984), c'est à dire 3 paires de chromosomes métacentriques, 10 paires de chromosomes submétacentriques et distaux, et 4 paires de chromosomes acrocentriques et punctiformes.

Figure 4: Caryotype de *Bithynia tentaculata* à La Maxe



Caryotype ordonné (individu mâle)



#### 4.1.2. Plan d'étude de la reproduction *in situ* et en laboratoire

L'étude de la reproduction de *Bithynia tentaculata* en milieu échauffé a été menée:

- par l'observation, sur le terrain, des périodes d'accouplement, de ponte et d'apparition des jeunes nouvellement éclos ;
- par l'étude histologique des gonades, dans le but d'évaluer l'effet de l'échauffement sur la taille individuelle correspondant à la maturité des gonades
- par l'observation d'élevages au laboratoire, à températures choisies, avec ponte et détermination des délais de maturation aboutissant à l'éclosion.

Les résultats de ces observations ont été confrontés aux données de la bibliographie et l'aptitude reproductrice individuelle face à l'échauffement du milieu a été précisée.

### 4.2. ANALYSE DES FACTEURS DE REPRODUCTION *IN SITU*

#### 4.2.1. Accouplements

Cet événement, limité dans le temps, ne peut être observé sur le terrain que de manière fortuite et aléatoire; les données bibliographiques sur cette étape du cycle reproducteur sont succinctes et parfois contradictoires. LILLY (1953) indique une période d'accouplements se déroulant au cours du printemps et du début de l'été, alors que TASHIRO (1982) indique une période d'accouplements en fin d'été et début d'automne.

En secteur naturel (non échauffé), j'ai observé des accouplements depuis le mois de mai, et ce jusqu'en juillet. En milieu échauffé, de nombreux accouplements sont observables dès le mois de mars. Ainsi en mai 78, par exemple, les mâles montrent un pénis bien développé en milieu échauffé, alors qu'en secteur naturel chez les mâles observés, cet organe est plus réduit. A La Maxe, je n'ai pas observé de période remarquable d'accouplements, mais seulement une période d'accouplements plus ou moins étendue dans la saison de reproduction. Cette période d'accouplements survient après le réchauffement du milieu aquatique, lorsque la température de l'eau atteint une valeur voisine de 15°C. Cela traduit soit l'existence d'un seuil thermique en valeur absolue, soit l'existence d'un seuil thermique correspondant à une énergie thermique équivalant à la sommation de degrés par jour. En tout état de cause, la période d'accouplements en secteur échauffé est nettement plus précoce qu'en secteur naturel non échauffé.

## 4.2.2. Pontes

Le tableau n°6 récapitule l'ensemble des observations réalisées de 1977 à 1980.

Tableau n°6: Pontes observées sur le site de La Maxe

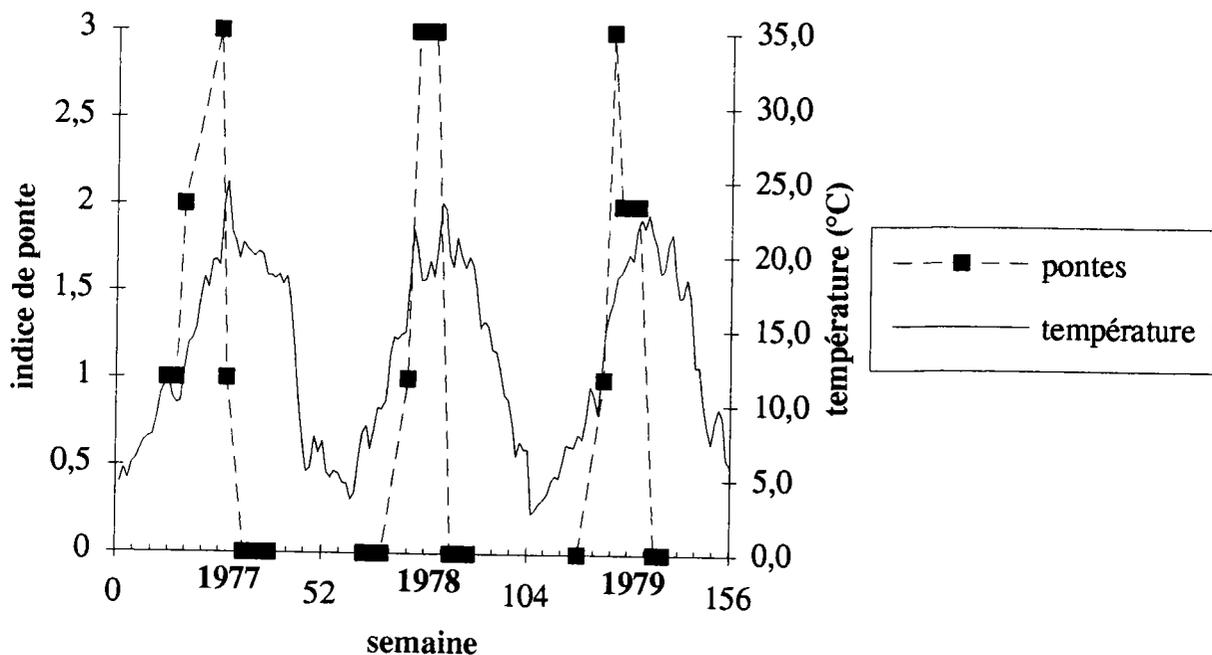
Mois	quinzaine	naturel					réchauffé				
		1977	1978	1979	1980	moy	1977	1978	1979	1980	moy
Mars	1	/	0	/	0	0.0	/	1	/	3	2.0
	2	1	0	0	/	0.3	2	3	3	/	2.7
Avril	1	1	0	/	/	0.5	3	3	/	/	3.0
	2	2	/	/	/	2.0	2	/	/	/	2.0
Mai	1	/	/	1	3	2.0	/	/	2	3	2.5
	2	/	1	3	/	2.0	/	3	3	/	3.0
Juin	1	/	3	2	3	2.7	/	1	1	0	0.7
	2	3	/	/	/	3.0	3	/	/	/	3.0
Juillet	1	1	3	2	/	2.0	0	3	2	/	1.7
	2	/	/	/	3	3.0	/	/	/	3	3.0
Août	1	0	0	0	/	0.0	0	3	0	/	1.0
	2	0	/	0	0	0.0	0	/	0	2	0.7
Septembre	1	0	0	/	0	0.0	0	0	/	0	0.0
	2	0	/	/	/	0.0	0	/	/	/	0.0

/ : pas d'observations notées  
 0 : pas de pontes observées  
 1 : quelques pontes présentes  
 2 : pontes présentes  
 3 : pontes très abondantes

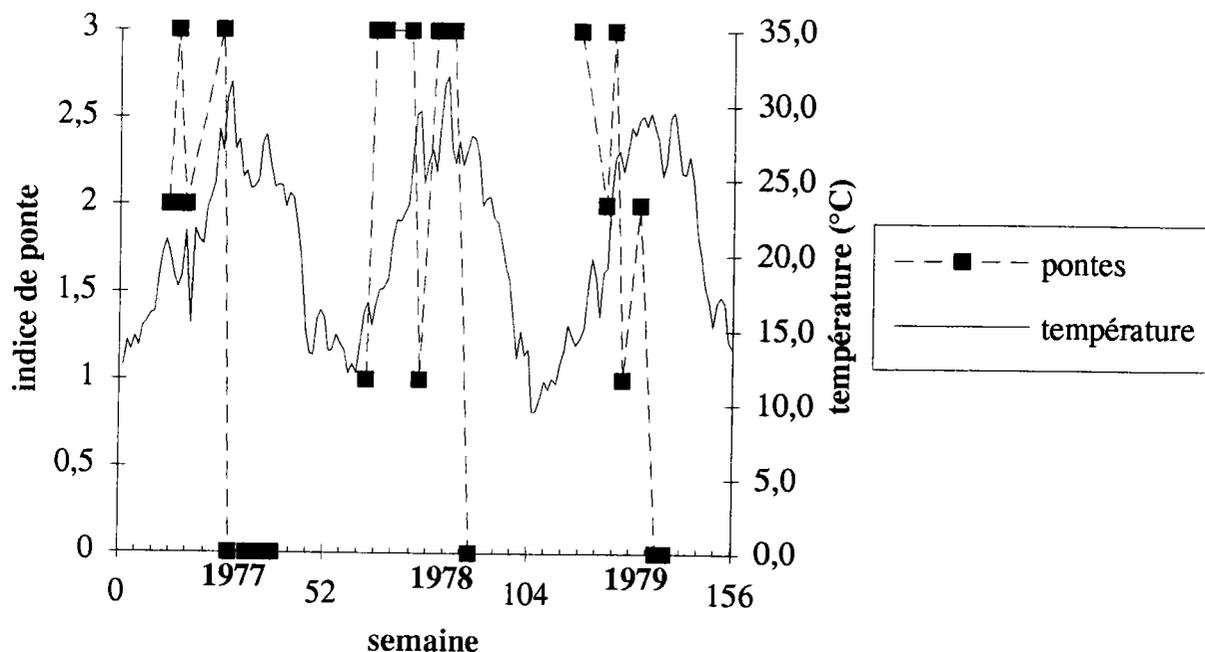
La comparaison du calendrier d'apparition des pontes avec celui des événements climatiques (figure 5a et §3.2.2.) fait ressortir qu'en milieu naturel c'est le réchauffement des eaux au delà de 10°C/ 15°C qui est le facteur dominant.

Figure 5a: Pontes dans le secteur naturel et le secteur échauffé de 1977 à 1979 et température de l'eau

- secteur naturel:



- secteur échauffé:



En 1977 le réchauffement est précoce, et on observe des pontes sporadiques dès le mois de mars. En 1979 le réchauffement des eaux est tardif, mais rapide et cela se traduit par un flux croissant de pontes, uniquement dans le courant du mois de mai. Dans tous les cas, l'optimum de ponte se situe toujours en mai-juin en secteur naturel.

Je n'ai pas observé de ponte en août en milieu naturel non échauffé alors que des flux de jeunes individus, nouvellement éclos semble-t-il, soient encore présents (cf § 5.1.4.3.). Ainsi, si PINEL-ALLOUL (1971) observe des pontes de juin à août et même octobre-novembre, LILLY (1953) d'avril à août, de nombreux autres auteurs limitent cette période de ponte de mai à juillet, avec un optimum en juin (MATTICE, 1972; YOUNG, 1975; VINCENT *et al.*, 1981), ce qui correspond mieux à mes propres observations en secteur naturel (figure 5b et 5c page 36).

Le paramètre température a un rôle majeur et VAILLANCOURT (1975) note que l'échauffement observé en aval du rejet de la centrale de Gentilly (Québec) pourrait expliquer la ponte précoce de mars.

Mes observations en secteur échauffé corroborent tout à fait cette hypothèse. En effet, en milieu échauffé (figure 5a page 35), les températures minimales observées en hiver sont de 14-15°C; ceci permet une première ponte importante dès mars (figure 5c page 36), suivie d'un deuxième épisode de pontes à partir de juillet. Cette grande plasticité dans la période de ponte semble également confirmée par CHUNG PYUNG RIM (1984) qui a observé en laboratoire des pontes en mars pour des individus provenant d'Allemagne et en août pour des individus provenant du Portugal (température d'élevage de 25 à 27°C).

Si l'on évalue la quantité cumulée de pontes sur une saison de reproduction, on constate qu'en secteur échauffé, la ponte est sensiblement plus importante (figure 5d page 37).

Figure 5b: Comparaison des pontes en secteur naturel et en secteur échauffé sur trois années

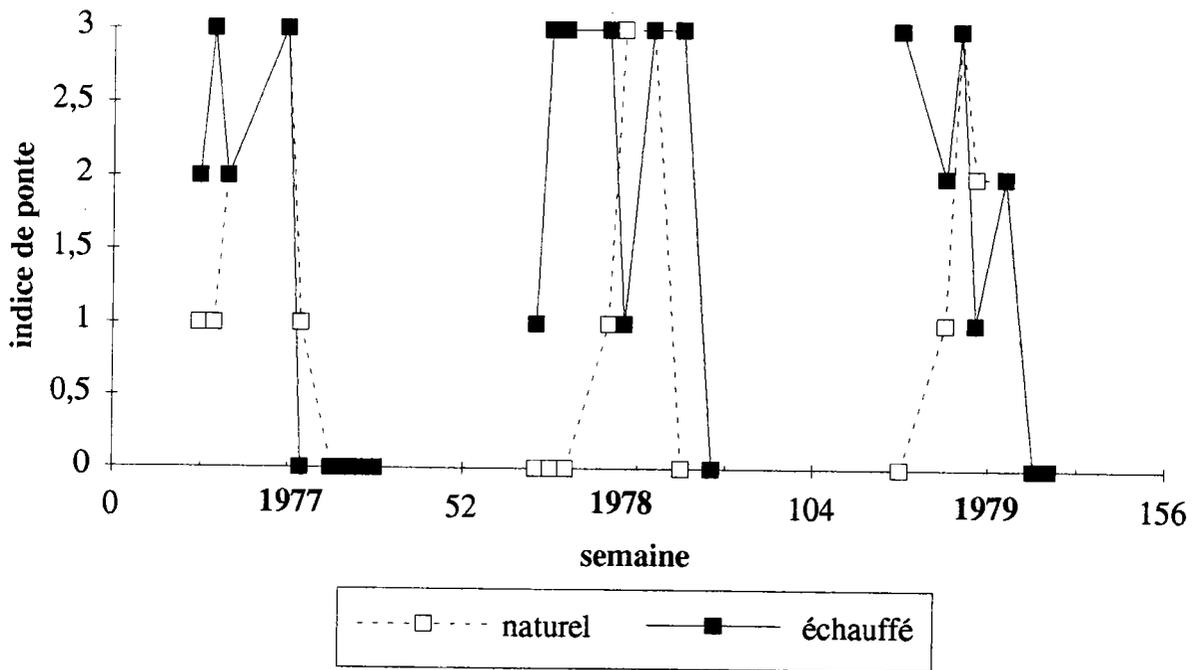


Figure 5c: Indices moyens de pontes observables entre 1977 et 1980

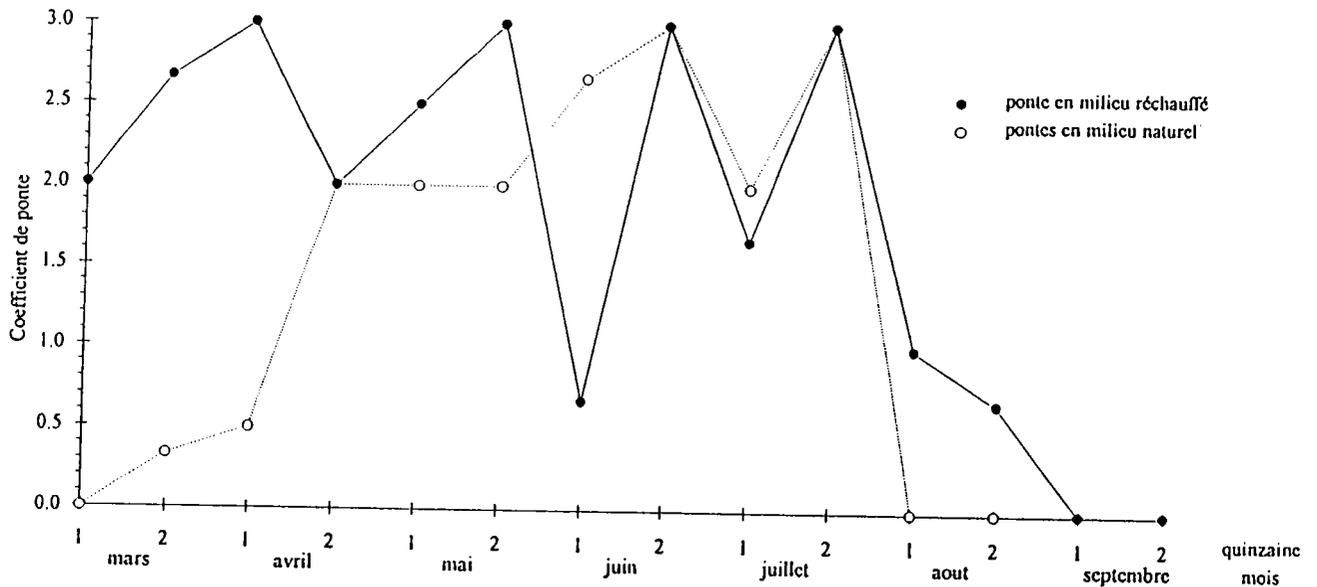
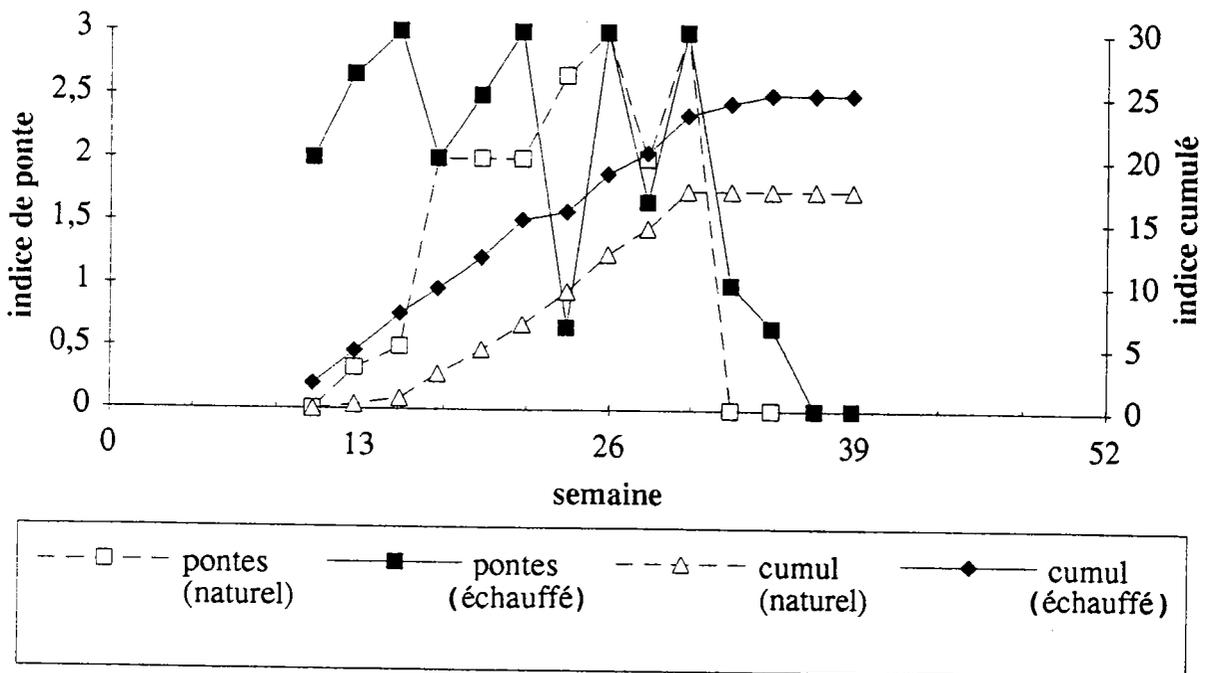


Figure 5: Indices moyens de pontes observables entre 1977 et 1980.  
valeurs des indices: 0 = pas de pontes; 1 = quelques pontes présentes; 2 = pontes présentes; 3 = pontes très abondantes

Figure 5d: Pontes et pontes cumulées à partir des indices moyens observés sur quatre années



En conclusion, on peut considérer que le passage de la température de l'eau de 10°C à 15°C est un seuil en deçà duquel les pontes ne sont pas observées (figure 5a page 34-35); il s'agit là d'une valeur-repère *in situ*. Ce type de régulation est observé chez d'autres gastéropodes, y compris terrestres. Chez *Helix aspersa*, la température et la photopériode interviennent dans le déclenchement des phases de la reproduction (ENEE *et al*, 1982; LAURENT *et al*, 1984; GOMOT P. *et al*, 1988; AUPINEL, 1990), mais la température conserve une action très sensible (GOMOT P. *et al*, 1990; DAGUZAN, 1981 et 1991) avec une valeur seuil pour l'activation sexuelle entre 15 et 20°C. Il est intéressant de remarquer que *Bithynia* et *Helix*, qui ne partagent pas le même milieu, ont conservé une base de régulation très comparable.

Chez *Lymnaea auricularia* et *Semisulcospira libertina* (gastéropodes aquatiques pulmonés), la photopériode et le préférendum thermique sont également coactifs (ROSSETI *et al* 1990), de même que chez *Lymnaea stagnalis* (BOHLKEN et JOOSSE, 1982; JOOSSE, 1984; BOHLKEN *et al*, 1986). C'est aussi le cas pour *Lymnaea peregra* selon LAMBERT (1990) qui indique que la température reste toutefois prépondérante, et que l'optimum thermique se situe entre 15 et 20°C. C'est également l'avis de DE WITT (1967, in LAMBERT, 1990) concernant *Lymnaea* et *Physa*. D'autres gastéropodes, comme *Bulinus truncatus*, ont une activité reproductrice indépendante de la photopériode (BAYOMY et JOOSSE, 1987). Sur le site de La Maxe, la photopériode est commune aux deux secteurs étudiés, et la différence de réponse observée chez *Bithynia* peut donc bien être mise en relation préférentiellement avec la température.

#### 4.2.3. Temps d'incubation des œufs et de croissance initiale des juvéniles

La date d'éclosion exacte *in situ* est difficile à définir en termes de jours précis. Sur le terrain, en effet, la simple observation visuelle des pontes ne permet pas de déterminer facilement l'âge des œufs et leur stade d'évolution. Les deux événements les plus repérables sur le terrain sont la présence de pontes et la présence des jeunes nouvellement éclos. Ces derniers, cependant, lorsqu'ils sont décelés, mesurent en général déjà plus de 1,5mm. La taille à l'éclosion des *Bithynia* est comprise entre 0,8 et 0,5mm (MATTICE, 1972; KRUATRACHUE, 1982). Il faut admettre qu'entre l'éclosion proprement dite des jeunes et leur observation effective sur le terrain se place une période de croissance dont il est difficile de préciser la durée exacte en nombre de jours. Les dates d'observations relevées sur le terrain ne sont que des indications qui permettent seulement de noter les événements biologiques en cours de réalisation, sans préjuger des limites exactes de début et de fin de ces phases.

Pour évaluer plus exactement la durée d'incubation des oeufs d'une part, et de croissance initiale des jeunes entre 0,8mm (taille à l'éclosion) (MATTICE, 1972) et 1,5/2mm d'autre part, j'ai réalisé des élevages en laboratoire à température constante (§ 4.3.). La taille de 1,5/2 mm correspond à la taille où l'animal possède une coquille comparable à celle de l'adulte.

En milieu naturel, il y a les variations saisonnières et journalières des paramètres physico-chimiques, et notamment de la température qu'il n'est pas possible de recréer facilement en laboratoire. En conséquence, la comparaison des durées observées sur le terrain et en laboratoire ne pourra se faire qu'en tenant compte de l'approximation des conditions de laboratoire par rapport au milieu naturel. Les résultats du laboratoire sont une aide à la compréhension des évènements du milieu naturel, sans les reproduire fidèlement.

Mes observations sur les durées de ces deux phases cumulées en milieu naturel et échauffé sont présentées dans le tableau n°7 et les graphes ci-après (figures 6a et 6b page 39).

Tableau n°7: Incubation des œufs et croissance de l'éclosion à 1,5/2mm *in situ*

	1977	1978
Milieu non échauffé	60 jours (15°C ± 3) 40 jours (20°C ± 2)	45-55 jours (18°C ± 3) 20-30 jours (22°C ± 1)
Milieu échauffé	30-35 jours (20°C ± 2) 20-25 jours (25-30°C)	35-45 jours (20°C ± 2) 20-25 jours (25°C +ou-2) moins de 17 jours (28-29°C)

Figure 6a: Périodes d'observation de pontes, d'apparition de jeunes, et températures moyennes enregistrées, en 1977

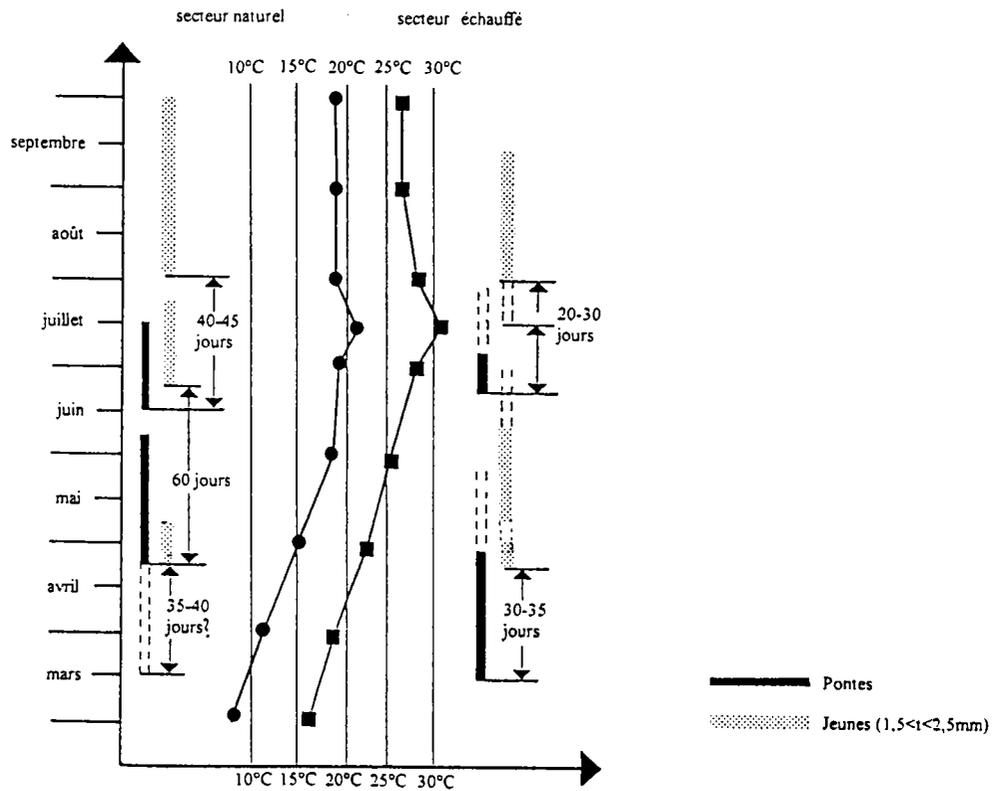
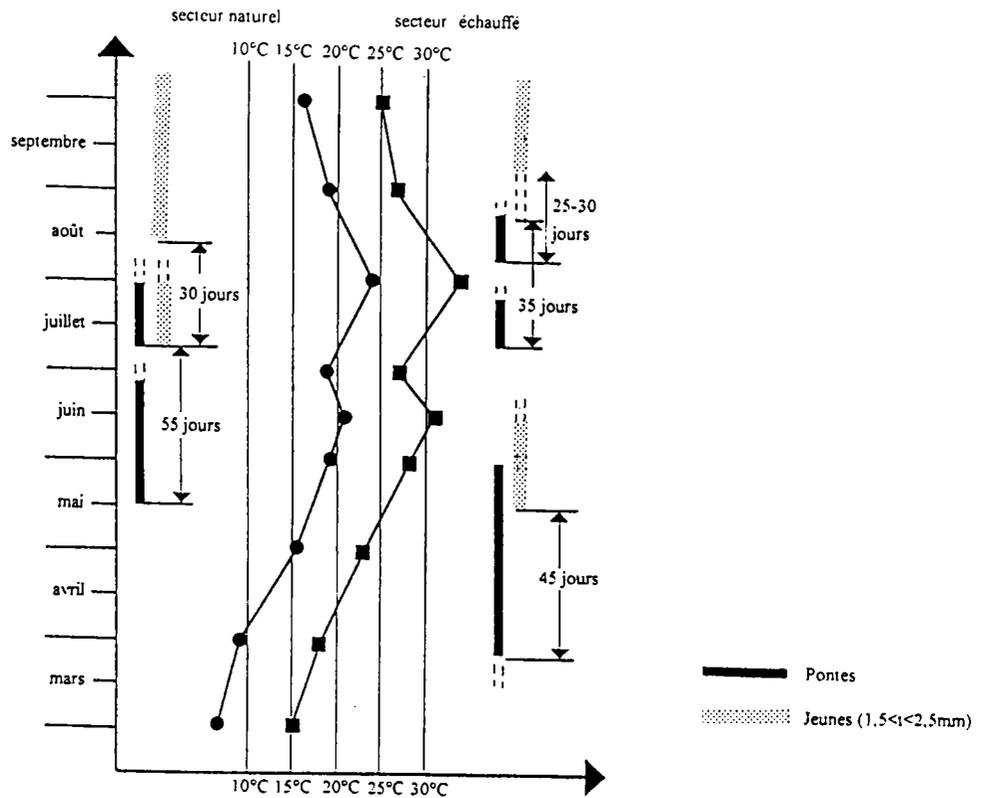


Figure 6b: Périodes d'observation de pontes, d'apparition de jeunes, et températures moyennes enregistrées, en 1978



En milieu échauffé, on remarque une moindre variabilité de la durée de la période d'incubation et de croissance initiale, que l'on peut estimer globalement à  $30 \pm 10$  jours pour des températures comprises entre 15°C et 25°C. En secteur naturel, la durée de ces deux phases successives évolue au cours de la saison. En début de période de reproduction (avril-mai), on observe une durée approximative de 50-60 jours pour des températures de l'eau qui évoluent de 10°C à 20°C. Par contre, en fin de saison reproductrice (période estivale), la durée de ces deux phases (incubation des oeufs puis croissance des jeunes jusque 1,5-2mm) se réduit à 30-40 jours avec une température de l'eau qui atteint et dépasse 20 °C. C'est l'équivalent de ce que l'on observe dans le secteur échauffé pour des températures comparables.

Mes résultats sont concordants avec ceux de nombreux auteurs qui s'accordent pour situer la période de ponte, dans des milieux équivalents au milieu naturel de La Maxe, principalement en juin, et l'apparition des jeunes en juillet-août (PINEL-ALLOUL, 1971; YOUNG, 1975; VINCENT *et al*, 1981; TASHIRO, 1981). C'est ce que j'ai observé à La Maxe, dans le secteur naturel non échauffé.

Le laps de temps (2 mois environ) séparant la ponte de l'apparition des jeunes laisse supposer une période d'incubation d'au moins un mois. MATTICE (1972) estime que l'éclosion, dans le lac Oneïda (Etats-Unis), se produit environ quatre semaines après la ponte. De même, LATCHFORD (1925) cite des durées de l'ordre de 20 à 25 jours.

A La Maxe, dans le secteur échauffé mes observations montrent que le temps entre le début de la période de ponte et les premiers jeunes observables se réduit. Le flux des jeunes s'observe régulièrement de 1 mois à 1,5 mois après la ponte, alors qu'en secteur non échauffé, ce temps avoisine et même excède 2 mois en période initiale de reproduction lorsque la température du milieu passe de 10 à 20°C.

Après avoir exploré cette phase du développement de *Bithynia* sur le terrain, j'ai complété et précisé les résultats en réalisant une série d'expérimentations en laboratoire.

### 4.3. ETUDE DES PONTES ET ECLOSIONS EN LABORATOIRE

#### 4.3.1. Conditions d'expérience

##### - Modules d'élevage (schéma n°1)

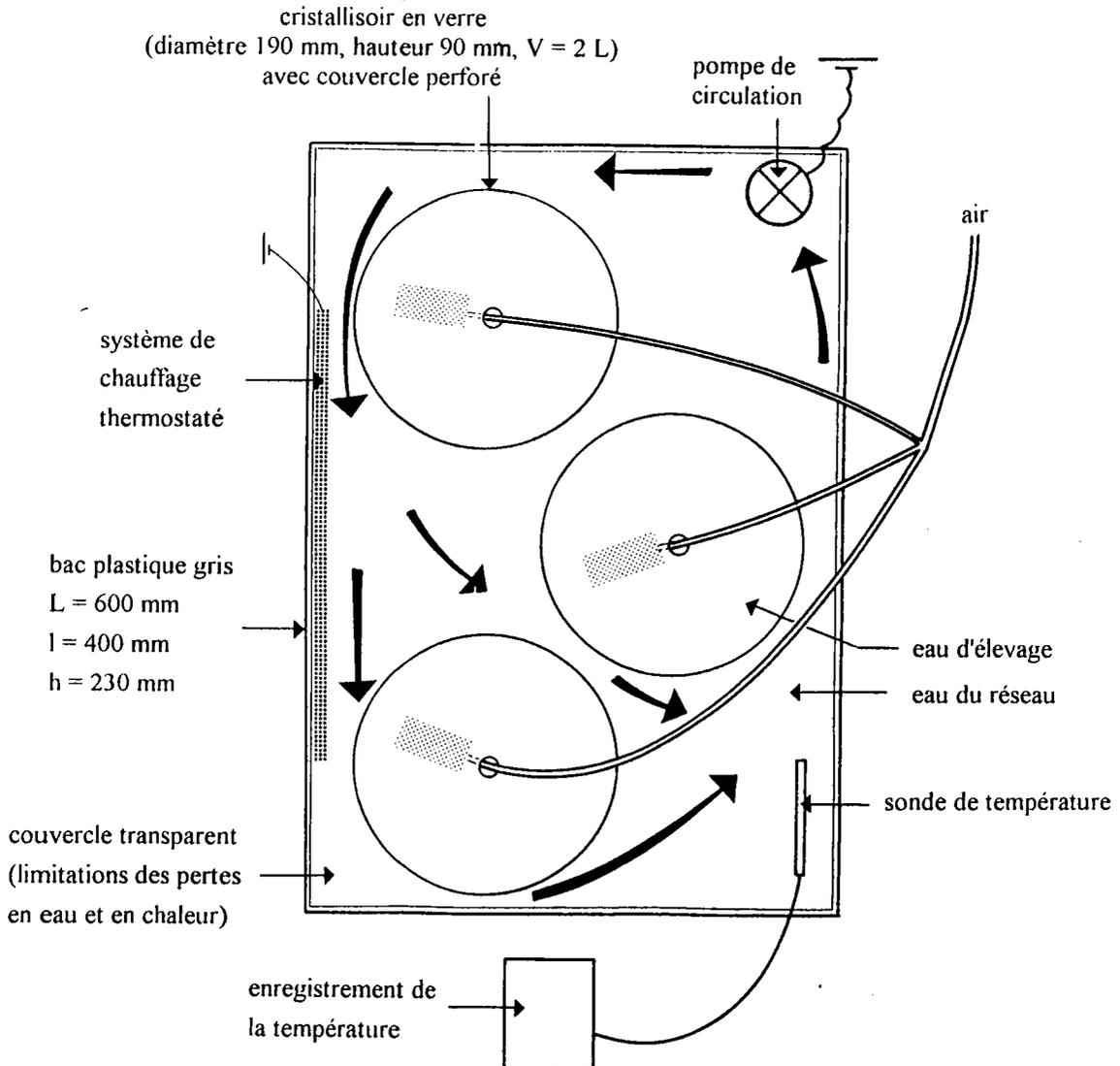
J'ai utilisé des cristallisoirs en verre de 190 mm de diamètre, ayant une capacité maximum de 2 litres. Un volume d'eau de 1,5 l par cristallisoir avec aération par bulleur a été retenue. Une vingtaine d'individus par cristallisoir peuvent ainsi être mis en élevage.

CHUNG PYUNG RIM (1984) utilise un ensemble comparable, en précisant que la forme des aquariums est indifférente, de même que la nature des substrats offerts (limons, sables, graviers, cailloux, plantes diverses). KRUATRACHUE (1982) utilise un système de cristallisoirs en matière

plastique (22 cm de diamètre, 9 cm de haut) rempli au 2/3, en ajoutant 1 cm de limons au fond de chaque cristalliseur.

Le schéma n°1 montre la disposition des cristallisoirs dans un bain thermostaté, permettant ainsi de suivre au choix soit des pontes et éclosions, soit la croissance d'une soixantaine d'individus, à température constante.

Schéma n°1: Installation d'un module d'élevage pour *Bithynia tentaculata* en laboratoire



Les cristallisoirs sont recouverts d'un couvercle, limitant au maximum l'évaporation. De même, l'unité thermostatée est recouverte également d'un couvercle transparent aux mêmes fins. Pour des raisons pratiques, deux unités sont nécessaires, l'une en utilisation effective, l'autre identique fonctionnant, sans animaux, en stabulation, permettant environ toutes les semaines les transferts des lots d'animaux en milieu neuf non contaminé par les rejets physiologiques, sans chocs thermiques ni perturbations.

L'eau d'élevage utilisée dans un premier temps fut de l'eau minérale Volvic facilement

disponible au laboratoire, et utilisée pour les cultures de *Chlorelles* servant de nourriture à *Bithynia*. Toutefois, la trop faible minéralisation de cette eau (5°2 français) était un risque de facteur limitant pour un élevage de mollusques à coquille calcaire.

Ceci m'a conduit à la remplacer par de l'eau provenant d'une source en pied de côte de massif calcaire, en vallée de Moselle (Corny-sur-Moselle). Après stabulation, la qualité de cette eau est assez voisine de celle de Moselle, avec un pH de 7,5, une dureté de 34°5 et une conductivité de 470  $\mu\text{s/cm}$ , mais avec une transparence nettement plus satisfaisante que celle de l'eau de Moselle, facilitant l'observation en laboratoire.

#### - Protocole expérimental

Pour mes expérimentations, j'ai utilisé :

- 22 adultes, placés à 16°C
- 24 adultes à 20°C
- 15 adultes à 25°C.

Les individus mis en élevage ont été prélevés dans le milieu naturel (canal froid), en mai. Au moment du prélèvement, la température de l'eau était de 16,5°C. Pour éviter les chocs thermiques, le passage des individus de 16,5°C à 20 et 25°C s'est fait progressivement, en une semaine.

Pour avoir un sex-ratio équilibré des lots mis en élevage, les individus qui ont été récoltés provenaient de boîtes d'élevage mises en place *in situ* et dans lesquelles des accouplements et des pontes étaient observables. Ce sont les grands individus et, plus particulièrement ceux accouplés, qui ont été prélevés et mis en élevage au laboratoire (Ce protocole permet d'espérer un sex-ratio équilibré).

Selon VINCENT et GAUCHER (1983), le nombre de femelles diminue avec l'âge de la population quand celle-ci est homogène. Les observations que j'ai réalisées par dissection n'ont pas révélé statistiquement de déséquilibre marqué du sex-ratio dans le peuplement du secteur naturel. C'est à partir de ce peuplement que j'ai constitué mes lots d'élevage.

En revanche, des observations menées en parallèle en milieu échauffé montrent que le sex-ratio semble plutôt en faveur des femelles, ce qui va à l'encontre semble-t-il des observations de VINCENT et GAUCHER (1983), mais les populations échantillonnées ne sont pas a priori homogènes en âge, condition évoquée par les mêmes auteurs. Par ailleurs, ma détermination du sex-ratio n'est qu'approximative dans la mesure où je l'ai réalisée en tirant des individus au hasard dans chacun des lots, et que j'arrêtais mon exploration lorsque les deux sexes étaient représentés.

La détermination du sexe étant basée sur la présence du pénis, il est possible enfin qu'un certain nombre d'individus classés femelles, étant dépourvus de pénis, puissent être des mâles dont les organes génitaux ont involués, disparus, ou tout simplement ne se sont pas développés.

NEUHAUS (1940, in LE BRETON 1979) indique que, s'il n'a pas observé de régression du pénis chez *Bithynia* mâle parasité par des trématodes, il est incontestable en revanche que le pénis peut ne pas apparaître chez des mâles castrés par parasitisme. Il y a donc là une source d'erreurs

possible lors de la détermination du sex-ratio, en se basant simplement sur la présence de pénis, s'il y a un parasitisme important de la population, ce qui n'est pas le cas sur le site de La Maxe. Pour obtenir les pontes, les géniteurs ont été placés dans les modules décrits au paragraphe 4.3.1., avec dans les cristallisoirs des substrats constitués par des morceaux de briques et de pierres assurant des surfaces protégées de la lumière et disponibles pour la ponte.

Les adultes ont été retirés des cristallisoirs à la fin de la période de ponte, c'est-à-dire lorsque le nombre de pontes comptées tous les 3 ou 4 jours n'a plus augmenté.

La densité de population par cristallisoir est compatible avec une activité biologique harmonieuse (GILBERT *et al*, 1986).

## 4.3 2. Résultats

### 4.3.2.1. Durée et efficacité de la ponte en fonction de la température

Les tableaux et courbes ci-après (tableaux n° 8,9,10, figures 7,8,9) représentent le nombre d'œufs pondus en fonction du temps et de la température (période d'observation: du 13/05 au 17/06, soit 35 jours).

Tableau n°8: Nombre d'œufs en fonction du temps (valeurs cumulées)

Lots d'adultes en élevage (mâles et femelles)	Temps en jours	0	6	8	13	20	27	35
	Températures							
22	16°C ± 2°C	0	10	42	94	148	148	148
24	20°C	0	40	105	204	250	295	300
15	25°C	/	0	45	48	117	122	130

Figure 7: Nombre d'œufs pondus, valeurs cumulées dans le temps

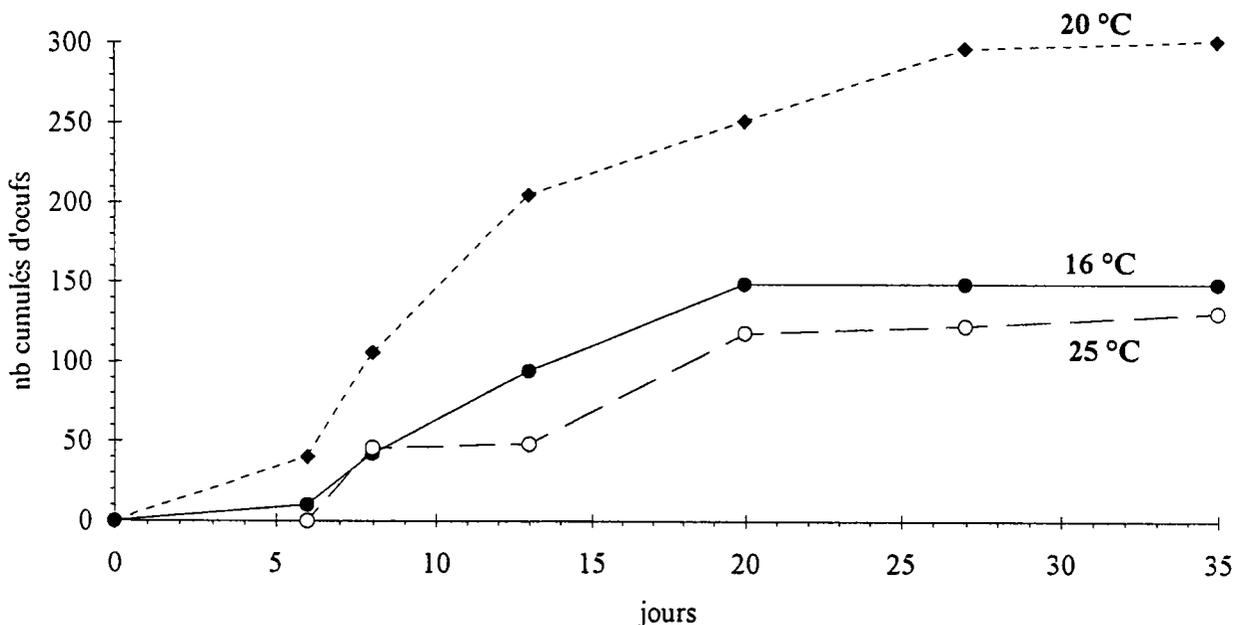


Tableau n°9: Nombre d'œufs pondus par intervalle de temps

Lots d'adultes en élevage	Nbre de jours Températures	6	2	5	7	7	8
22	16°C	10	32	52	54	0	0
24	20°C	40	65	99	46	45	5
15	25°C	-	45	3	69	5	10

Figure 8: Nombre d'œufs pondus par intervalle de temps

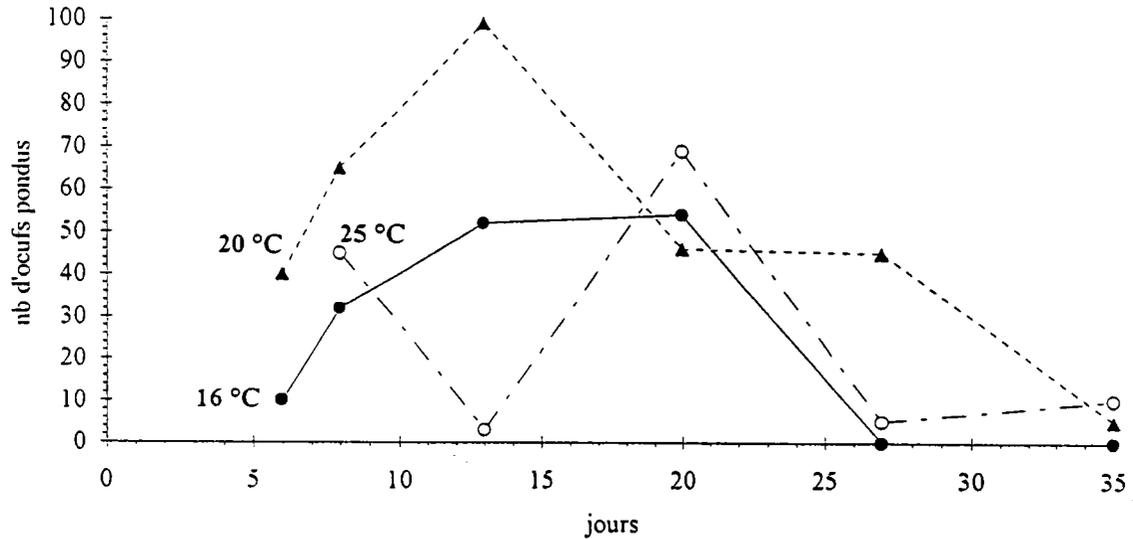
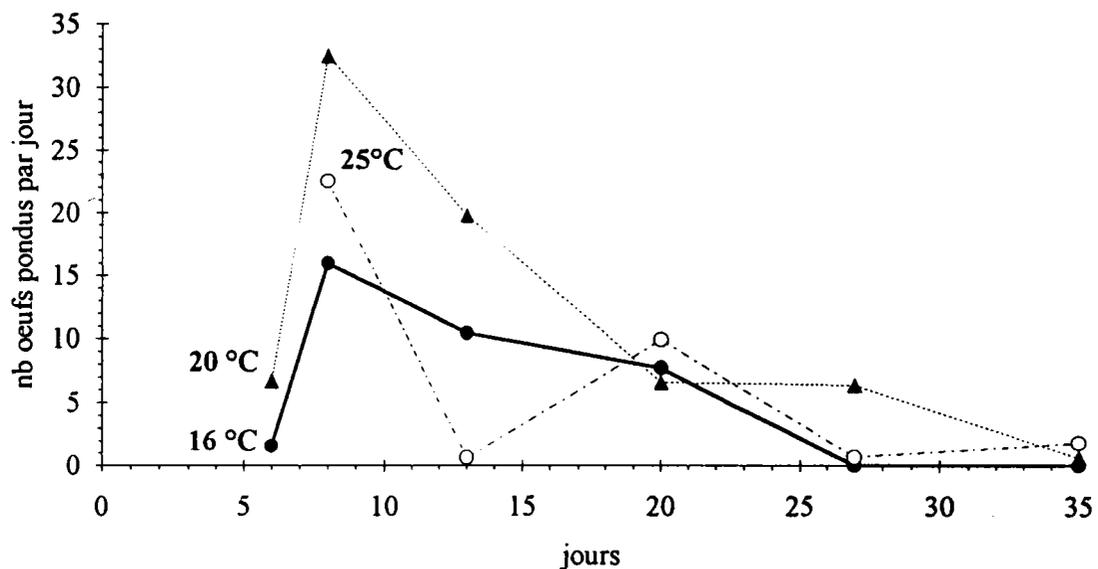


Tableau n°10: Nombre d'œufs pondus par jour (et par individu)

Effectifs lots	Temps en jours Températures	6	8	13	20	27	35
22	16°C	1,6(0,07)	16(0,7)	10,4(0,47)	7,7(0,35)	0	0
24	20°C	6,7(0,28)	32,5(1,35)	19,8(0,83)	6,6(0,28)	6,4(0,27)	0,6(0,03)
15	25°C	-	22,5(1,5)	0,6(0,04)	9,9(0,6)	0,7(0,05)	1,85(0,14)

Figure 9: Nombre d'œufs pondus par jour (et par individu)



L'analyse de ces résultats révèle que c'est à 20°C que la ponte en laboratoire est la plus précoce, la plus longue et la plus performante.

Lorsqu'on s'écarte de cette température optimale, la période de ponte est plus réduite, plus tardive et moins prolifique. Il semble qu'à 16°C la cinétique de cette période reste régulière et comparable à celle observée à 20°C, mais à 25°C il se produit des irrégularités, traduisant vraisemblablement un ou plusieurs effets perturbateurs.

#### 4.3.2.2. Estimation du taux de fécondité

Les résultats que j'ai obtenus en laboratoire sont regroupés dans le tableau n°11.

Tableau n°11:

	16°C	20°C	25°C
Nombre d'oeufs	148	300	130
Adultes en élevage	22	24	15
Fécondité: Nb d'oeufs/individu	6,7	12,5	8,6

GILBERT *et al* (1986) aboutissent à des résultats très voisins, le nombre de jeunes par adulte en élevage *in situ* étant compris entre 2,3 et 13,8 selon la densité de population dans les cages et le type de nourriture apporté. TASHIRO (1981) obtient des résultats plus élevés avec 158 à 175 oeufs/an/femelle en élevage en cage dans le milieu naturel. En laboratoire, la fécondité expérimentale est seulement de 66 à 87 oeufs par femelle, soit 50% de moins au minimum. VINCENT et GAUCHER (1983) avancent quant à eux des chiffres plus élevés également, compris entre 36,7 et 208,1 oeufs pondus par individus. On remarque dans ce cas une très grande amplitude des résultats; ceux-ci correspondent à des résultats en cages *in situ*, avec:

- des conditions physico-chimiques variables selon différents élevages, notamment en températures ( $3^{\circ}\text{C} < \theta < 24,5^{\circ}\text{C}$  ;  $6,5 < \text{pH} < 7,8$  ;  $105 < \text{Conductance} < 245 \mu\text{s}/\text{cm}^2$  ;  $8 < \text{Ca}^{++} < 60 \text{ mg}/\text{l}$ )
- des populations d'âge homogène (1, 2 ou 3 ans) selon les cages d'élevage
- une période de ponte étendue (7 mai au 28 août soit 113 jours).

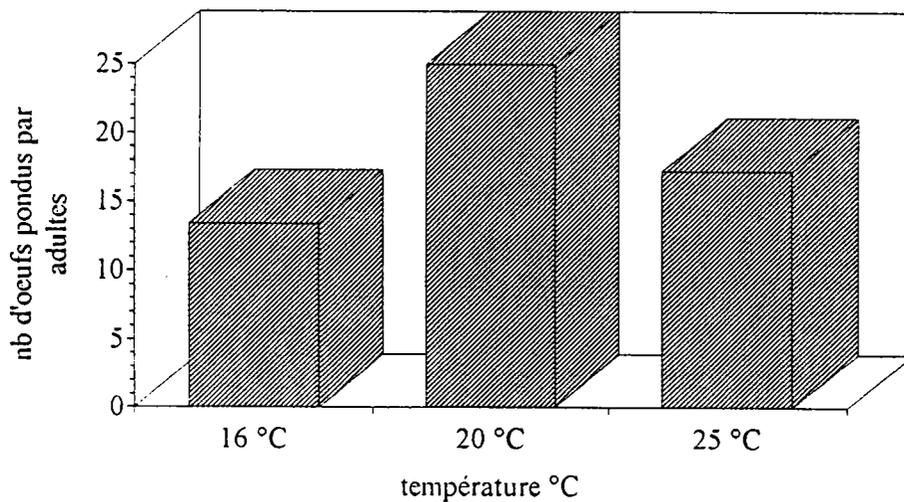
En absence de données particulières, il est permis d'évoquer, outre les conditions physico-chimiques, des déséquilibres dans le sex-ratio des lots mis en cage pour expliquer une telle amplitude des résultats.

La fécondité est maximum dans les populations de 2 ans situées dans des milieux bien minéralisés et légèrement basiques. Mes résultats (élevages en laboratoire) sont donc concordants avec ceux de GILBERT et VINCENT (1986) (élevages *in situ*), mais très inférieurs à ceux de VINCENT et GAUCHER (1983) (élevages également *in situ*). TASHIRO et COLMAN (1982),

VINCENT et GAUCHER (1983) et LODGE (1985) ont montré que le taux de fécondité des femelles variait avec l'âge de celles-ci, la fécondité étant maximum pour des individus âgés de 2 ans au moins. C'est en effet à l'âge de 2 ans que chez les femelles l'activité métabolique au bénéfice de la fonction reproductrice est maximum (TASHIRO, 1981 ; VINCENT et GAUCHER, 1983). Mais TASHIRO (1981) signale une fécondité réduite de plus de 50% en laboratoire.

Mes résultats indiquent une corrélation très nette entre le taux de fécondité et la température (figure 10), l'optimum de température se situant à 20°C. Lorsqu'on s'éloigne de cette valeur optimale, le taux de fécondité décroît, de façon inégale selon le sens du gradient de température; c'est le refroidissement de l'eau qui est le plus pénalisant.

Figure 10: Evolution de la fécondité par individu en fonction de la température de l'eau (élevage en laboratoire)



Pour que ces trois résultats soient comparables, il faut admettre que dans chacun des trois élevages la proportion de femelles est identique. Les trois lots ayant été constitués à partir d'une même population, selon le protocole décrit au paragraphe 4.3.1., on peut considérer que cette condition est réalisée et que les résultats obtenus sont comparables entre eux. Si l'on considère un sex-ratio de 1/2, on aboutit à une production d'oeufs par femelle qui est de:

- 13,4 oeufs par femelle à 16°C
- 25 oeufs par femelle à 20°C
- 17,2 oeufs par femelle à 25°C.

Le calcul de l'écart-type n'est pas significatif sur un tel échantillonnage ; néanmoins dans chacune des trois populations, il y a au minimum 1 femelle et au maximum 100% de femelles, ce qui aboutit à l'amplitude possible suivante (tableau n°12).

Tableau n°12:

	16°C	20°C	25°C
Oeufs	148	300	130
Si une seule femelle alors fécondité =	148	300	130
Si 100% de femelles alors fécondité =	$148/22 = 6,7$	$300/24 = 12,5$	$130/15 = 8,6$
Si le sex-ratio est équilibré (50% de femelles, 50% de mâles) alors fécondité	13,5	25	17,3

Compte-tenu du protocole de récolte des individus mis en élevage en laboratoire (§ 4.3.1.), c'est un sex ratio voisin de l'équilibre dans chacun des trois lots qui est le plus probable.

Dans le type de situation où il n'y aurait qu'une seule femelle, on retrouve des résultats rappelant ceux de VINCENT et GAUCHER (1983). Il est donc certain, quelle que soit l'incertitude sur le sex-ratio, que la température et la fécondité sont étroitement liées.

#### 4.3.2.3. Taux d'éclosion et de survie

Les principaux résultats obtenus sont regroupés dans le tableau n°13a.

Tableau n°13a:

	Nb d'oeufs pondus	Nb de jeunes éclos	Pourcentage d'éclosion	Survie des jeunes à 28 jours	Pourcentage de survie
16°C	148	75	50,7	54	72
20°C	300	0	0	-	-
25°C	130	130	100	126	97

Si le taux d'éclosion est de 100% à 25°C, il ne dépasse guère 50% à 15°C. L'absence d'éclosion à 20°C est un résultat aberrant pour une raison que je n'ai pas pu préciser, mais vraisemblablement étrangère à la température. Une absence de fécondation des œufs est hautement improbable. Une contamination bactérienne peut par contre aboutir à ce résultat, comme cela a déjà été observé chez l'escargot (GOMOT L., communication personnelle) (voir également § 5.2.7. page 124).

Le taux de survie à 4 semaines permettant la croissance initiale est excellent à 25°C, mais à 15°C, les résultats sont moins probants, avec seulement 3/4 de survivants. Ces résultats indiquent un effet nettement favorisant de l'échauffement de l'eau à 25°C, par rapport à un milieu à 15°C. Il

reste que les conditions imposées en laboratoire sont artificiellement constantes et ne reproduisent que très imparfaitement les caractéristiques du milieu naturel, induisant ainsi leurs propres artefacts, ce qui est déjà évoqué par DAGUZAN (1982).

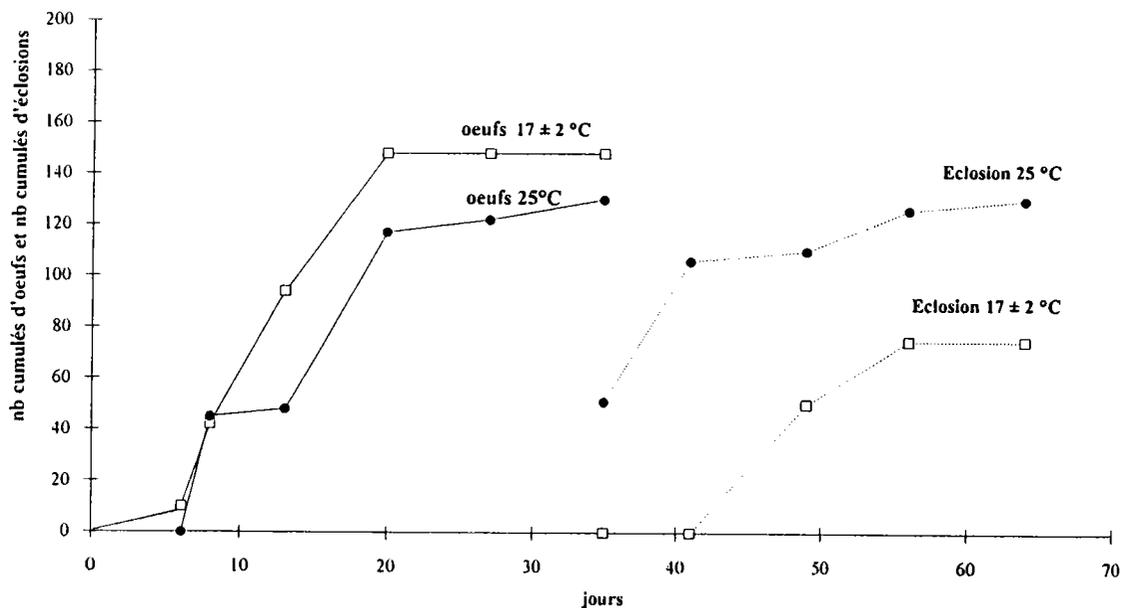
Il est très probable que c'est dans le domaine des conditions expérimentales qu'il faut situer l'explication des résultats aberrants obtenus à 20°C.

#### 4.3.2.4. Temps d'incubation des oeufs

Le temps d'incubation des œufs en laboratoire est déterminé comme étant la durée qui sépare le début de la ponte du début des éclosions. Naturellement, pontes et éclosions s'étalent respectivement sur plusieurs jours et j'ai conduit mes observations du 13 mai au 16 juillet, soit sur 64 jours. L'observation étant discontinue, il y a inévitablement une certaine incertitude quant au moment précis où débute chacune des deux étapes. Le tracé extrapolé des courbes d'évolution à partir des données discontinues permet de réduire partiellement cette zone d'incertitude. La chronologie des éclosions issues des pontes obtenues en laboratoire est indiquée dans le tableau n°13b (page 49).

**Figure 11a:** Nombre cumulé d'œufs (trait plein) et éclosions (pointillés)

Les œufs pondus à 20°C ne sont pas représentés, ils n'ont abouti à aucune éclosion.



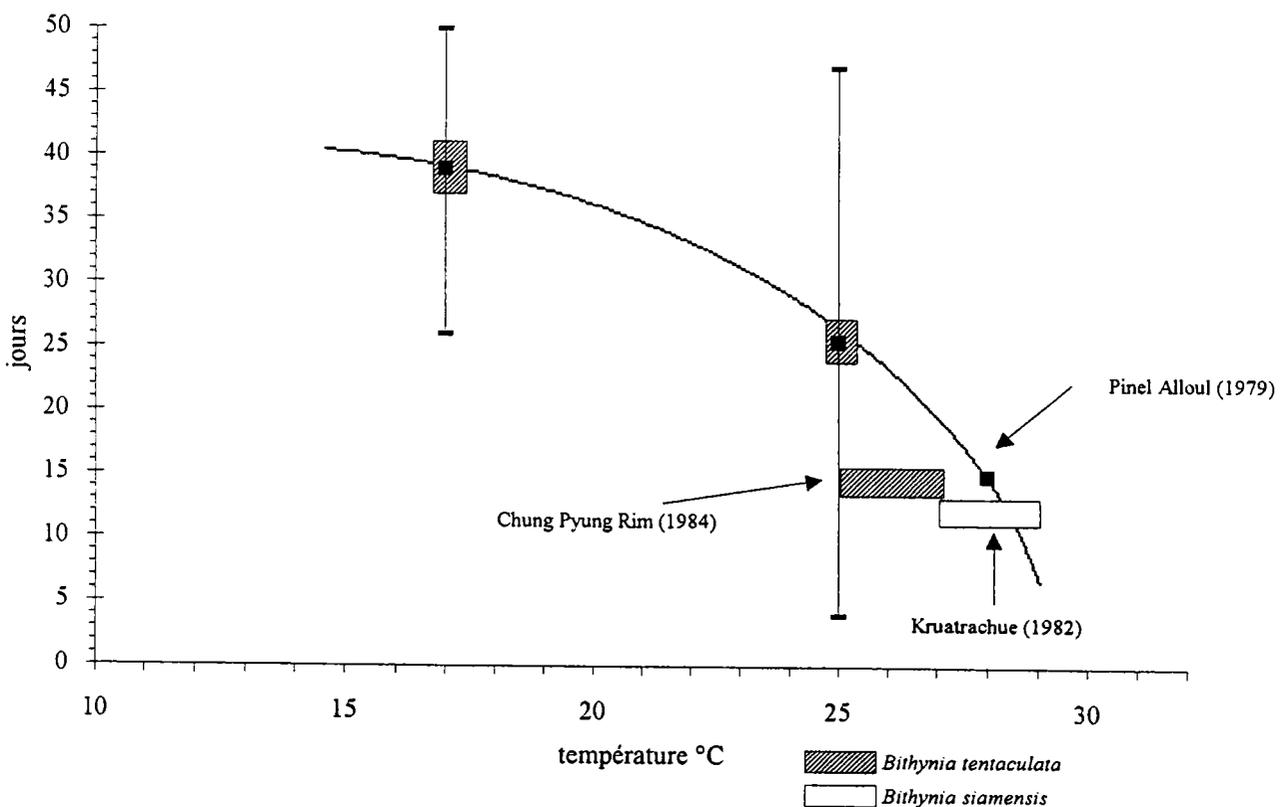
Cette figure reprend les données de la figure 7 page 43, complétées par les éclosions observées (tableau n°13b).

Tableau 13b: Eclotions issues des œufs pondus en laboratoire

Jours	17°C ± 2	20°C	25°C
35	0	0	51
41	0	0	106
49	50	0	110
56	75	0	126
64	75	0	130

Il ressort de mes observations que la durée d'incubation des œufs est comprise entre 37 et 41 jours à 17°C (± 1), et seulement de 24 à 27 jours à 25°C. PINEL-ALLOUL (1969) donne 15 jours à 28°C et CHUNG PYUNG RIM (1984) seulement 12-14 jours à 25-27°C avec un éclairage continu. KRUATRACHUE (1982) avance même 10-12 jours à 27-29°C mais pour une espèce voisine, *Bythinia siamensis*. Mes résultats sont moins optimistes que ceux déterminés par ces auteurs, mais mon protocole, notamment thermique, n'est pas exactement le même non plus. Néanmoins, si l'on essaie de corréliser l'effet de la température et la durée d'incubation, on constate qu'il peut exister entre ces deux paramètres une relation soit linéaire du type  $y = -ax + b$ , soit exponentielle  $y = -e^x + b$ . C'est cette deuxième fonction qui s'ajuste le mieux aux points expérimentaux obtenus. Quel que soit le type de corrélation, il semble exister une température létale comprise entre 29-30°C et 35°C, au-delà de laquelle les éclosions ne sont plus possibles.

Figure 11b: Température et incubation des œufs (données personnelles à 17°C et 25°C, données bibliographiques entre 25°C et 30°C)



#### 4.3.2.5. Phase de croissance initiale (de la taille d'éclosion, soit 0,8 mm, à 1,5-2 mm)

Les résultats que j'ai obtenus, *en laboratoire*, pour la période initiale de croissance, qui fait passer l'animal de la taille d'éclosion, soit 0,5-0,8 mm (MATTICE, 1972, KRUAETRACHUE, 1982), à 1,5-2 mm environ où la coquille perd son aspect juvénile transparent pour prendre celui coloré de l'adulte, sont regroupés dans le tableau n°14. Ils ont été obtenus en constituant deux lots équivalents d'individus à partir des populations ayant éclos en laboratoire.

Tableau n°14:

Température de l'eau	17°C ± 1	25°C
Période de mesure	date d'éclosion + 41 jours	date d'éclosion + 28 jours
Nombre d'individus observés par classe de taille de 0,5 mm	1 mm ≤ 4 individus < 1,5 mm	1 mm ≤ 2 individus < 1,5 mm
	1,5 ≤ 10 < 2	1,5 ≤ 12 < 2
	2 ≤ 21 < 2,5	2 ≤ 19 < 2,5
	2,5 ≤ 12 < 3	2,5 ≤ 17 < 3
	3 ≤ 1 < 3,5	
	soit 48 individus	soit 50 individus

On peut remarquer que 24 individus sur 48 ont une taille qui atteint ou dépasse 2mm en 41 jours à 17°C ± 1 tandis qu'à 25°C, il ne faut que 28 jours pour que 36 individus sur 50 en soient au même stade. Alors qu'à l'éclosion les tailles sont homogènes, on constate qu'une grande dispersion de taille caractérise rapidement chacun des deux lots, dispersion qui se traduit par un écart-type qui passe de pratiquement 0 à plus de 0,4. Le phénomène s'observe également chez *H. aspersa* (DAGUZAN, 1982), et l'auteur évoque la possibilité d'une forte compétition alimentaire. Si l'on calcule une taille moyenne pour chaque lot et que l'on calcule le temps moyen mis pour atteindre la taille de 1,5mm (taille qui correspond à un bon repérage sur le terrain), on obtient les résultats qui sont présentés dans le tableau n°15.

Tableau n°15: temps de croissance de l'éclosion (0,8 mm) à 1,5 mm

Températures	17°C ± 1	25°C
- Nombre d'individus	48	50
- Durée d'observation	41 jours	28 jours
- Taille moyenne du lot	2,21mm	2,26mm
- Taille du plus petit	1,25	1,25 (compétition alimentaire?)
- Taille du plus grand	3,25	2,75
- Ecart-type	0,47	0,43
- Temps estimé pour atteindre la taille de 1,5mm:		
. temps moyen (maxi) (taille moyenne / temps)	27,8 jours	18,6 jours
. temps minimum (taille maximale / temps)	18,9 jours	15,3 jours
soit approximativement	23 ± 4 jours	17 ± 1,5 jours

Le gain de temps moyen est de plus de 33% à 25°C pour atteindre la taille de 1,5mm. Si l'on admet que la croissance très lente des plus petits individus des lots chez *Bythinia tentaculata* peut être due à un manque de performances pour accéder au stock alimentaire comme chez *H. aspersa* (DAGUZAN 1982), il n'est pas judicieux de tenir compte de ces individus pour calculer le temps moyen de croissance pour atteindre la taille de 1,5mm et de corrélérer ce temps à la température. Il y a possibilité dans ce cas d'interférences entre deux paramètres, et les résultats ne sont pas interprétables avec suffisamment de sécurité. De plus, en conservant les plus petits individus du lot dans le calcul de la taille moyenne du groupe, on introduit un coefficient d'erreur, lorsque l'on corrèle cette taille moyenne uniquement au facteur température. Il est donc plus sûr d'utiliser la taille moyenne du lot comme taille quasiment minimale, valeur que l'on peut, dans ce cas, corrélérer à la température seule sans risque trop importants d'interférences avec d'autres paramètres comme alimentaires par exemple.

#### 4.3.3. Comparaison des données de laboratoire et de terrain

Les résultats issus des observations de terrain d'une part, et des mesures en laboratoire d'autre part, sont regroupés dans le tableau n°16.

Tableau n°16: Temps de développement des oeufs et de croissance jusqu'à 1,5 mm

	Température de l'eau	17°C ± 1	25°C
en laboratoire	- incubation des oeufs	37-41 jours	24-27 jours (Biblio: 15 jours à 28°C 12-14 jours à 25-27°C)
	- croissance de l'éclosion à 1,5mm	23 ± 4 jours	17 ± 1,5 jours
	- TOTAL: . durée moyenne . durées extrêmes	60 à 64 jours 56 à 68 jours	41 à 44 jours 27,5 à 45,5 jours
<i>in situ</i> (§ 4.2.3., page 40)	Durée estimée entre l'observation de pontes abondantes et de jeunes (1,5 ≤ t ≤ 2mm)	50-60 jours	30 ± 10 jours

En m'appuyant sur mes propres résultats, je constate que les temps déterminés en laboratoire correspondent plutôt aux valeurs supérieures des estimations déduites des observations de terrain. En intégrant les données bibliographiques de PINELL-ALLOUL (1971) et CHUNG PYUNG RIM (1984), les résultats obtenus en laboratoire sont alors tout à fait concordants avec la durée de maturation et de croissance initiale estimée sur le terrain. Les conditions stables des élevages de laboratoire ne reproduisent pas les oscillations thermiques journalières et hebdomadaires du milieu naturel. L'effet de ces oscillations est difficile à déterminer, et il est donc peu surprenant qu'il n'y ait pas une similitude parfaite entre les observations sur le terrain et celles du laboratoire.

Il reste que les résultats sont parfaitement cohérents et je peux conclure que le passage de la température de l'eau de 16-18°C à 25°C entraîne une réduction d'au moins 30% du temps depuis la ponte jusqu'à la présence de jeunes individus à coquille d'aspect non juvénile (non transparente) d'une taille d'au moins 1,5mm.

#### 4.4. MATURITE DES GONADES: HISTOLOGIE

Dans le cadre de mon étude, il était intéressant de savoir si, en milieu échauffé la taille de la coquille correspondant à la maturité des gonades était modifiée. Pour ce faire, j'ai analysé l'état de maturité des gonades sur des individus femelles et mâles de tailles décroissantes. Les individus étudiés ont été prélevés soit en milieu naturel, soit en milieu échauffé au printemps et en été.

##### 4.4.1. Techniques d'étude

Après mesure de la coquille et dissection partielle de la coquille pour déterminer le sexe, les individus retenus sont placés 8 jours dans du Bouin acétique qui agit comme fixateur et décalcifiant. Si la décalcification est insuffisante, elle est parachevée par un passage de 3 jours dans l'acide trichloracétique à 5%. Un certain nombre d'individus femelles de taille réputée bibliographiquement être sexuellement mature ont été fixés au VINTEMBERGER. Après déshydratation et inclusion dans la paraffine puis coupe à 5  $\mu$  au microtome, plusieurs essais de coloration ont été tentés, à savoir :

- Hémalun acide de MASSON -éosine : mâles et femelles
- Coloration de VAN GIESON : mâles et femelles
- Trichrome en un temps : mâles et femelles
- Hématoxyline de GROAT : mâles

Ces choix de coloration permettent une bonne visualisation du matériel nucléaire et cytoplasmique propre à chacun des deux sexes.

##### 4.4.2. Analyse des résultats

PINEL-ALLOUL a défini (1969) quatre stades de différenciation des gonades : 0, 1, 2 et 3. Le stade 0 correspond, du point de vue histologique, au stade où l'on ne distingue pas de différenciation dans les gonades. Les stades 1, 2 et 3 sont caractérisés de la manière suivante par cet auteur:

- pour le testicule (planche photographique n°1):

stade 1: tubes séminifères avec spermatogonies à cytoplasme clair (sg) et spermatocytes I et II (sc) à cytoplasme réduit

stade 2: nombreux spermatocytes I et II à granulations chromatiques dans le noyau; spermatides (st) et spermatozoïdes flagellés (sz) à tête allongée

stade 3: testicule qui occupe les trois derniers tortillons, vésicule séminale bien développée; spermatozoïdes dans les tubes séminifères (ts) et vésicule séminale (non visible ici)

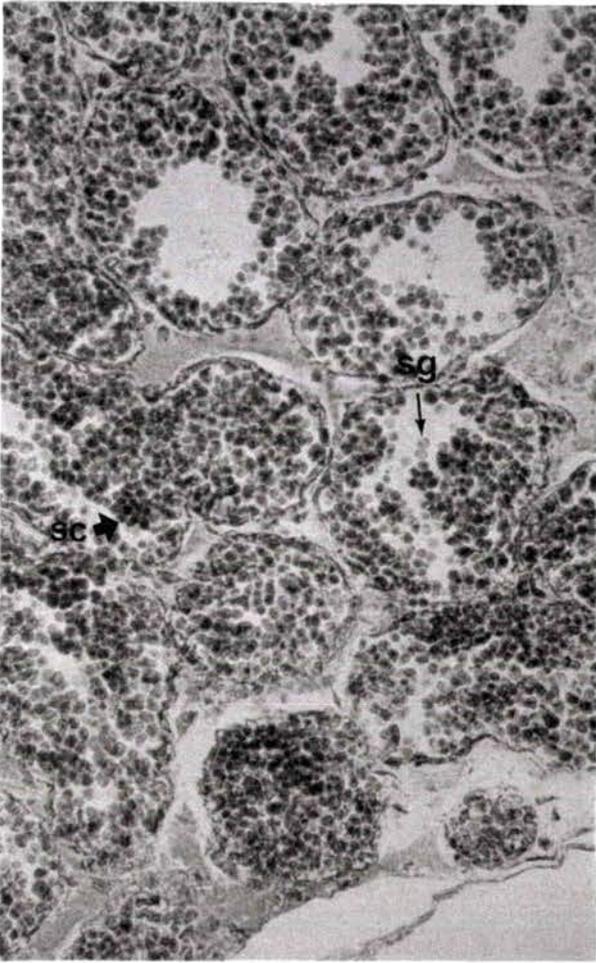
- pour l'ovaire (planche photographique n°2):

stade 1: ovogonies (og) de petite taille et ovocytes I et II (oc) présents (dans le noyau de l'ovocyte I, le nucléole est bien visible)

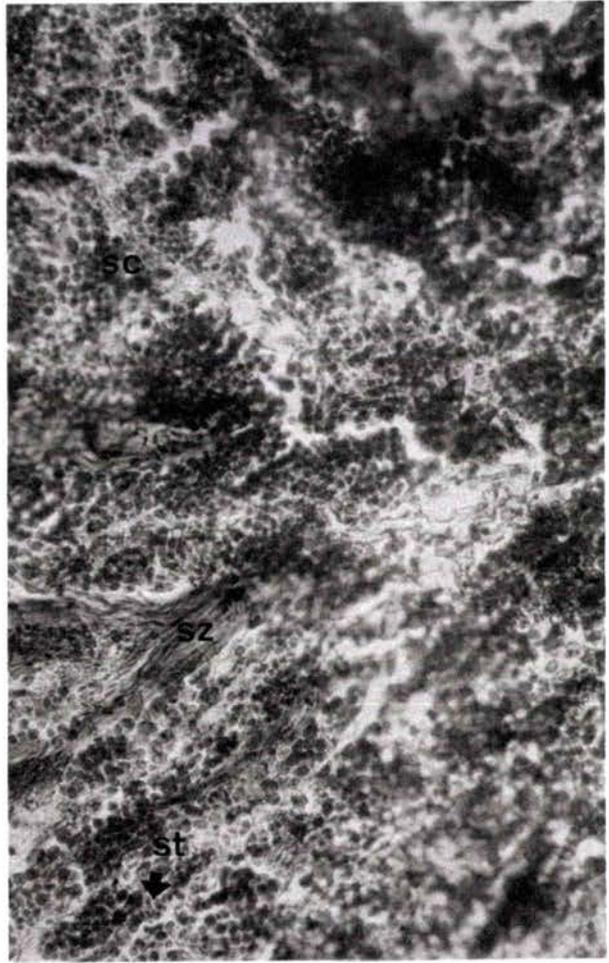
stade 2: ovocytes II à noyau clair et cytoplasme granuleux en majorité

stade 3: ovaire dans l'avant-dernier tortillon, contenant des ovotides (ot) de grande taille, avec noyau à granulations chromatiques. Les cellules folliculeuses (cf) tapissent le bord de l'acinus ovarien.

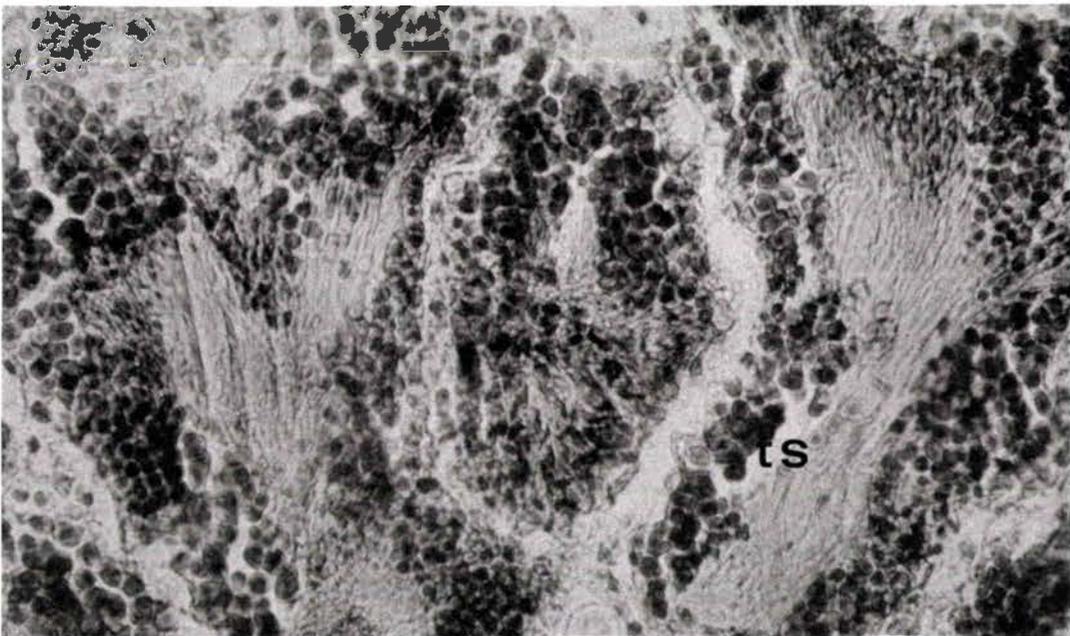
Planche 1: Stades de différenciation du testicule



Stade 1 (coloration: trichrome en un temps)  
(X 250)



Stade 2 (coloration de VAN GIESON)  
(X 250)



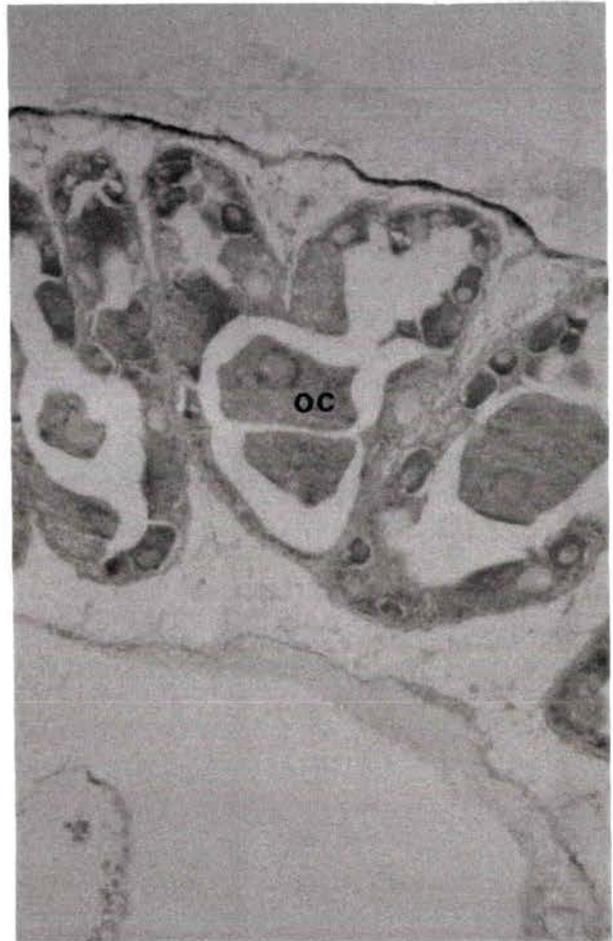
Stade 3 (coloration à l'hématoxyline de GROAT) (X 400)

sg: spermatogonie - sc: spermatocyte - st: spermatide - sz: spermatozoïde - ts: tube séminifère

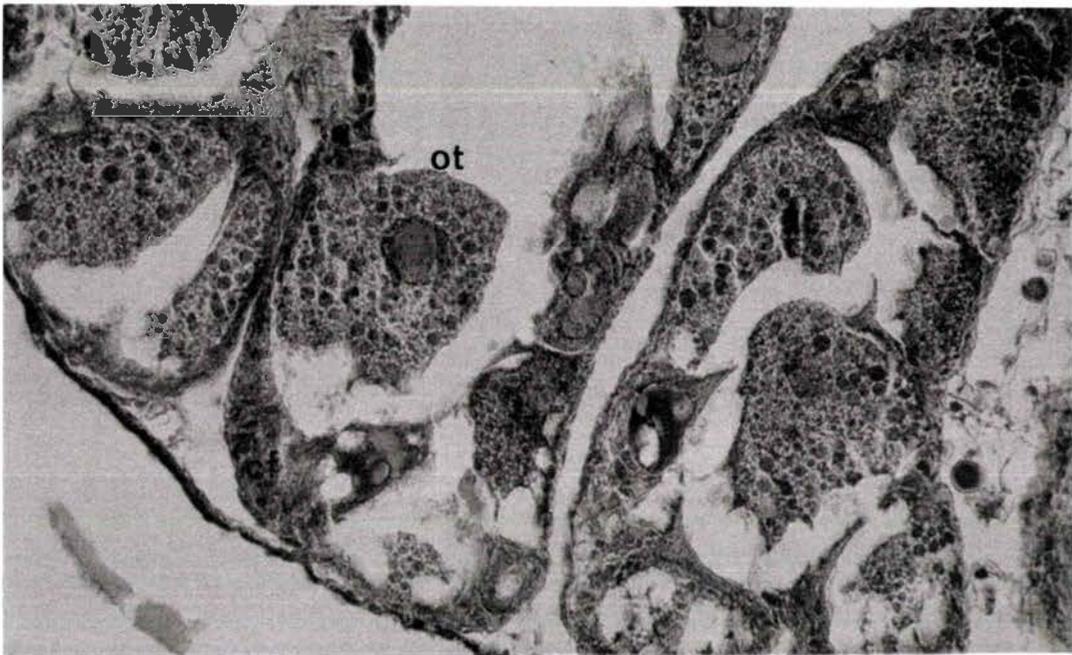
Planche 2: Stades de différenciation de l'ovaire



Stade 1 (coloration: Hémalun - éosine)  
(X 400)



Stade 2 (coloration: trichrome en un temps)  
(X 400)



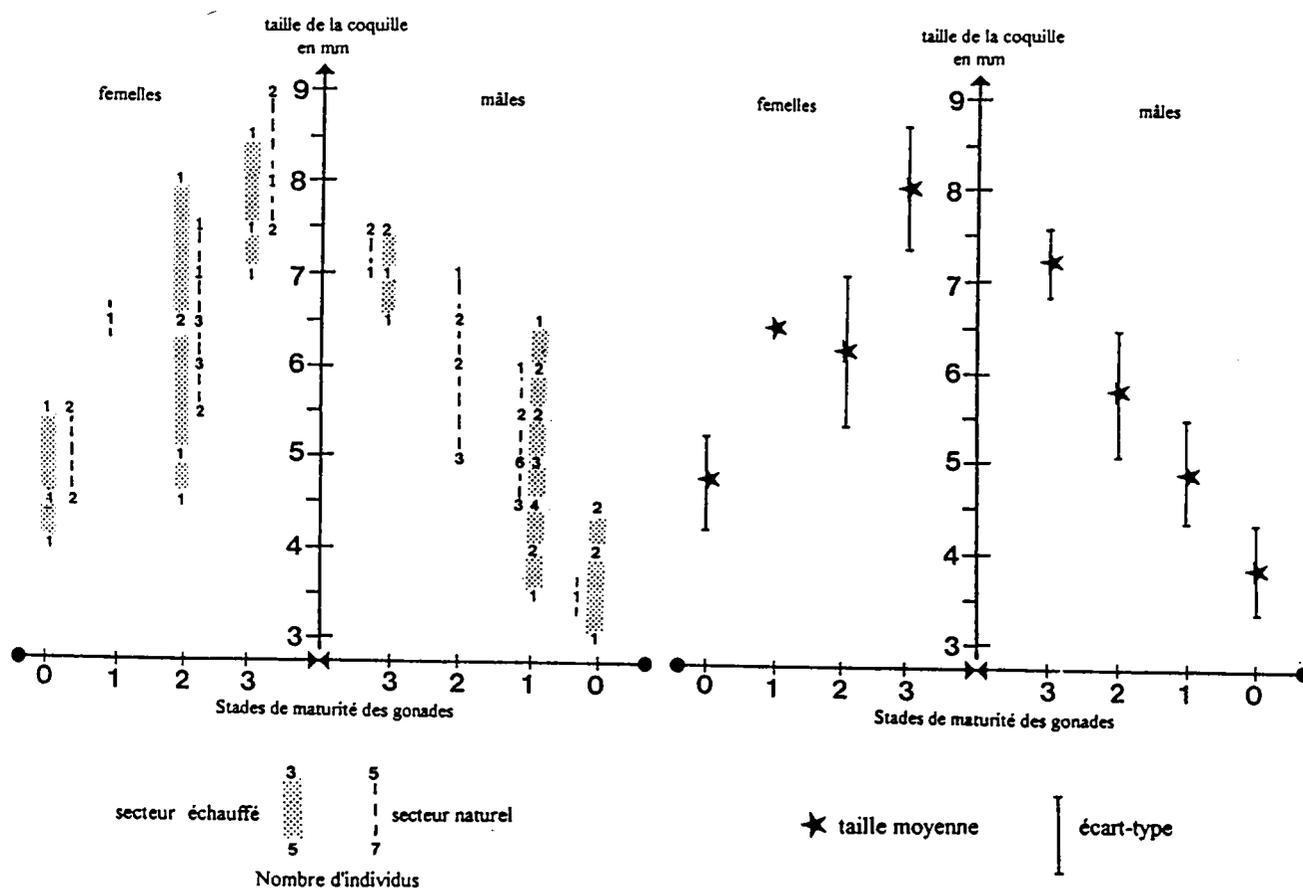
Stade 3 (coloration: trichrome en un temps) (X 400)

og: ovogonie - oc: ovocyte - ot: ovotide - cf: cellule folliculeuse

L'analyse histologique a donc été conduite de manière à établir une correspondance entre la taille de la coquille de l'individu, et la maturité des gonades.(stade 3); les résultats complets sont donnés en figure 12 et portent sur 79 spécimens étudiés en 1978 et 1979.

D'après les données bibliographiques, la maturité des gonades mâles est atteinte pour une taille de 6-7 mm (LILLY, 1953). PINEL-ALLOUL (1971) obtient le même résultat et précise que les femelles sont à maturité à 8 ou 9 mm. VINCENT et GAUCHER (1983) confirment que la taille optimale pour les femelles est de 8 mm mais que des pontes peuvent s'observer dès 6 mm chez des femelles dans certaines conditions (pH, conductivité et teneur en calcium élevées).

Figure 12: Stades de maturité des gonades en fonction de la taille de la coquille



Mes observations ne m'ont pas permis de mettre en évidence des différences très significatives entre le milieu naturel et le milieu échauffé. Une grande variabilité de tailles s'observe aux différents stades immatures. Ce phénomène est signalé par GRIFFOND (1978) chez *Viviparus viviparus*, prosobranchie comme *Bithynia*. Les spermatozoïdes sont observables chez les mâles dont la taille est supérieure à 6,5 mm en milieu échauffé et 7 mm en secteur naturel. Les ovotides sont visibles chez les femelles de taille supérieure à 7 mm en secteur échauffé et 7,5 mm en milieu naturel. PINEL-ALLOUL (1969) signale en outre que si les testicules contiennent des

spermatozoïdes toute l'année chez les individus suffisamment grands, chez les femelles réputées de taille mature les ovotides ne sont observables qu'à la période de reproduction. Il y aurait donc des successions de phases évolutives chez les femelles ayant atteint la taille reproductrice. Mes observations en milieu échauffé montrent des femelles aux ovaires contenant des ovotides aussi bien en avril-mai qu'en juillet-août, indiquant donc une aptitude potentielle à la reproduction tant que la température ne redescend pas à moins de 15°C.

Il reste que la présence d'ovules ou de spermatozoïdes ne signifie pas nécessairement une aptitude complète à la reproduction. puisque le rôle des glandes annexes est également très important chez les prosobranches ainsi que l'a montré LE BRETON (1979). C'est le système nerveux central qui détermine et coordonne, par voie endocrine, l'évolution de la gonade et des tractus génitaux. Le contrôle de la reproduction est sous la dépendance des ganglions cérébro-pleuraux chez les femelles et sous celle des ganglions pédieux chez les mâles (LE BRETON 1979).

En conclusion de cette étude histologique, il ne me semble pas qu'il y a un effet préférentiel et sélectif de la température sur les gonades spécifiquement; c'est toute la croissance de l'individu qui est affectée par la température. La taille de maturité sexuelle est bien de 7 mm  $\pm$  0,5 pour les mâles et de 8 mm  $\pm$  1 pour les femelles. L'échauffement hivernal du milieu pourrait favoriser une très légère précocité de cette maturation (0,5 mm possible), mais il est hasardeux de l'affirmer, compte-tenu du petit nombre d'individus concernés dans les classes de tailles intéressantes.

#### 4.5. AUTRES FACTEURS QUI INFLUENCENT LA REPRODUCTION

D'autres facteurs influencent naturellement les aptitudes reproductrices et peuvent venir interférer avec les conditions thermiques, soit en synergie, soit de manière antagoniste.

##### - L'alimentation

C'est le cas pour *Lymnaea stagnalis* (BOHLKEN *et al*, 1986) où une alimentation insuffisante freine la reproduction. CALOW (1978) indique qu'une alimentation réduite ralentit également les phénomènes de reproduction chez les gastéropodes, et *Bithynia* en particulier. VINCENT et GAUCHER (1983) signalent une taille de maturité sexuelle des femelles à 6 mm en milieu riche en calcium et à 8,5 mm en milieu sensiblement plus pauvre en cet élément. Mais pour DUSSART (1979), il n'y a pas de différence sensible, le Ca<sup>++</sup> n'étant pas un discriminant.

##### - La densité des populations

GILBERT *et al* (1986) ont montré que la densité de population est un facteur actif très influent, notamment sur le taux de fécondité, celui-ci étant étroitement dépendant d'une densité

optimale. Ce résultat s'observe également pour d'autres gastéropodes aquatiques comme *Lymnaea peregra* (LAMBERT, 1990) et *Lymnaea stagnalis* (BOHLKEN *et al*, 1987).

#### - Le parasitisme

Mes observations, réalisées notamment au moment des dissections pour histologie, ont révélé quelques cas, mais je n'ai pas observé de parasitisme particulièrement fréquent ou régulier. Je n'ai donc pas d'éléments qui me permettent d'évoquer des perturbations importantes de la reproduction en réponse à des phénomènes de parasitisme (cf § 2.5.) sur le site de La Maxe, que ce soit en secteur naturel ou échauffé.

L'étude systématique n'a pas été réalisée vu le faible taux de parasitisme constaté à La Maxe, et il ne m'est pas possible d'indiquer les espèces de trématodes infestants, ni la fréquence de contamination, le taux d'infections parasitaires apparaissant légèrement plus élevé en milieu échauffé. Si le taux de parasitisme est réduit en Lorraine, région à climat semi-continentale, il pourrait devenir à terme un élément non négligeable, notamment dans le cycle de reproduction de *Bithynia* lorsque les conditions thermiques s'élèvent sensiblement de façon systématique.

#### 4.6. EFFETS DE L'ECHAUFFEMENT DU MILIEU SUR LA REPRODUCTION: CONCLUSIONS

La taille correspondant à la maturité des gonades est de 6,5-7 mm pour les mâles et de 7-7,5 mm pour les femelles, aussi bien en milieu naturel qu'en milieu échauffé. Ainsi, la température ne modifie pas la taille de maturité gonadique; les conclusions des paragraphes 4.2. et 4.3. et l'analyse biométrique qui est développée au chapitre 5 montrent par contre que cette taille est atteinte plus rapidement en milieu échauffé donc à un âge plus précoce.

Concernant la maturité sexuelle, deux hypothèses s'opposent:

- selon MAC KILLOP et HARRISON (1972) (*in* VINCENT et LETOURNEAU, 1985) et GILBERT *et al* (1986), c'est la taille qui est déterminante
- pour VINCENT et GAUCHER (1983), c'est l'âge qui est le facteur clé, indépendamment de la taille de l'individu.

Mes résultats sont en faveur d'une taille déterminée de maturité et ceci à un âge qui est variable en fonction de la croissance.

Le taux de fécondité varie avec un optimum aux environs de 20°C. De 15 à 20°C, la fécondité croît rapidement pour décroître, mais plus lentement de 20 à 25°C.

Enfin, l'étape la plus sensible à la température qui intervient dans la reproduction est la durée de développement des pontes, ainsi que la vitesse de croissance des premiers stades après

l'éclosion Les résultats que j'ai obtenus indiquent une réduction du temps de maturation entre la ponte et l'éclosion. Cette phase dure en laboratoire environ 5 à 6 semaines entre 15 et 20°C et moins de 4 semaines entre 20 et 25°C. Le chiffre de 2 semaines est avancé dans la bibliographie, mais pour des températures plus proches de 30°C. Ce résultat doit être pris avec prudence car, à de telles températures, les risques de perturbations physiologiques plus ou moins généralisées deviennent sensibles (VAILLANCOURT et COUTURE, 1975 ; VAN DER SCHALIE, 1973 ; PINEL-ALLOUL, 1971 ; COUSIN, 1971).

A l'inverse, les mêmes auteurs avancent que des températures comprises entre 6 et 18°C provoqueraient des latences gonadiques, l'optimum de développement se situant entre 18 et 24°C.

Ce sont des résultats très comparables à ceux obtenus pour *Helix aspersa* par ENEE *et al* (1982), LAURENT *et al* (1984), GOMOT *et al* (1988, 1991), et DAGUZAN (1981, 1982, 1990), et à ceux de LAMBERT (1990) pour *Lymnaea peregra*. Mes observations concernant l'activation des gonades me permettent de placer la limite inférieure de température aux environs de 15°C. Ainsi donc, dans la plage de températures 15-25°C, les pontes et les premiers stades juvéniles sont très sensibles à la température et les différences sont d'autant plus marquées que l'on est proche des limites de cette plage thermique. L'optimum probable de température se situe au voisinage de 20°C.

Après avoir étudié les phases de reproduction, il était nécessaire de préciser les étapes de la croissance conduisant du stade juvénile au stade de maturité sexuelle pour comprendre les évolutions possibles du cycle vital.

**5. ETUDE DE LA CROISSANCE DE  
*BITHYNIA TENTACULATA* ET  
DYNAMIQUE DE POPULATION:  
EFFETS DE L'ECHAUFFEMENT  
DU MILIEU**

Comme je l'ai indiqué précédemment, la connaissance du cycle biologique implique l'étude des étapes de la reproduction, mais aussi les étapes de croissance qui conduisent à la maturité sexuelle. La vitesse de croissance corrélativement va déterminer le temps mis pour atteindre la taille de maturité sexuelle, et donc indirectement l'âge de maturité. Les données biométriques caractérisant la croissance ont été acquises sur des échantillons de population représentatifs du peuplement observé. *In situ*, la coexistence des géniteurs avec les jeunes issus de la reproduction se traduit par un peuplement plurimodal avec augmentation très sensible du nombre d'individus observables et évidemment par une diminution de la taille moyenne du peuplement.

Ces mesures de croissance ont également été effectuées sur des lots mis en élevage au laboratoire soit avec des individus issus du milieu naturel, soit avec des animaux éclos en laboratoire. Les lots de taille homogène au départ ont été suivies pour apprécier le type et la vitesse de croissance, ainsi que la dispersion de taille qui s'installe éventuellement.

La comparaison des résultats obtenus avec ceux connus bibliographiquement m'a permis de dégager les caractéristiques du mode de croissance en relation avec la température du milieu, ainsi que la dynamique de peuplement en milieu soumis à des rejets thermiques. Cette connaissance étant acquise, il est possible de la corréler avec les phénomènes de reproduction observés, notamment les pontes, ce qui conduit à la notion de cycle vital ou cycle biologique.

## 5.1. CROISSANCE IN SITU: EXEMPLE DU SITE DE LA MAXE

### 5.1.1. Protocole de récolte

Plusieurs méthodes de récolte ont été utilisés avec le souci

- de recolonisation des milieux, en évitant l'épuisement des sites
- de standardisation des surfaces inventoriées, autant que faire ce peut (cf § 3.4. page 26/27)

Le protocole de récolte d'invertébrés fixés ou peu mobiles est un élément important dont il faut tenir compte au moment de l'exploitation statistique des résultats. Si des essais de normalisations ont été proposés (ex: 3 prélèvements de 1 m<sup>2</sup>, à intervalles de 15 jours pour *Lymnaea peregra*, LAMBERT, 1990), il reste que les contraintes du terrain sont prépondérantes. Il faut faire preuve de pragmatisme autant que de rigueur, comme le fait remarquer MORETEAU (1985) à propos de la récolte des littorines.

"La taille de la population choisie dans la station étudiée laisse à penser que des prélèvements importants et répétés ne modifient pas sensiblement la composition globale de la population. Il n'est pas possible dans le biotope considéré, de mettre commodément en pratique la collecte par unité de surface. J'ai préféré perdre l'information de densité et récolter tous les animaux trouvés durant un certain temps (collecte par ramassage et grattage). D'une certaine

façon, cela revient à récolter un échantillon de la population selon un effort de collecte constant dans le temps".

Pour récolter les gastéropodes dulcicoles, COSTIL-FLEURY (1991) utilise le filet troubleau à raison de six fois trente secondes dans les bordures d'étangs, ce qui aboutit à un effort de collecte constant de trois minutes.

A La Maxe, j'ai utilisé la récolte manuelle sur berges, ainsi que le piègeage par substrats artificiels immergés, chacun servant de témoin pour l'autre.

L'utilisation de substrats artificiels, permettant une standardisation, a donné des résultats assez fluctuants, tantôt prometteurs, tantôt décevants. Ces substrats étaient constitués selon trois types: brique rouge creuse à cannelure 0.40 X 0.20 X 0.03m ; paniers plastifiés blancs (genre paniers à salade) remplis de blocs et cailloux calcaires ; fagots de branchages de 1-1,20 m de long et 15-20 cm de diamètre. Il est difficile, à priori, de savoir si les variations d'efficacité observées dans la récolte sont le fait du système de collecte, ou s'il s'agit de fluctuations naturelles réelles.

Le problème principal est celui du colmatage des substrats artificiels par les limons. Le rôle des limons semble important pour *Bithynia* en assurant une certaine facilité de colonisation s'ils ne sont pas trop abondants, mais devenant limitant quand le colmatage est excessif. SCHÄFER (1953a) avait déjà signalé qu'un colmatage excessif des surfaces colonisables rendait celles-ci inutilisables pour *Bithynia*. Toutefois, SCHÄFER (1953b) et MEIER-BROOK (1977) notent néanmoins la nécessité d'une charge solide en suspension suffisante pour assurer la nutrition par filtration (cf § 5.2.3. et 5.2.3.) qui est le mode d'alimentation préférentiel. En effet, bien que *Bithynia* avec sa radula puisse être brouteur, l'essentiel de son apport alimentaire se réalise par filtration (PINEL-ALLOUL, 1969; CHUNG PYUNG RIM, 1984).

Après quelques mois d'essais et de comparaison entre les modes de collecte, c'est la récolte manuelle qui a donné les résultats les plus fiables semblait-il et qui a été utilisée régulièrement, en plus épisodiquement des autres méthodes.

A chaque campagne, après exploration du site d'où il ressort que les animaux sont localisés préférentiellement sous les pierres, à une profondeur comprise entre 20 et 70 cm, c'est une récolte totale sur 3 ou 4 grosses pierres qui a été réalisée, en essayant de conserver simultanément une surface-standard et un respect de la structure de la population. Au moment du prélèvement, les roches sont lavées dans un tamis à mailles fines (0,5 mm AFNOR). Si cette technique souffre incontestablement des critiques quant à l'exploitation mathématique ultérieure, c'est la seule qui s'est révélée utilisable en continu, sans limitations aléatoires importantes inhérentes à la technique. Les zones libérées sur le terrain par la récolte sont rapidement recolonisées. Un intervalle de 15 jours entre deux campagnes de prélèvement est suffisant pour permettre une recolonisation régulière des sites explorés.

A La Maxe, seules les zones empierrées montrent une colonisation par *Bithynia* (carte 2 page 21 et carte 4 page 62). Je n'ai pas observé de colonies sur fonds vaseux-sableux ou sur les végétaux aquatiques, comme PINEL-ALLOUL (1971). Il est vrai qu'à La Maxe, les fonds sont

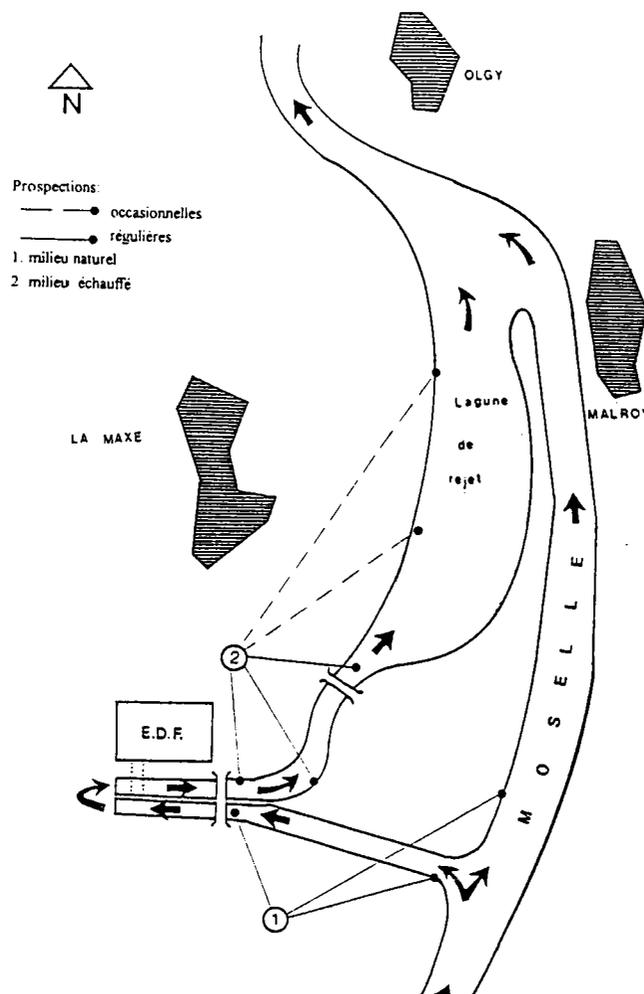
surtout sableux et que la végétation aquatique phanérogame est très réduite. SCHÄFER (1953b) note une répartition préférentielle en fonction des substrats et du courant, plus que des végétaux. Les grosses pierres à une profondeur n'excédant pas 1 m à 1,20 m sont le substrat, semble-t-il, le plus utilisé. VAILLANCOURT et COUTURE (1975a) et LACOURSIERE *et al* (1975) concluent également que "chez les Prosobranches, en dépit d'une affinité relative pour *Sagittaria latifolia*, il semble que cette espèce végétale n'influe pas sur la répartition de *Bythinia tentaculata* et d'*Ammicola limosa*, leur répartition étant liée à la profondeur de l'eau, au comportement migratoire et aux facteurs physiques et chimiques du milieu".

VINCENT *et al* (1981, 1982) confirment que la fraction benthique de la population a la même composition que la fraction épiphytique et que par ailleurs, c'est la vitesse du courant et la nature du substrat qui sont les paramètres prépondérants dans la répartition de *Bithynia*.

### 5.1.2. Points de prélèvement

Les points de prélèvement (carte n°4) sont situés d'une part, pour le milieu naturel (1) non échauffé, dans le canal de prise d'eau au voisinage de la centrale et également à l'entrée du canal en rive gauche de Moselle, et d'autre part, pour le milieu échauffé (2), dans le canal de rejet au voisinage de la centrale et jusqu'à l'entrée de la "lagune" pour l'exploration systématique régulière.

Carte n°4: Secteurs de prélèvements de *Bithynia tentaculata*



Quelques stations ont été utilisées de manière plus ou moins régulière dans la "lagune" elle-même, surtout dans les débuts de cette étude. L'absence d'enrochement nécessitant l'utilisation de substrats artificiels aux résultats incertains m'a conduit à abandonner le suivi systématique de ces derniers points.

L'ensemble des résultats obtenus à toutes ces stations a été regroupé et constitue ce que j'appelle le peuplement, soit du milieu naturel (canal de prise), soit du milieu échauffé (ensemble canal principalement et "lagune" de rejet).

### 5.1.3. Protocole de mesure

Les individus récoltés ont été fixés à l'alcool 70°C. Les mesures, effectuées soit sous loupe binoculaire pour les plus petits individus, soit au pied à coulisse pour les plus grands, concernent la longueur totale de la coquille, de l'apex au bord externe du péristome. Le choix de cet unique paramètre pour apprécier la croissance correspond à celui qui est le plus facile à acquérir avec la marge d'erreur la plus faible. C'est celui qui est retenu le plus souvent par les auteurs ayant travaillé sur *Bithynia*, et notamment PINEL-ALLOUL dès 1971, puis VINCENT *et al* (1981).

COUSIN (1971) et MORETEAU (1985), chez *Littorina saxatilis rudi*, ont montré la parfaite relation linéaire entre la longueur totale de la coquille et sa largeur. La seule mesure de la longueur de la coquille pour cette espèce est un paramètre significatif d'évaluation de la croissance. C'est également la conclusion de LAMBERT (1990) pour *Lymnaea peregra*.

Chez *Bithynia tentaculata*, VINCENT *et al* (1981) ont montré l'existence d'une relation allométrique taille-poids telle que

$$P_t = 0,189.L^{2,619}$$

où  $P_t$  = poids sec total en mg (chair plus coquille)

$L$  = longueur totale en mm.

Le pourcentage de chair par rapport au poids sec total est assez variable, mais on peut retenir  $31,3 \pm 2,6\%$  comme valeur moyenne selon ces auteurs.

MATTICE (1972), quant à lui, indique que chez *Bithynia tentaculata*, la biomasse en poids sec obéit à la relation

$$P_s = 0,013.L^3 + 1,165$$

où  $L$  = longueur en mm

$P_s$  = poids sec de tissus en mg

Cet auteur précise que le métabolisme du carbone est en rapport avec la taille de l'individu:

- le coefficient d'intégration du carbone est plus important pour les tailles inférieures à 5,5mm
- il existe de fortes variations individuelles de l'intégration carbonée après la période de reproduction; les individus de plus de 5,5 mm ont moins de carbone par unité de poids sec que les

individus de taille équivalente le reste de l'année. Ces données physiologiques confirment que la phase reproductrice nécessite un investissement métabolique important, qui concurrence le métabolisme de croissance, ce dernier étant prépondérant chez les jeunes individus, ce que confirme LAMBERT (1990) pour *Lymnaea peregra*.

En ce qui concerne mes propres résultats, j'ai choisi de répartir les individus en classe de taille de 0,5 mm avec les limites de classes inférieures incluses et supérieures exclues. Les lots comptés et mesurés sont issus des diverses méthodes de prélèvement expérimentées. Les effectifs totaux récoltés reflètent la dynamique globale du peuplement avec la contribution des nouvelles générations et la mortalité des adultes les plus âgés. L'utilisation des effectifs de classes corrigés ou lissés permet de minorer l'incertitude des mesures au voisinage des bornes de classes de taille en recalculant les effectifs selon la formule:

$$\text{Effectif corrigé de la classe } i: \hat{n}_i = (n_{i-1} + 2n_i + n_{i+1}) / 4$$

où  $n$  = effectif mesuré  
 $i$  = classe de mesure

Le calcul de la taille moyenne et de l'écart-type sur chaque lot d'individus permet d'apprécier l'évolution biométrique avec la dispersion au sein des populations, dispersion qui intègre la contribution des cohortes des jeunes individus. Plus que cette mesure globale, c'est l'analyse de la population décomposée en ses différentes cohortes qui est la plus significative, et qui permet d'appréhender les phénomènes de croissance.

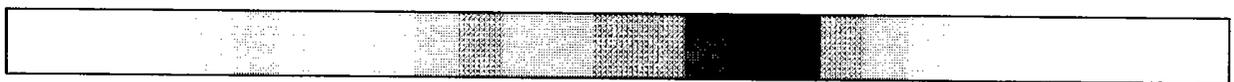
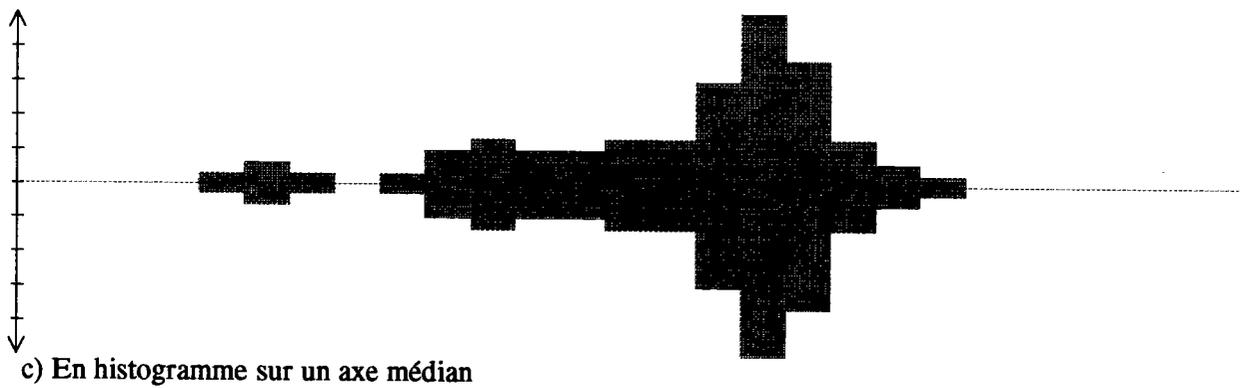
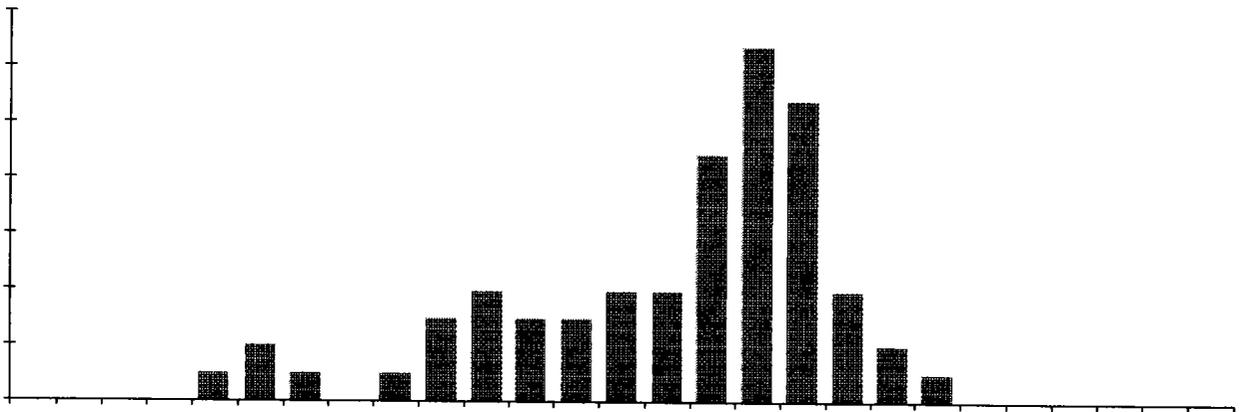
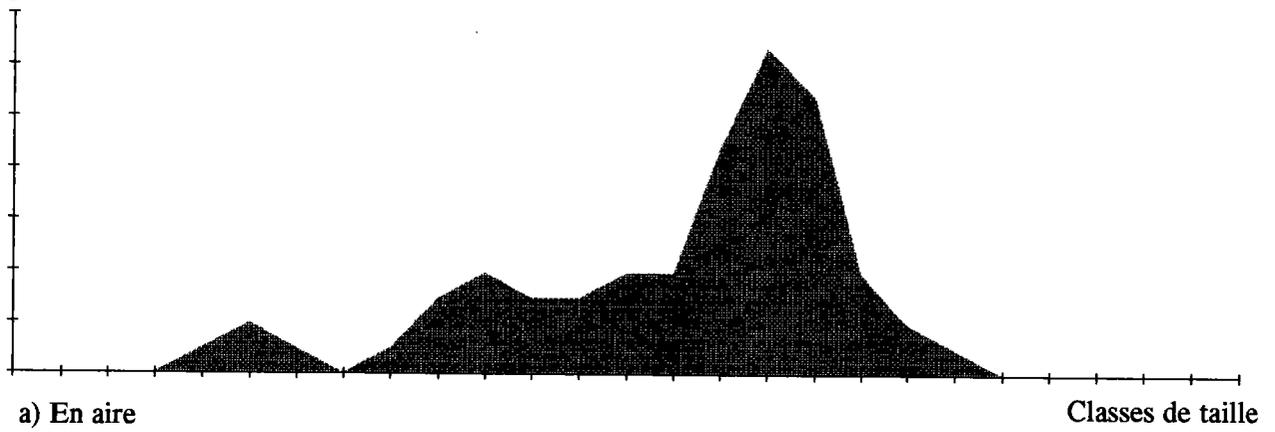
#### 5.1.4. Croissance et renouvellement des générations

##### 5.1.4.1. Présentation graphique

Pour une lecture aisée des résultats obtenus, c'est la présentation graphique qui est la plus commode. Le graphique doit être fidèle, précis et synoptique. Les histogrammes sont le mode le plus utilisé dans les publications traitant du sujet. Toutefois, leur mise en page et leur tracé automatique et informatisé respectant l'échelle des temps peut s'avérer délicate, surtout pour une présentation de données dépassant douze mois. L'analyse comparative sur plusieurs années se révèle indispensable pour intégrer les variations interannuelles signalées par de nombreux auteurs. Une représentation en aires peut être utilisée un peu plus facilement pour des périodes pluriannuelles, mais elle est peu usitée. J'ai donc recherché un mode graphique comparable aux histogrammes déjà publiés, mais plus compact, facilitant une présentation pluriannuelle, montrant les différentes cohortes constituant le peuplement et les effets de la pause hivernale. L'histogramme classique, grâce à un logiciel adapté, est transformé en une seule bande dans laquelle la surface de chaque classe de l'histogramme traduisant l'effectif est transformée en un nombre de points proportionnels (figure 13 page 65). Cette présentation est due à P. ROUSSELLE du centre de recherches en écologie de l'Université de Metz (communication personnelle).

Figure 13: Types de présentation de graphiques

Fréquence



0-2	02-04	04-06	06-08	08-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	Grille de classes en % de fréquence
-----	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------	-------------------------------------

d) Sur une bande (la fréquence d'une classe de taille est représentée par un niveau de grisé)

La représentation ordonnée marque évidemment bien les limites de chaque classe comme dans l'histogramme classique; elle est mathématique, de lecture facile, mais elle ne traduit pas le continuum biologique. La représentation aléatoire, qui est possible, donne une image continue de la variation au sein de la population correspondant mieux à la réalité biologique, mais sa lecture est moins aisée.

En conséquence, c'est la présentation ordonnée que j'ai retenue pour toutes les figures concernées, permettant *in fine* le tracé synoptique de l'évolution du peuplement, même sur plusieurs années successives.

#### 5.1.4.2. Traitement des données

L'analyse directe a porté sur le nombre total d'individus récoltés, sur la définition des cohortes et sur les accroissements de taille dans chaque cohorte permettant de calculer la vitesse de croissance. L'effectif d'une population à un instant donné est le fruit des apports par les nouvelles générations de jeunes et des diminutions par mortalité. Pour les populations de *Bithynia* qui adhèrent à un substrat, les phénomènes de "drift" (entraînement par le courant) sont négligeables, hors épisodes de crues, et il n'y a pas de migrations intrasaisonniers. En absence de paramètres biologiques utilisables pour répartir les individus en classes d'âge telles que les stries d'accroissement, il n'y a, outre la lecture estimative ou intuitive des histogrammes, que la modélisation qui permette la définition et le suivi des cohortes (MORETEAU, 1987). Pour me permettre une définition aussi objective et précise que possible des cohortes au sein d'une population donnée, je me suis appuyé sur les décompositions plurimodales de BHATTACHARYA (1967 *in* MORETEAU, 1985). La décomposition plurimodale de BHATTACHARYA est basée sur la transformation logarithmique des rapports entre les effectifs des classes successives. Par les points ainsi calculés, on trace autant de segments de droite qu'il y a de modes dans la population analysée. Le traitement mathématique impose des prélèvements où les effectifs sont suffisamment importants numériquement pour être exploitables statistiquement. Compte-tenu de mes données, j'ai retenu les prélèvements d'effectifs supérieurs à 30 individus récoltés pour l'exploitation mathématique. Le modèle mathématique traduisant la croissance des individus qui est le plus couramment utilisé est celui de VON BERTALANFFY (MORETEAU, 1987). C'est à ce modèle que j'ai confronté mes résultats afin de préciser la dynamique des cohortes. C'est un outil mathématique qui se révèle bien adapté à de nombreuses situations biologiques, d'où sa fréquence d'utilisation. De plus, j'ai bénéficié au sein du laboratoire d'un environnement favorable à la mise en oeuvre de cet outil.

Dans le modèle de VON BERTALANFFY publié en 1938, la croissance est définie par l'équation:

$$l_t = L (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

où  $l_t$ : taille au temps  $t$  en mm

$L$ : taille asymptotique (taille maximum théorique ou observée)

$k$ : facteur de croissance (constant)

$t_0$ : calage tel que pour  $l_0$ :  $t - t_0 = 0$

Toutefois, dans le modèle de VON BERTALANFFY, le facteur de croissance est une constante. Or il est évident que dans le cas de *Bithynia*, il faut faire intervenir une croissance saisonnière. La correction proposée par CLOERN et NICHOLS (1978 in LE GALLO et MORETEAU, 1988) fait intervenir la variation saisonnière du facteur de croissance  $k$ , constante dans le modèle de VON BERTALANFFY. Dans ce cas, on obtient à partir de l'équation de VON BERTALANFFY:

$$\Delta L / \Delta t = k (L - l_t)$$

La variation du facteur de croissance  $k$  en fonction du temps est donnée dans l'équation de CLOERN et NICHOLS:

$$k(t) = a + b \cdot e^c \sin [(2\pi/52) (t + d)]$$

où  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , et  $d$  sont des constantes déterminées d'après les points expérimentaux:

$a$  = valeur minimale de  $k$

$b$  = valeur de  $k$  pour un temps  $t_{kmax} = \pm 13$  semaines

( $t_{kmax}$  = semaine où  $k$  est maximum)

$c = \ln [(k_{max} - a) / b]$

$d = t_{kmax} \pm 13$  semaines. Cela permet de caler les courbes de telle sorte que pour  $k_{max}$ , le sinus soit égal à 1

#### 5.1.4.3. Evolution annuelle des populations en secteur naturel

##### - ANNEE 1

La représentation graphique en classes de taille de 0,5 mm fait apparaître en mars-avril (figure 14 page 68) une population peu nombreuse et de tailles relativement hétérogènes. De juin à septembre, les effectifs récoltés sont en très forte hausse. L'arrivée successive plus ou moins continue de jeunes est responsable de cet accroissement de population. En octobre, les apports de jeunes cessent et on constate une nette tendance à la réduction de l'hétérogénéité du peuplement (croissance et/ou mortalité) accompagnée d'une nette réduction des effectifs collectés. Ces résultats globaux sont en accord avec ceux de PINELL-ALLOUL (1971), VINCENT *et al* (1976 à 1986), YOUNG (1975) et DUSSART (1979).

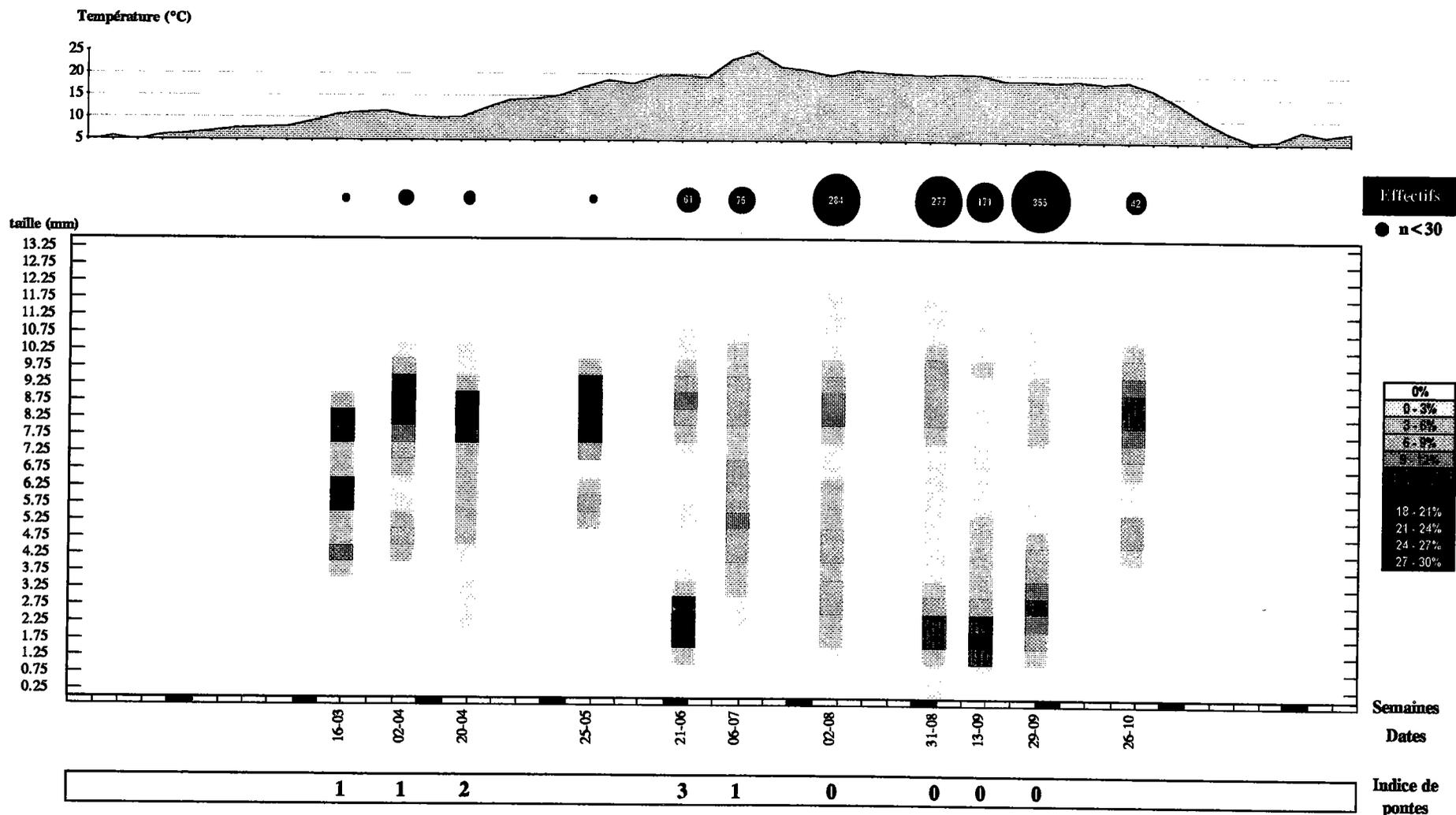


Fig. 14 - Population de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur naturel en 1977

A partir de ces graphes de population, il est possible d'individualiser par estimation directe les différentes cohortes au sein de chaque prélèvement (figure 14a page 70). On peut ainsi estimer la vitesse de croissance collective de chaque cohorte, sur des périodes limitées où les caractéristiques biologiques et physico-chimiques, notamment en température, sont homogènes. Par décomposition plurimodale de BHATTACHARYA (1967 *in* MORETEAU, 1985), on repère les modes et écart-types caractérisant les tailles dominantes au sein de chaque population étudiée (figure 14b page 71).

Les effectifs récoltés de mars à juin sont peu importants et ils ne sont donc interprétables qu'avec précaution. L'individualisation de cohorte est hasardeuse (figure 14a page 70). Il semble qu'il y ait deux générations: une première, qui a déjà 7,5-8 mm en mars, et une deuxième, qui croît de 4 à 8-8,5 mm entre mars et juin. La figure 14 (page 68) montre qu'il y a semble-t-il deux modes, un mode à effectifs faibles vers 5,5 mm, et un autre vers 8 mm où les effectifs sont plus nombreux. Ces individus doivent être issus de la population de l'année précédente. La vitesse de croissance des plus petits individus passe de 0,78 mm/semaine en avril, où la température de l'eau est de 10°C, à 0,24 puis 0,19 mm/semaine en mai-juin. Ce deuxième flux d'individus correspond vraisemblablement à des jeunes éclos l'été précédent, et qui ont passé l'hiver en ayant dépassé de peu la taille des stades préjuvéniles ( $T > 2,5$  mm). Il en est ainsi normalement pour tous les individus récoltés entre le 16/3 et le 20/4/1977, dont la taille est légèrement supérieure à 2,5 mm. A partir de leurs observations et de celles de YOUNG (1975), VINCENT *et al* (1981) signalent que la reprise de croissance peut se faire dès 8°C.

A partir de juillet, les effectifs sont suffisamment importants pour permettre une analyse beaucoup plus sûre. On reconnaît une cohorte A (figure 14a page 70), dont les individus, après une période de forte croissance ( $V = 1,8-1,9$  mm/semaine) en juin, voient leur vitesse de croissance décroître à 0,65 mm/semaine en juillet, puis à 0,1 mm/semaine environ en août et septembre. A ce moment, ces individus sont quasiment à leur taille adulte et sont théoriquement aptes à la reproduction depuis fin juillet début août ( $T > 6,5-7$  mm; cf § 4).

A partir de fin juillet, deux nouvelles cohortes (B et C) apparaissent. La vitesse de croissance au sein de cette population passe de 0,6-0,7 mm/semaine à 0,15 mm/semaine, ce qui lui permet d'atteindre une taille moyenne d'environ 7-8 mm (maturité sexuelle) entre fin août, pour les individus à croissance la plus rapide, et fin octobre pour les autres. Compte-tenu de l'étalement de la période de pontes sur le site et de la structure des histogrammes, notamment du 6/7 et du 2/8, il est possible que les trois cohortes A, B et C ainsi définies ne soient que des variations d'effectifs plus ou moins importantes au sein d'une même cohorte issue des pontes printanières. L'impression de cohortes plus ou moins distinctes peut simplement découler des prélèvements nécessairement discontinus. Cette remarque est confortée par la lecture de la figure 14b qui indique trois modes à peu près stables à 2,5-4,5 mm et 9 mm environ, indiquant par là un effet de recrutement bien marqué.

Enfin, un flux complexe (D, E), difficile à décomposer, provient de pontes estivales (non repérées), à l'origine d'individus qui abordent l'hiver avec une taille moyenne comprise entre 3 et 5 mm. Leur vitesse de croissance, qui avoisine 1 mm/semaine début septembre, tend à s'annuler à l'approche du froid hivernal.

Figure 14a: Population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur naturel en 1977  
(analyse en cohortes)

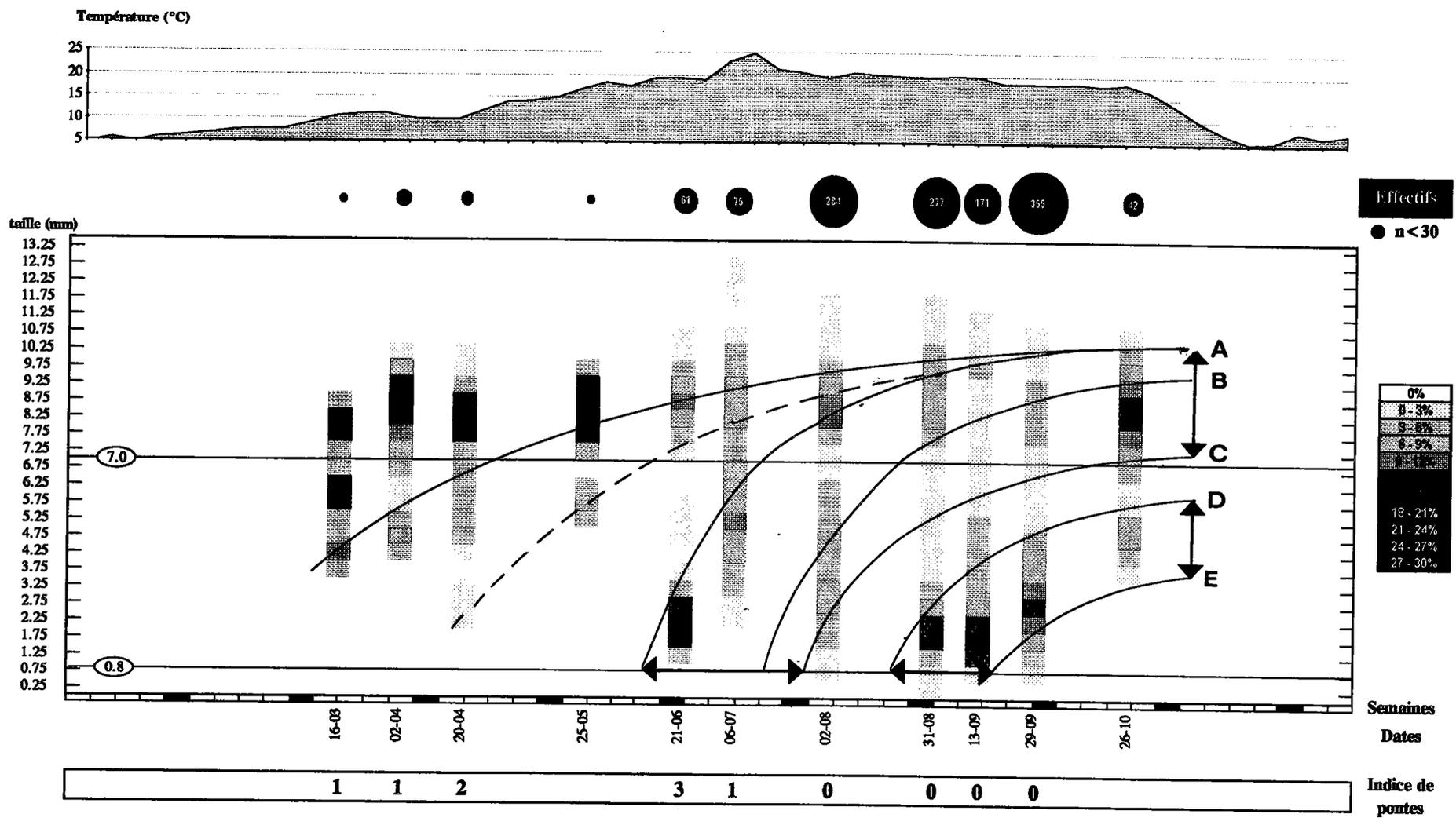


Fig. 14a - Population de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur naturel en 1977  
(Analyse en cohortes)

Figure 14b: Analyse de la population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur naturel en 1977

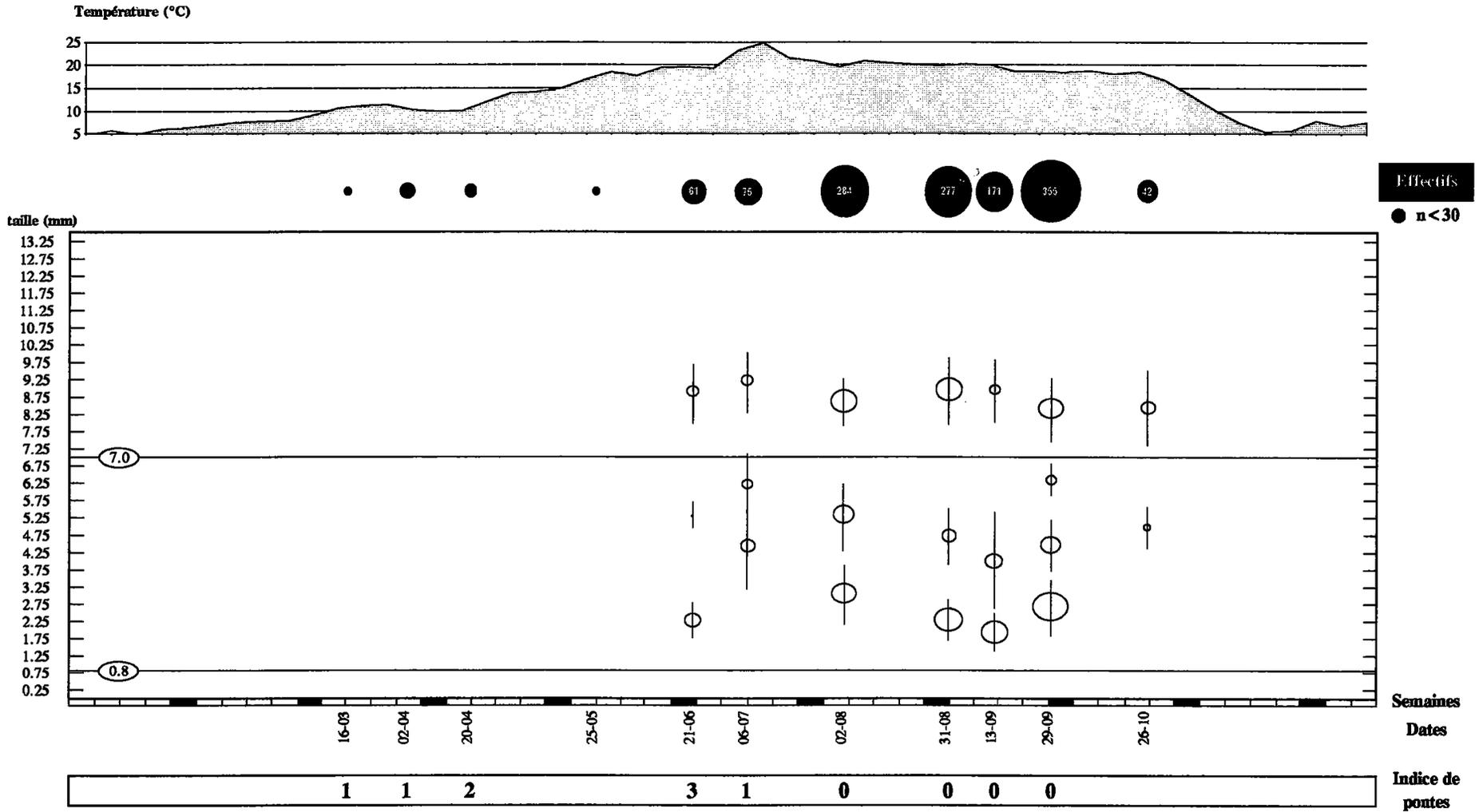


Fig. 14b - Analyse de la population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur naturel en 1977

○ Mode = centre du cercle / Effectif = surface du cercle | Ecart - type

Les résultats que j'obtiens peuvent être comparés à ceux connus dans la bibliographie:

<i>Auteurs</i>	<i>Année</i>	<i>Estimations de la vitesse de croissance en mm/semaine</i>	<i>Conditions thermiques</i>	<i>Lieux</i>
LILLY	1953	0,11 (de 5 mm en janvier à 8 mm en septembre)	non précisées mais importance du courant	Grande-Bretagne quart S-E
PINEL-ALLOUL	1971	0,5 en été 0,8 au printemps	glace de décembre à mai	Canada Saint-Laurent (lac Saint-Louis)
YOUNG	1975	0,04 en hiver (1 mm/6 mois) 0,33 en été (4 mm/3 mois)	1°C ≤ θ < 20°C sans autre précision	Grande-Bretagne
VAILLANCOURT <i>et al</i>	1975	0,08 (+ 1,3 mm de juillet à octobre)	0°C ≤ θ < 20°C (+ 7 à 10°C en aval centrale échauffée)	Canada Saint-Laurent (Gentilly)
DUSSART	1979	5 mm la 1 <sup>è</sup> année (croiss lente) 10 mm la 2 <sup>è</sup> année en mai	9,3°C ≤ θ < 10,8°C	Grande-Bretagne
VINCENT <i>et al</i>	1981	0,05 à 0,7 (0,017 à 0,1 mm/jour)	2°C ≤ θ < 19°C	Canada Saint-Laurent (estuaire)
KRUATRACHUE	1982	0,33: <i>B. siamensis</i> 0,61: <i>B. funiculata</i>	17°C ≤ θ < 28°C	<i>in vitro</i>
LEVINA	1984	1,1 (de 2,4 à 8,6 mm en 39 jours)	20-24°C	URSS réservoir Kremenchung
GILBERT <i>et al</i>	1986	très variables	de mai à août 1984	Canada Saint-Laurent (haut estuaire supérieur)

Hormis une vitesse de croissance initiale nettement plus élevée pour les individus de la cohorte A en juin (1,8 mm/semaine), mes résultats sont concordants avec ceux publiés par ces auteurs. Si l'on retient une taille moyenne de 7,5 mm pour la maturité sexuelle (7 mm pour les mâles, 8-9 mm pour les femelles; cf § 4.4), on constate qu'une majorité d'individus d'une cohorte passe de 2 mm (stade juvénile) à 7,5 mm en 50-60 jours approximativement pour la cohorte de printemps (fin de croissance post-hivernale), 80-90 jours pour la cohorte C, mais seulement 30-40 jours environ pour les cohortes A et B. Ces dernières réalisent leur phase de croissance maximum alors que la température de l'eau passe de 20°C à 25°C. Pour la cohorte de printemps, la température moyenne de l'eau passe de 10°C à 15°C, alors que pour les cohortes C, D et E, elle décroît de 22°C à 19°C. La corrélation entre les flux d'individus et les pontes observées *in situ* (figure 14, 14a et 14b) (tableau n°17) permet d'associer la présence des plus grands individus de mars et avril avec les premières pontes observées ces mois-là; progressivement, la cohorte printanière dont les individus ont repris leur croissance après l'hiver et sont devenus matures se joint au groupe de géniteurs. A partir du mois de juillet, les pontes observées peuvent être issues

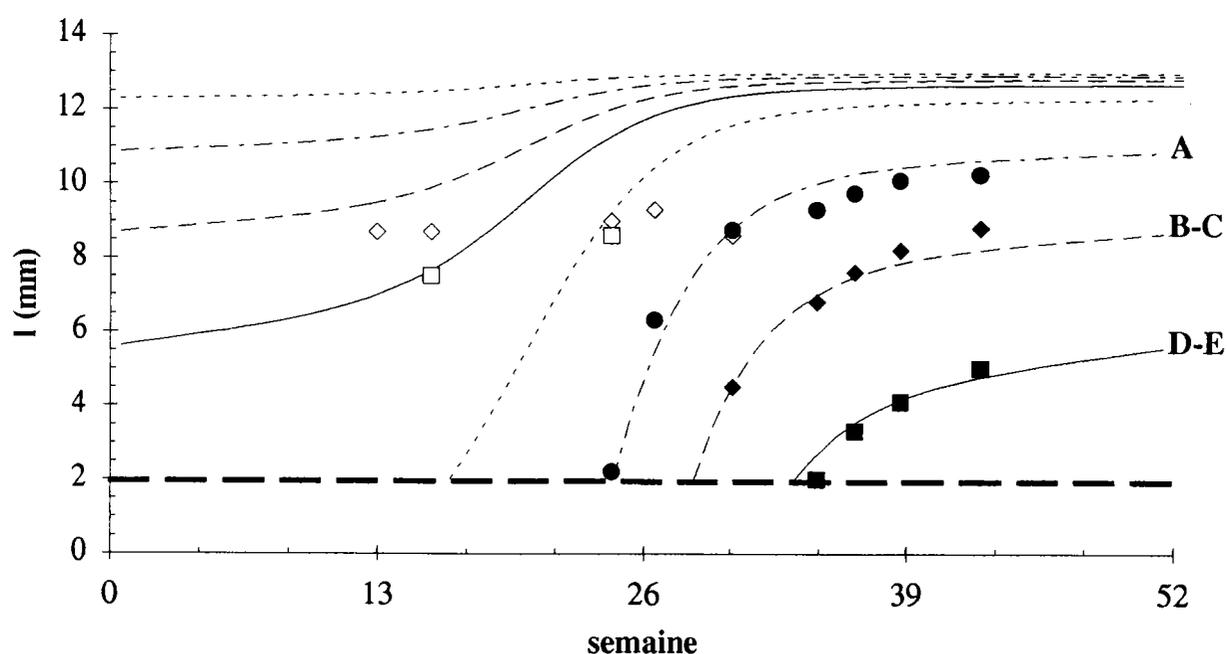
de quelques individus matures de la cohorte A qui s'ajoutent aux survivants adultes du printemps (tableau n°17).

Tableau n°17: Pontes et géniteurs présumés en 1977 dans le secteur naturel

Pontes	Mars-avril	Mai-juin	Juillet
Géniteurs présumés	Adultes de l'année précédente	Adultes de l'année précédente + jeunes ayant terminé leur maturation au printemps	Idem + quelques jeunes nés au printemps

Les courbes de croissance tracées selon le modèle de VON BERTALANFFY corrigé par CLOERN et NICHOLS sont représentées sur la figure 14c. La comparaison avec l'analyse directe ou intuitive (figures 14 a et b) montre que le choix du modèle de VON BERTALANFFY corrigé selon CLOERN et NICHOLS est tout à fait judicieux, et qu'en retour, l'analyse directe pour définir des cohortes est un mode d'analyse fiable avec une démarche rigoureuse.

Figure 14c: Modélisation de la dynamique de croissance observée en 1977 dans le secteur naturel du site de La Maxe



La cohorte printanière, si l'on se réfère au modèle calculé, est constituée d'individus jeunes et adultes qui ont passé l'hiver avec une taille comprise entre 3 et 8 mm. Le modèle propose la coopération de jeunes individus nouvellement éclos à cette première cohorte, individus dont la naissance ( $t = 0,8$  mm) pourrait se situer entre la onzième et la quatorzième semaine, soit de mi-mars à début avril. Cette étude *in situ* a effectivement débuté le 16/03/1977, et à ce moment, il n'y a pas de jeunes; par contre, quelques pontes sont déjà déposées, mais il n'est pas possible de préciser le degré de maturité de ces pontes, et donc leurs dates éventuelles de ponte ou

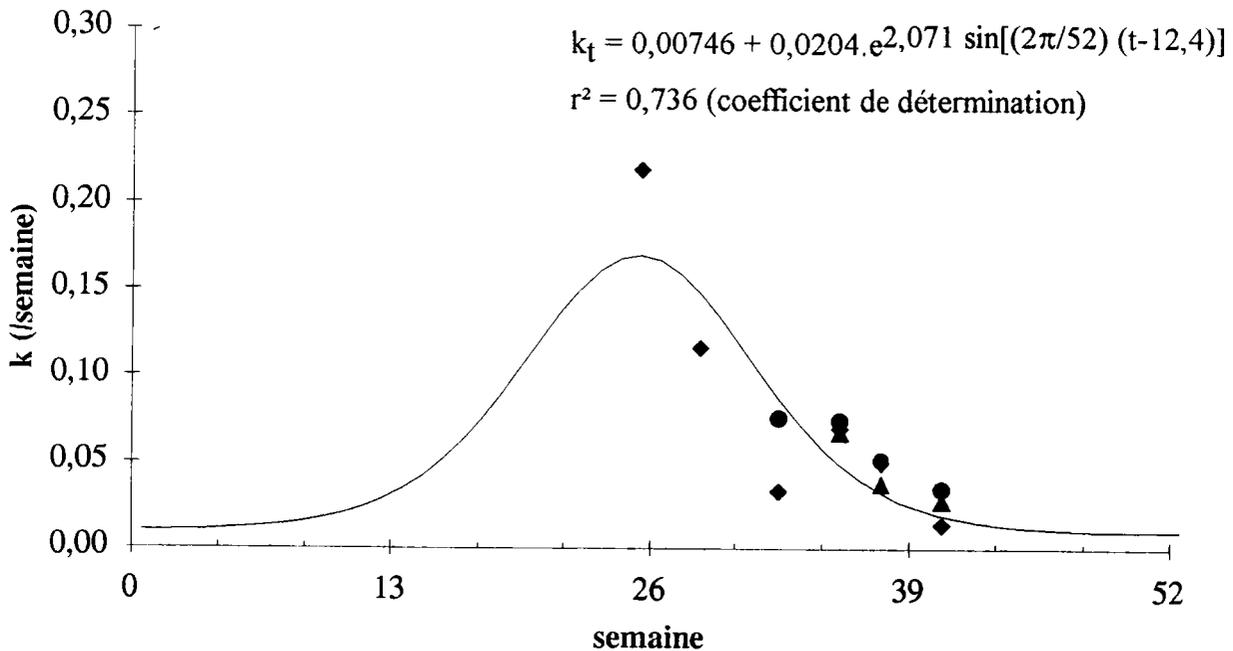
d'éclosions. En m'appuyant sur les données acquises en laboratoire à  $17^{\circ}\text{C} \pm 1$  (§ 4.3.3.), j'évalue à 8 semaines  $\pm 1$  semaine la durée d'incubation des oeufs et la croissance de la taille d'éclosion jusqu'à 1,5 mm. Le premier jeune est récolté le 20/04 (16<sup>ème</sup> semaine) avec une taille de 2,75 mm. En appliquant ces valeurs, cela suppose une ponte aux environs de la mi-février. L'examen des courbes de température montre qu'entre la mi-février et la mi-mars de cette année-là, la température de l'eau est passée assez régulièrement de  $7,5^{\circ}\text{C}$  à  $10,5^{\circ}\text{C}$ . Ces températures sont faibles pour assurer la réalisation satisfaisante d'une telle étape d'un cycle biologique.

Il est donc peu probable que l'hypothèse d'une ponte en février aboutissant à la naissance de jeunes dès le début du printemps qui grandissent avec une vitesse de croissance élevée telle que la laisse penser le tracé modélisé soit acceptable sans réserve. Il est beaucoup plus probable, par contre, que la quasi-totalité du peuplement printanier, petits et grands, soit issue de la population de l'année précédente, comme le suppose la bibliographie, et comme mes observations ultérieures le suggèrent fortement (les conditions climatiques exceptionnelles de 1976 sont tout à fait compatibles avec une telle proposition). L'hypothèse d'une ponte dès mi-février aboutissant à la présence de jeunes dès avril peut être retenue, mais la contribution à l'effectif total est extrêmement restreinte. Pour les autres cohortes repérées au sein des populations échantillonnées, les résultats sont nettement plus satisfaisants. Aussi, après avoir bien choisi le calage du modèle qui s'applique à partir d'une taille de 2 mm, il ressort qu'il y a trois cohortes majeures. L'analyse mathématique est tout à fait concordante et sans ambiguïté pour la cohorte A, qui démarre à 2 mm vers la 25<sup>ème</sup> semaine (1<sup>ère</sup> quinzaine de juin) et est issue des pontes d'avril. Il y a ensuite concordance entre la cohorte B-C du modèle, et les cohortes B et C déterminées empiriquement, qui atteignent 2 mm entre la 28<sup>ème</sup> et la 30<sup>ème</sup> semaine, soit fin juillet, et sont issues des pontes de juin, et enfin, la cohorte D du modèle qui englobe les plus jeunes individus (cohorte D, E, figure 14a) nés le plus tardivement dans l'été et qui atteignent 2 mm à la 35<sup>ème</sup> semaine, soit la deuxième quinzaine du mois d'août, provenant des pontes de juillet).

La détermination du taux de croissance  $k$  du modèle en fonction du temps indique (figure 15 page 74) que c'est vers la 25<sup>ème</sup> semaine de l'année que le maximum est atteint (soit entre le 20 et le 27 juin).

C'est à ce moment que j'observe une vitesse de croissance de l'ordre de 1,8-1,9 mm/semaine, qui n'est pas évoquée dans la bibliographie. L'évolution de  $k$  est symétrique par calcul et elle s'étale de la 13<sup>ème</sup> semaine (fin mars) à la 39<sup>ème</sup> semaine (fin septembre), soit 26 semaines. Ces résultats sont tout à fait concordants avec l'analyse empirique biologique et les observations directes sur le terrain.

Figure 15: Evolution du facteur de croissance  $k$  en secteur naturel en 1977, déterminée à partir des cohortes modélisées



- ANNEE 2

Les résultats sont présentés dans la figure 16 (page 76).

Les observations de l'année précédente, indiquant un peuplement numériquement limité jusqu'au début de l'été (fin juin / début juillet), se vérifient à nouveau. Ce n'est qu'à partir du mois de juillet que des prélèvements à forts effectifs peuvent être réalisés dans un peuplement qui colonise efficacement les enrochements ou les pièges. L'augmentation d'effectifs est due à l'arrivée massive de jeunes individus, issus de la reproduction printanière. Comme l'année passée, jusqu'en juin, les individus récoltés sont soit adultes, soit de taille supérieure à 3 mm, et correspondent donc à des animaux dont l'éclosion s'est effectuée en fin d'été précédent. L'individualisation de cohortes définies est très aléatoire dans cette population. Pour une part au moins, les plus grands individus observés lors du prélèvement d'avril semblent disparaître. Il est difficile de dire s'ils meurent, ce qui est vraisemblable, et le cas échéant si leur mort précède ou fait suite à l'accouplement et à la ponte, notamment pour les femelles. En outre, on remarque qu'il y a homogénéisation des tailles au cours de cette période (figure 16b page 76). A partir du prélèvement de juillet, on peut isoler plusieurs cohortes successives (figure 16a page 76). Leur détermination par lecture directe s'appuie sur une décomposition plurimodale de BHATTACHARYA (figure 16b page 76). La première, ou cohorte A, est constituée par des individus dont la date présumée d'éclosion se situe vers la 25<sup>ème</sup> semaine (deuxième quinzaine de juin). Début août, un contingent d'individus de cette cohorte atteint la taille de 7,5 mm et est donc apte à la reproduction en principe. La vitesse de croissance est de l'ordre de 1,4 mm/semaine en début de phase d'accroissement, en juin, début juillet, mais s'abaisse à 0,44 mm/semaine dans le courant du mois de juillet et début août.

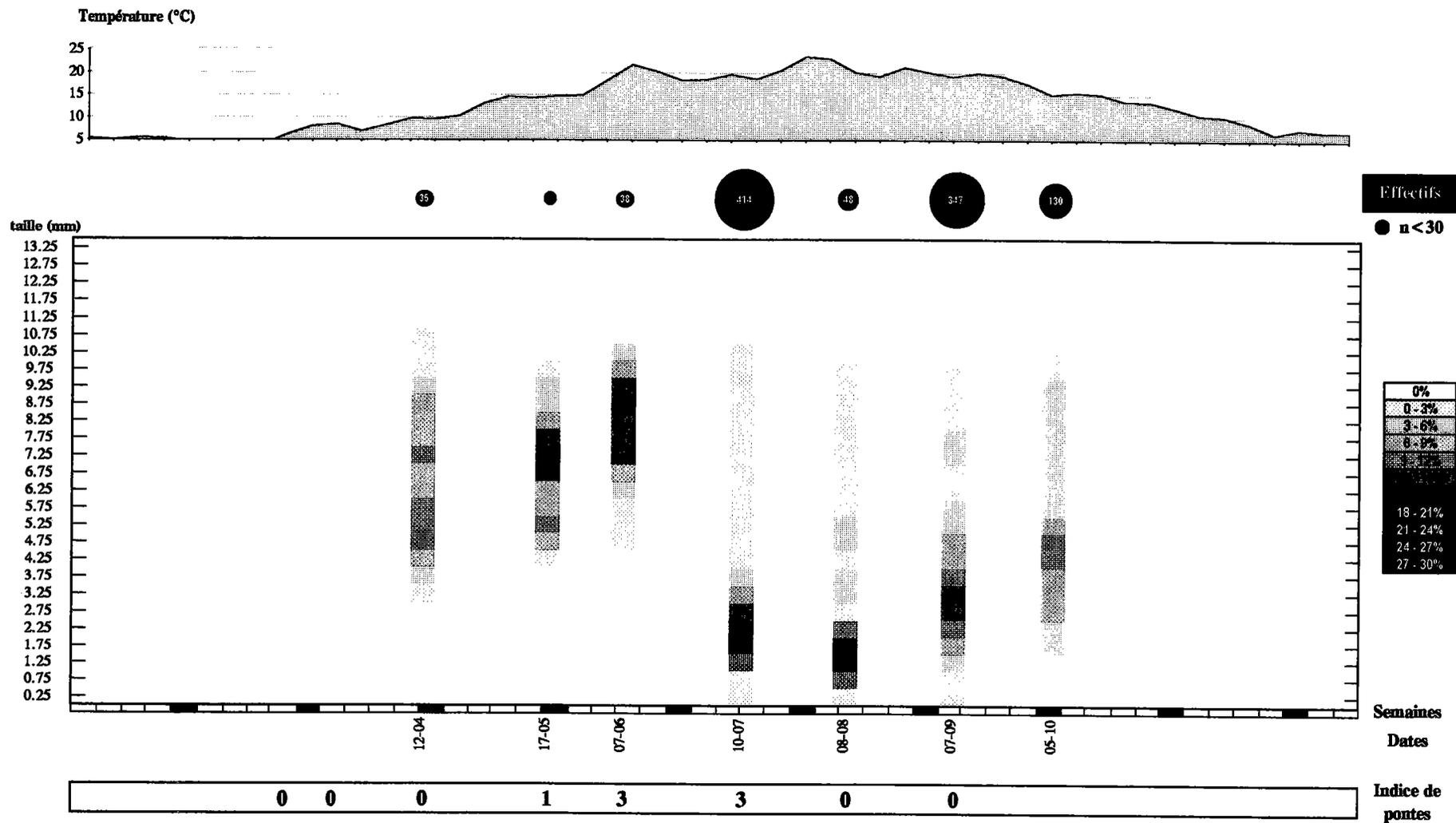


Fig. 16 - Population de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur naturel en 1978



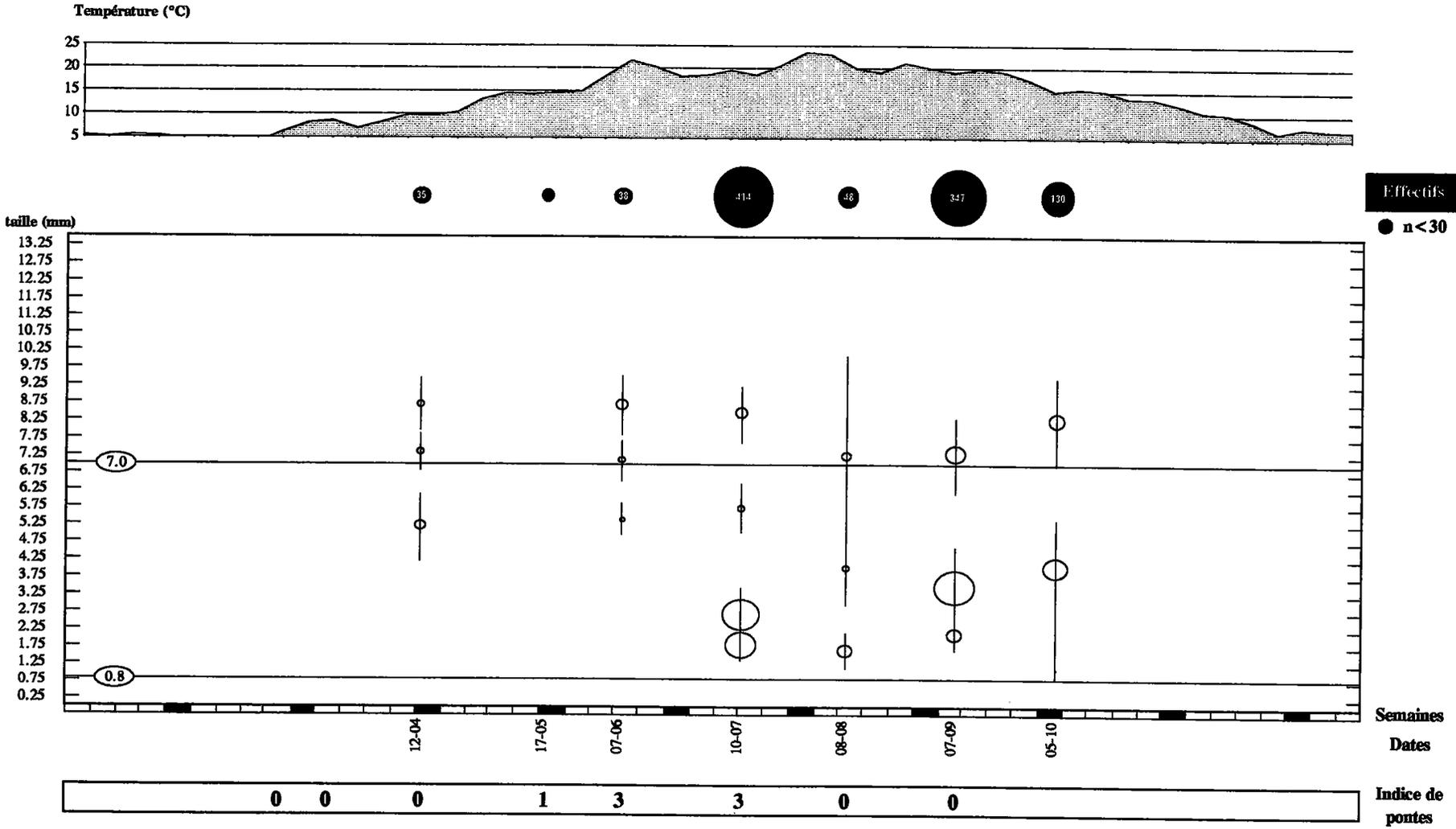


Fig. 16b - Analyse de la population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en Secteur naturel en 1978

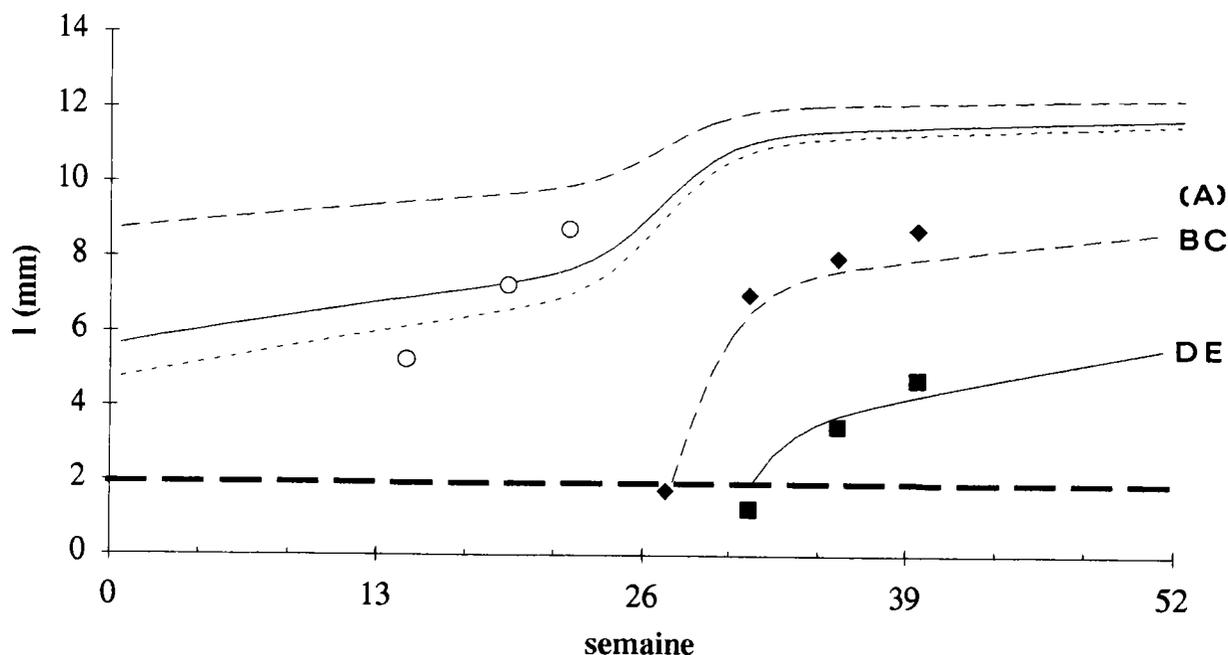
○ Mode = centre du cercle / Effectif = surface du cercle | Ecart - type

Une deuxième cohorte (B, C) éclôt vers la 27<sup>ème</sup> semaine (début juillet), et, là encore, la vitesse de croissance est soutenue, de l'ordre de 0,9 mm/semaine, mais on observe dans le prélèvement suivant une dispersion sensible des tailles. Fin septembre, une partie de cette cohorte a quasiment atteint la taille de maturité sexuelle et ces individus ont pratiquement rattrapé en taille ceux de la cohorte A, alors qu'une autre partie des animaux de cette cohorte n'atteint que 5- 5,5 mm et se retrouve pratiquement intégrée à une dernière cohorte de jeunes (D-E) dont l'éclosion se situe entre la 31<sup>ème</sup> et la 34<sup>ème</sup> semaine (mois d'août). La vitesse de croissance de cette dernière cohorte passe de 0,45 mm/semaine à 0,17 mm/semaine entre la mi-août et début octobre. On remarque donc une grande amplitude des possibilités de croissance selon les cohortes, surtout dans les phases initiales d'accroissement.

Comme l'année précédente, il n'est pas impossible que les trois cohortes A, B, C ne soient en réalité que des épisodes plus marqués d'une seule et même cohorte, cette hypothèse étant étayée par la permanence de trois modes estivaux à environ 1,7, 3,7 et 7,7 mm (figure 16b page 78) suggérant un recrutement important.

Cette deuxième année d'observations sur le terrain ne révèle des pontes (figures 16, 16a et 16b) qu'à partir de mi-mai, d'abord sporadiques puis assez rapidement abondantes début juin. Ce sont probablement les premières pontes observées, qui sont à l'origine de la première cohorte (cohorte A, figure 16a page 77). Les pontes abondantes de juin puis juillet donnent les cohortes qui apparaissent en août puis en septembre. Comme signalé aux paragraphes 4.3.2. et 4.3.3., la durée d'incubation des oeufs et de croissance initiale des jeunes individus passe de  $50 \pm 10$  jours pour les pontes déposées en mai, à environ 30 jours voire moins pour celles de la fin du mois de juillet. Bien que le peuplement d'individus théoriquement aptes à la reproduction soit important entre août et octobre, je n'ai pas observé de nouvelles pontes dans les secteurs prospectés régulièrement. Comme l'année précédente, les résultats de l'analyse directe ont été confrontés au modèle mathématique de croissance de VON BERTALANFFY (figure 16c).

Figure 16c: Modélisation de la croissance du peuplement du secteur naturel en 1978



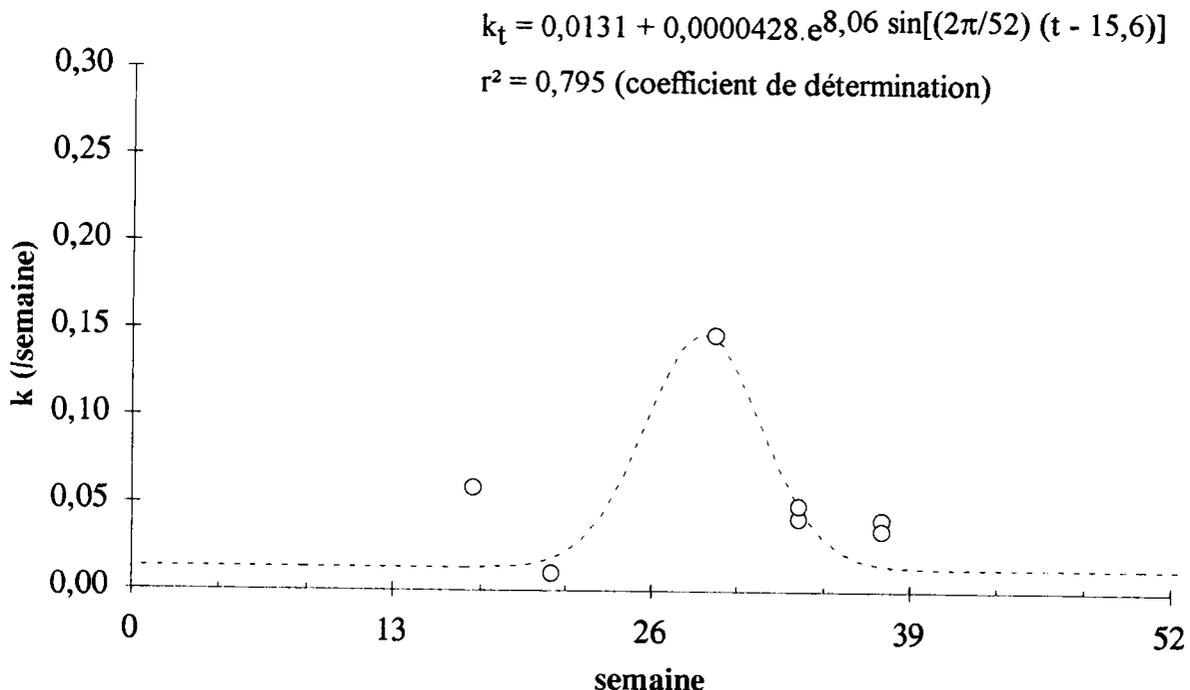
Les résultats sont parfaitement concordants. On ne retrouve pas dans les propositions du modèle l'ambiguïté évoquée l'année précédente concernant des éclosions printanières précoces. Les cohortes majeures déterminées par lecture directe sont reprises et confirmées par le modèle, et les vitesses de croissance sont concordantes (tableau n°18). Seul le flux tardif (mineur) d'individus nés vers la 39<sup>ème</sup> semaine n'est pas retenu dans le modèle.

Tableau n°18: Dates en numéros de semaine où l'on observe des cohortes de jeunes de tailles voisines de 1,5 mm

Cohorte	A-B-C	D-E
Lecture directe	25-29 <sup>ème</sup> semaine	32-36 <sup>ème</sup> semaine
Modèle	27-28 <sup>ème</sup> semaine	32-33 <sup>ème</sup> semaine

Ces différences minimales n'affectent pas la validité et la justesse des analyses et interprétations. Le calcul du taux de croissance  $k$  en fonction du temps (figure 17) montre une courbe plus resserrée que l'année passée, le maximum étant atteint vers la 28<sup>ème</sup> semaine, soit 3 à 4 semaines après le maximum observé l'année précédente. La durée de variation de  $k$  s'étend sur 15 semaines environ (20<sup>ème</sup> à 34<sup>ème</sup>) au lieu de 26 semaines l'année précédente. Les conditions climatiques (température, débit), sensiblement différentes de celles de l'année écoulée à la même époque, peuvent expliquer ce décalage du maximum et ce resserrement dans la durée de variation. Ce point est développé dans le paragraphe qui suit.

Figure 17: Evolution du facteur de croissance  $k$  dans le temps en 1978



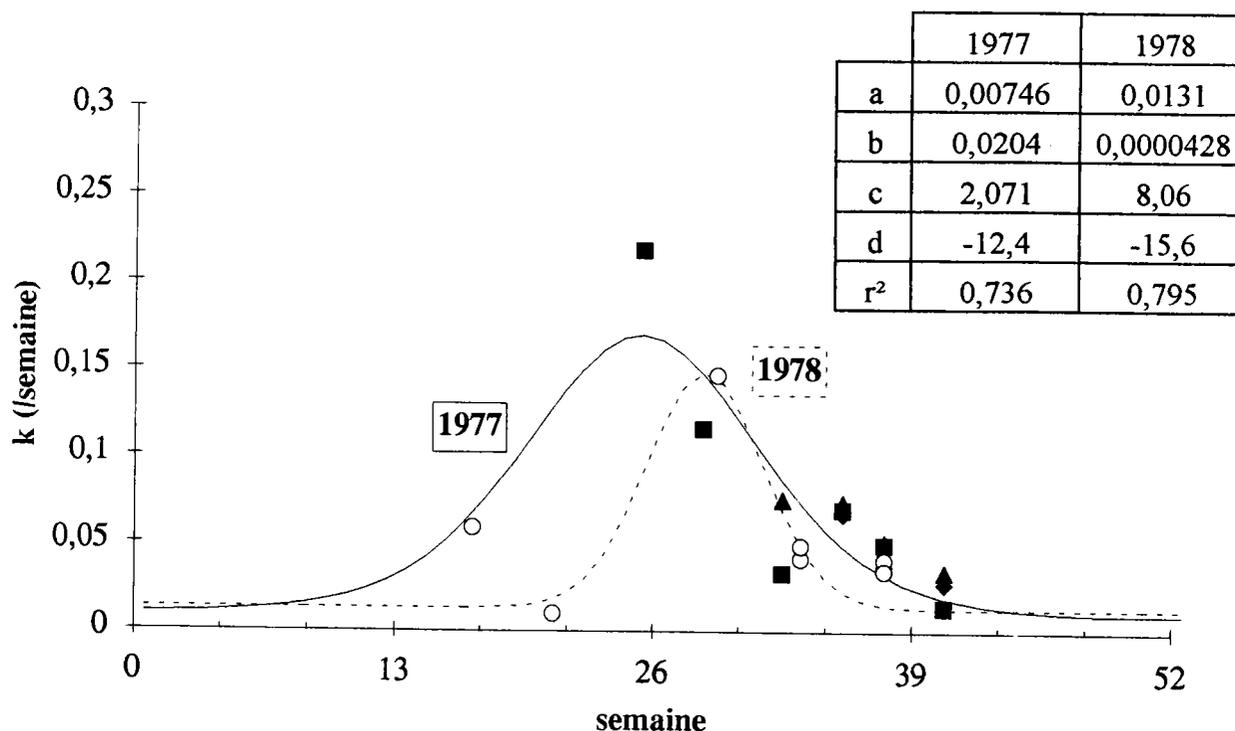
## 5.1.4.4. Comparaisons et évolutions interannuelles des populations en secteur naturel

Tableau n°19: Eléments descriptifs du cycle biologique

Premières pontes observées	1977		1978	
	11ème semaine (16/3)		20ème semaine (17/5)	
Succession des cohortes à la taille de 1,5/2 mm (dates exprimées en n° de semaine)	Analyse directe	Modélisation	Analyse directe	Modélisation
	24ème - 25ème puis 28ème - 30ème et 35ème	24ème - 25ème puis 27ème - 28ème et 34ème	25ème - 29ème puis 32ème à 36ème	27ème - 28ème puis 32ème - 33ème
k max	0,175		0,155	
date de k max	25	(20/6)	28	(10/7)
période de croissance (K≠0)	26	(13 à 39)	14	(20à34)

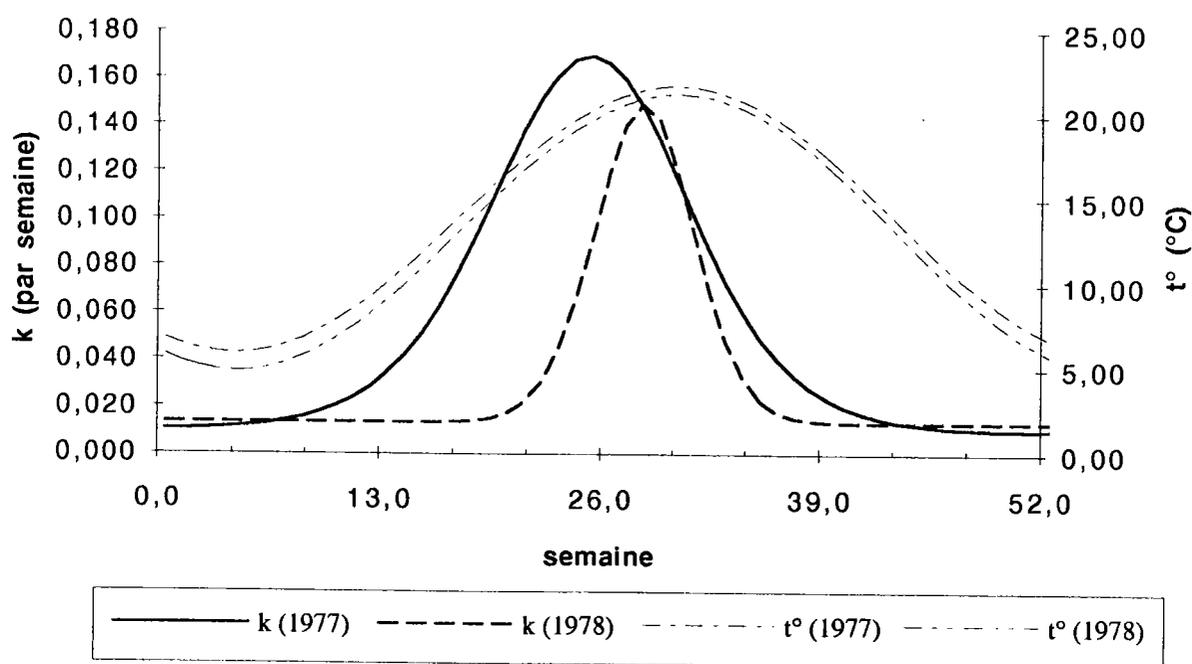
L'observation des premières pontes en 1978 a accusé un retard important de l'ordre de deux mois par rapport à 1977, alors que l'apparition de la première cohorte de jeunes n'accuse un retard que de 3-4 semaines (tableau n°19). La comparaison de taux de croissance k (figure 18 et tableau n°19) entre 1977 et 1978 montre qu'il y a une diminution de k en intensité et que sa variation dans le temps est plus réduite.

Figure 18: Comparaison de l'évolution du facteur de croissance k en 1977 et 1978



Le maximum de  $k$  est décalé de 3 à 4 semaines en 1978; il marque un retard par rapport à l'année précédente. Ce retard peut être mis en regard du retard observé pour la première cohorte, alors que la chronologie des cohortes suivantes ne semble pas modifiée par rapport à l'année précédente. L'étude des divers paramètres climatiques et physico-chimiques (§ 3.2.4.) montre que c'est essentiellement le couple température - débit qui est modifié entre 1977 et 1978. Les variations de température notamment pourraient induire les variations de  $k$  observées. VINCENT *et al* (1981) émettent déjà cette hypothèse, mais sans la vérifier pour expliquer les comportements de *Bithynia tentaculata* et *Viviparus georgiaricos*. Si l'on compare les variations de  $k$  entre 1977 et 1978 en fonction des températures modélisées de ces deux années respectives (figure 19), on constate qu'en 1978, le modèle des températures est comparable à celui de l'année précédente mais avec un déficit perceptible au premier trimestre, déficit qui s'atténue sans s'annuler au cours des 2<sup>ème</sup> et 3<sup>ème</sup> trimestres. A priori, l'écart de température ainsi modélisé paraît peu suffisant pour induire une telle variation de  $k$ , à moins que les déficits enregistrés ne surviennent à un des moments-clés du cycle biologique.

Figure 19: Comparaison des variations de  $k$  entre 1977 et 1978 en fonction des courbes annuelles modélisées de température



La figure 20a présente les températures moyennes hebdomadaires effectivement enregistrées de 1977 à 1978. Le déficit thermique moyen de 1978 est net mais il paraît encore peu spectaculaire, et c'est la sommation des déficits en degrés/jour qui révèle un retard considérable (tableau n°20 et figure 20b).

Figure 20a: Températures moyennes hebdomadaires en 1977 et 1978

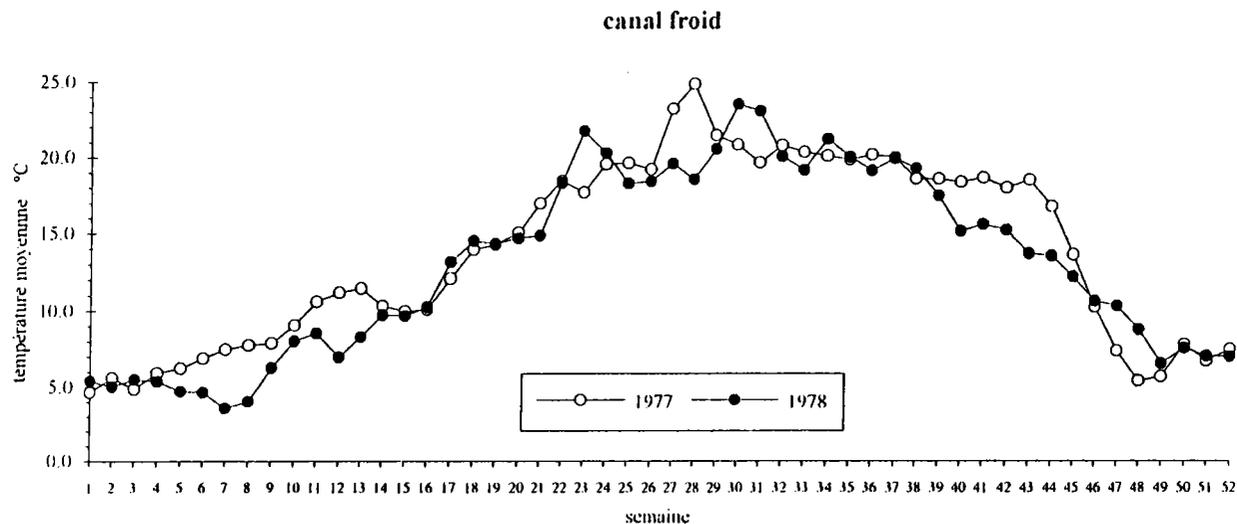
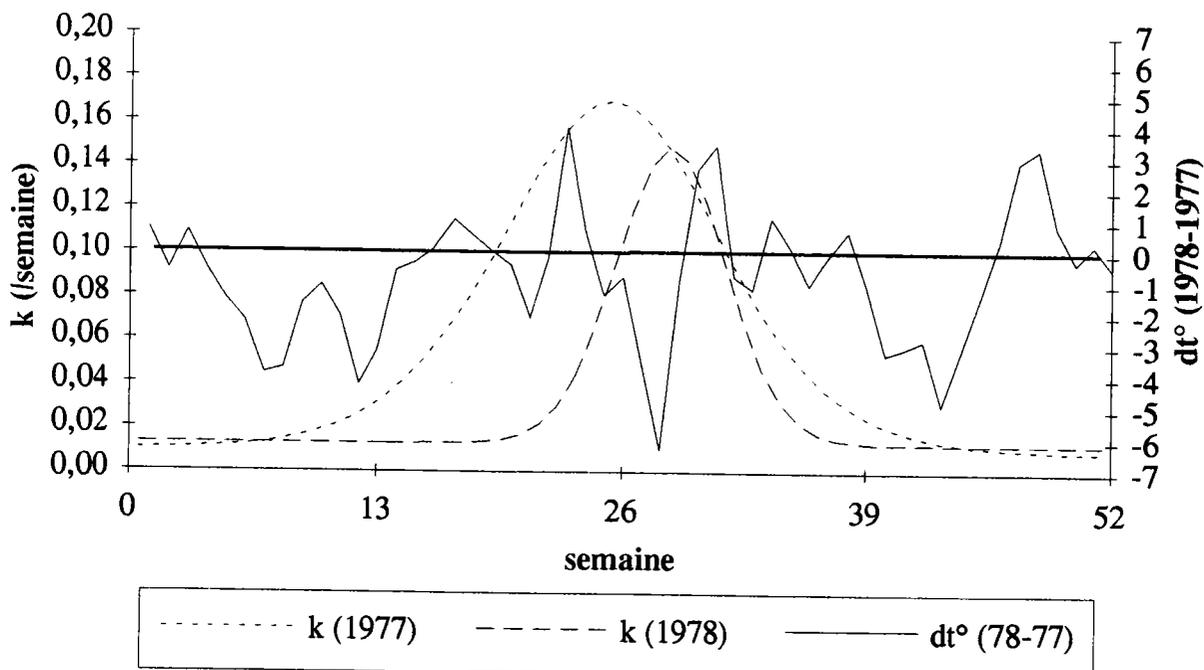


Tableau n°20: Situation thermique et hydrique de 1978 par rapport à 1977

	au 1 <sup>er</sup> mars	au 1 <sup>er</sup> avril	au 1 <sup>er</sup> mai	au 1 <sup>er</sup> juin	au 1 <sup>er</sup> juillet
déficits thermiques cumulés	-23,5%	-15,7%	-12,5%	-7,8%	-7,5%
excédents de débits cumulés	+10,7%	+14,8%	+19,2%	+18,7%	+24,8%

Sur la figure 20b sont indiqués les déficits ou gains effectifs de température en degré/jours cumulés ( $dt^\circ$ ) du milieu aquatique en 1978 par rapport à 1977 et les variations des valeurs de k

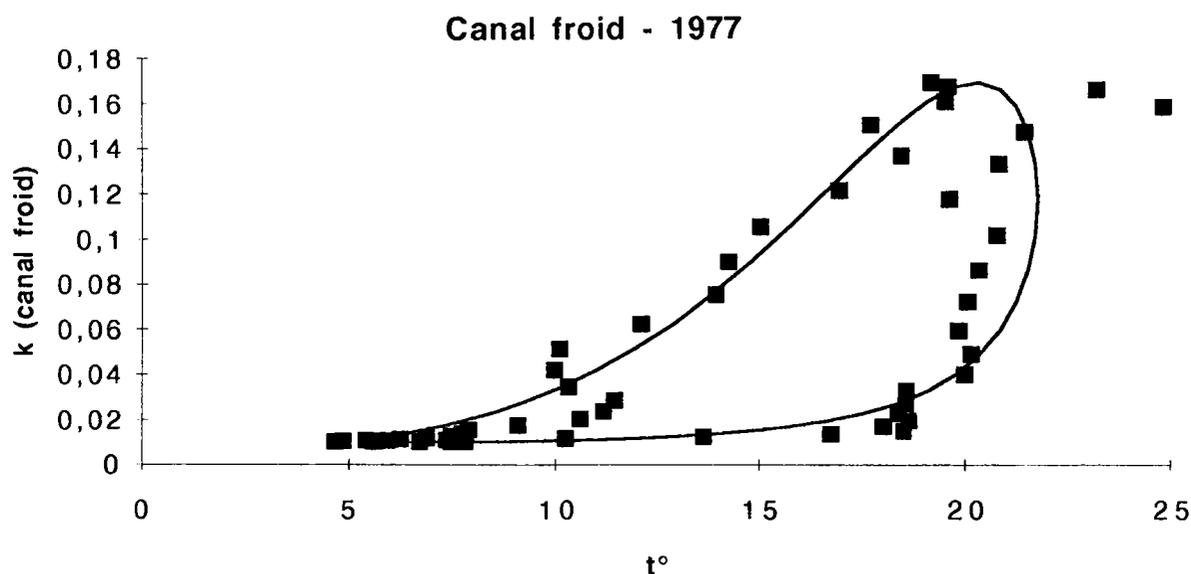
Figure 20b: Variations du facteur de croissance k en 1977 et 1978, et bilan thermique réel entre ces deux années



On peut remarquer sur la figure 20b qu'en février-mars (semaines 6 à 13), il y a un cumul extrêmement important de déficits thermiques. En 1977, dès la mi-mars, des pontes sont déposées, ce qui indique que les conditions étaient suffisamment favorables, et ce n'est plus le cas en 1978. Ce déficit thermique important sur deux mois est à peine compensé par un léger excédent fin avril (semaine 17) qu'un autre déficit est enregistré dans la deuxième quinzaine de mai (semaine 21). Cette accumulation de déficits thermiques peut expliquer, du moins en grande partie, le retard observé aussi bien dans le dépôt de la première ponte que dans l'apparition de la première cohorte ainsi que des modifications de l'évolution de  $k$  (1978). Comme je l'ai indiqué dans le paragraphe 3.2.4. (tableau 5b page 29), le passage de la température de l'eau de 10 à 15°C s'est réalisé progressivement de mars à mai en 1977, alors qu'il a été beaucoup plus rapide en 1978, s'étalant sur avril-mai uniquement. Enfin, un nouveau déficit thermique sérieux est enregistré mi-juillet 1978 (semaine 28), ce qui peut expliquer que la vitesse de croissance maximum de la première cohorte n'est que de 1,4 mm/semaine, alors que l'année précédente, une vitesse de 1,8-1,9 mm/semaine est constatée. Ce brusque rafraîchissement qui intervient en pleine période de croissance normale et habituelle s'étalant de mai à juillet selon les climats (VINCENT *et al*, 1981) peut également influencer sur la diminution plus ou moins rapide de  $k$  en 1978 (YOUNG, 1975 ; VINCENT *et al*, 1981). Ce refroidissement peut aussi expliquer, en partie du moins, la relative dispersion de taille observée en 1978 dans le peuplement à la fin de l'été, alors que l'année précédente, c'est une population assez homogène, de l'ordre de 7 et 8 mm, qui aborde l'hiver.

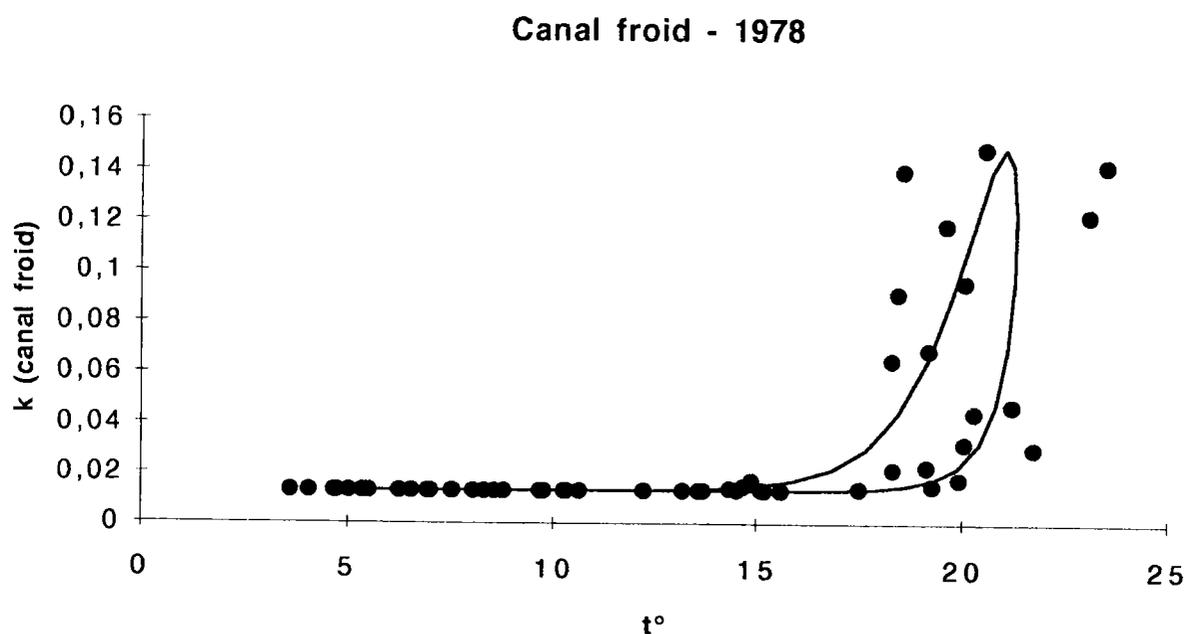
Toutefois, les caractéristiques du modèle de calcul de  $k$  imposent une variation symétrique de ce coefficient. Aussi, mathématiquement, on ne peut attribuer d'une part le retard initial du facteur de croissance au déficit thermique du début d'année, et attribuer d'autre part la chute plus rapide de  $k$  de 1978 au déficit observé mi-juillet; le tracé de  $k$  est imposé symétrique par son mode de calcul. Il reste que YOUNG (1975) indique que si le gradient thermique influe sur la croissance, c'est encore plus le sens du gradient thermique saisonnier qui semble important. C'est ce qui s'observe sur la figure 20b. La figure 21a indique la corrélation observée entre  $k$  théorique et la température.

Figure 21a: Modèle de corrélation entre  $k$  théorique et la température modélisée en 1977



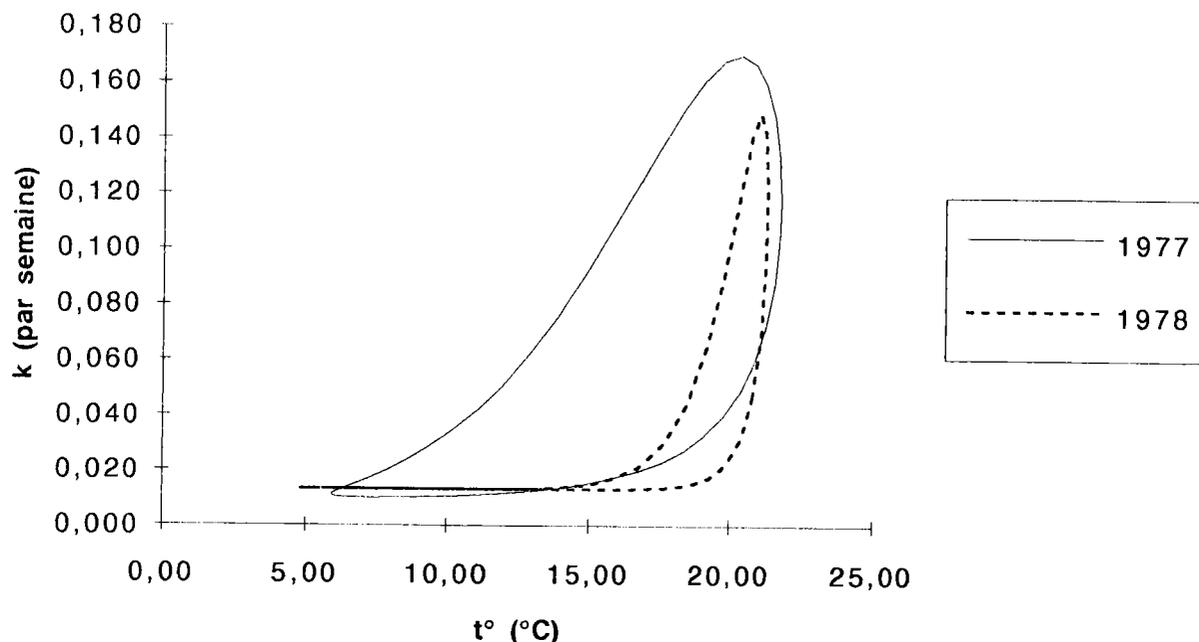
Il ressort de ce tracé qu'il existe une bonne corrélation entre  $k$  et la température entre 15 et 22°C quelque soit le sens du gradient de température, la corrélation étant sensiblement de type linéaire lorsque le gradient est décroissant. En-dessous de 15°C, les corrélations sont plus difficiles à caractériser, les deux paramètres évoluant pratiquement indépendamment. Il semble donc que la corrélation  $k$ /température ne soit pas une fonction simple; elle n'est pas uniquement linéaire, ni symétrique par rapport au sens du gradient de température. Le même mode d'analyse appliqué aux résultats de 1978 (figure 21b) apporte un élément de réflexion supplémentaire, en indiquant que jusqu'à 15°C, le paramètre  $k$  semble totalement indépendant de la température. Entre 15 et 22°C, une corrélation se dessine, comparable à celle de l'année précédente, avec une tendance à une certaine indépendance au-delà de 20°C.

**Figure 21b:** Modèle de corrélation entre le facteur de croissance  $k$  et la température modélisée en 1978



La comparaison de l'ajustement du modèle aux points expérimentaux fait apparaître que que l'ajustement en 1978 est moins bon que l'année précédente, ce qui montre les limites quant à la généralisation d'un modèle défini pour une année. Ceci indique que les réponses observées concernant la croissance ne dépendent que partiellement de la température. La superposition de ces deux modèles, correspondant à deux années successives (figure 22) montre bien qu'il n'y a pas que la température qui influe sur  $k$ , ce qui n'est pas surprenant, compte-tenu de la complexité des interactions entre les éléments du biotope et les composantes des biocénoses. La température est un facteur important qui gouverne la vitesse de croissance en interaction avec d'autres facteurs.

Figure 22: Comparaison des modèles de corrélations k/température entre 1977 et 1978



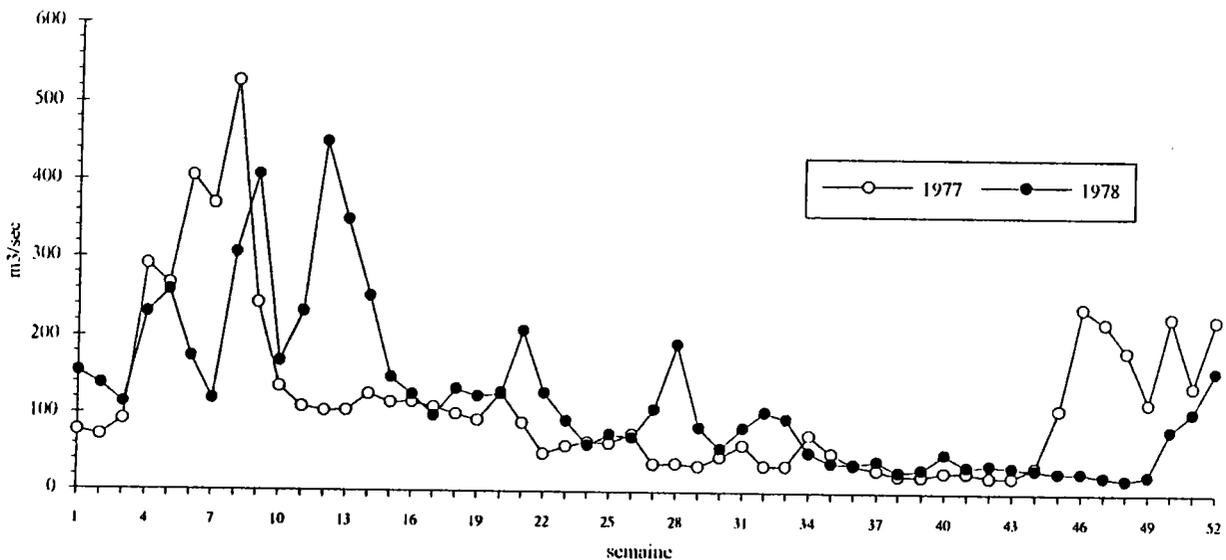
Le choix de l'outil mathématique retenu s'avère donc judicieux même si d'autres solutions auraient pu être utilisées, comme par exemple le degré-jour de URSIN (1963, *in* LE GALLO et MORETEAU 1988). L'objectif de l'exploration biomathématique réalisée visait à conforter les résultats issus de l'analyse directe. L'outil mathématique utilisé a permis de valider cette analyse, et l'exploration par d'autres modèles devenait dans ce contexte facultative.

Le deuxième élément qui varie beaucoup entre 1977 et 1978 est le débit (figure 23a page 87) et des paramètres associés (figures 23 b et c pages 87 et 88). Etant donné que les secteurs étudiés sont en dérivation du cours principal de la Moselle, ce n'est pas tant directement le débit qui est intéressant mais la hauteur d'eau qui lui est corrélée (§ 3.2.4.), influant sur la turbidité, la charge minérale et la charge organique (GIGLEUX, 1992). La vitesse du courant liée au débit est très atténuée compte-tenu de l'orientation du milieu étudié par rapport à l'axe de la Moselle. L'examen des débits cumulés (tableau n°20 page 83) montre un excédent qui passe de 10,7% à 24,8% entre janvier et juin 1978 par rapport à 1977. Il ne m'a pas été possible d'établir une corrélation directe et simple entre les variations observées de débit/conductivité/MEST et celles de k, il en est de même pour le retard de ponte ou d'éclosion constaté en 1978. Néanmoins, l'augmentation des MEST qui perturbe l'alimentation de géniteurs et augmente le colmatage des substrats, ou la hauteur d'eau turbide qui change les caractéristiques du biotope (GIGLEUX, 1992), n'est certainement pas sans effet. SADROLASCHRAFI (1980) a montré (cf § 3.3.) que l'augmentation du débit et la diminution de température sont synergiques dans la baisse du taux de chlorophylle planctonique, qui est une des sources alimentaires de *Bithynia tentaculata*. L'augmentation de la hauteur d'eau turbide peut perturber l'intensité lumineuse et interférer avec la photopériode, dont on connaît l'importance chez les gastéropodes (ENEE *et al*, 1982 ; LAURENT *et al*, 1984 ; AUPINEL, 1992 ; VINCENT *et al*, 1981 ; LAMBERT, 1992 ; DAGUZAN, 1981, 1991).

Il est peu probable que la photopériode, perturbée ou non, soit à l'origine des variations observées: en effet, d'autres résultats, exposés dans la suite de ce mémoire (cf §5.1.5), réalisés en secteur échauffé et subissant les mêmes contraintes de turbidité, indiquent que le rôle de la photopériode est secondaire par rapport à celui de la température pour *Bithynia tentaculata*.

Il est évident que la température seule n'induit pas toutes les variations observées entre 1977 et 1978, que ce soit pour le paramètre  $k$  en particulier ou pour les phénomènes de croissance plus globalement, mais les variations de température sont prépondérantes dans les diverses réponses observées. Le mode de variation de la température est à prendre en compte ainsi que les modifications des conditions liées au débit, à savoir la charge minérale et organique qui influe sur la turbidité et sur les capacités d'alimentation. C'est la somme de ces éléments thermiques et hydrophysiques qui conduit aux variations de réponses observées au cours de ces deux années successives. La température modulée par les effets du débit occupe une place de choix dans les causes qui induisent la dynamique de croissance (cf figures 23 a et b et figure 22).

**Figure 23a:** Comparaison des débits de la Moselle à ARGANCY entre 1977 et 1978 ( $m^3/s$  - débits moyens hebdomadaires)



**Figure 23b:** Comparaison de la conductivité entre 1977 et 1978 en Moselle à ARGANCY

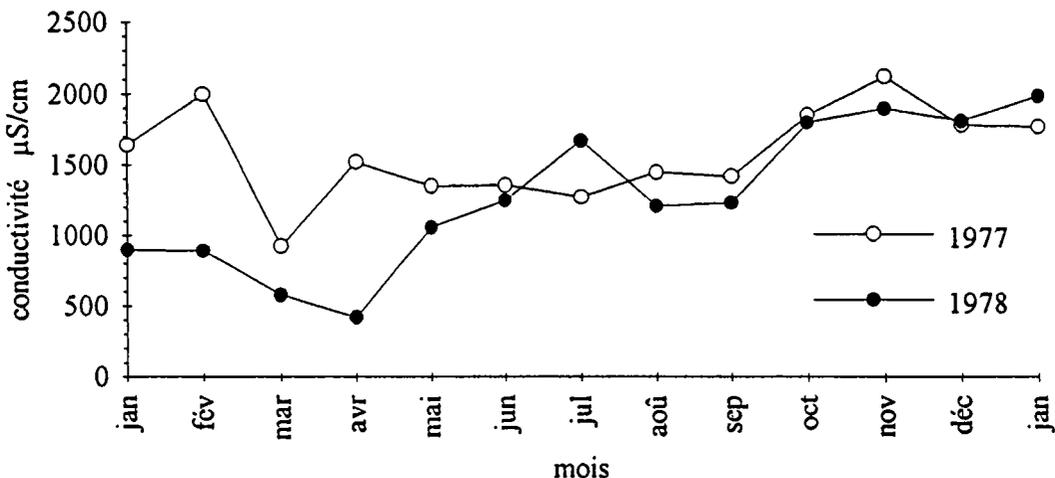
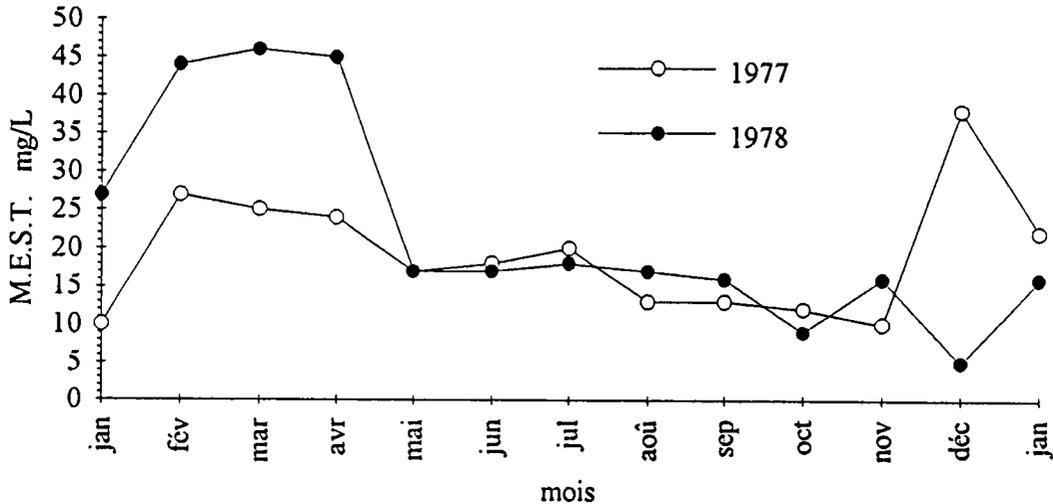


Figure 23c: Comparaison des MEST (matières en suspension totales) entre 1977 et 1978 en Moselle à ARGANCY



Pour compléter cette analyse comparative pluriannuelle en secteur naturel, j'ai réalisé une série de prélèvements l'année suivante (figure 24 page 87). Malheureusement, des conditions météorologiques très défavorables ont réduit sensiblement les possibilités de prélèvements (fortes gelées et neige jusque début mai, excédent hydrique important et quasi-constant). Les récoltes sont numériquement limitées et leur exploitation aléatoire. On remarque néanmoins facilement que l'apparition des jeunes se situe début juillet comme l'année précédente, mais avec des effectifs très amoindris. Cette réduction de la population résulte vraisemblablement de la conjonction de plusieurs facteurs défavorables synergiques, à savoir:

- une forte mortalité, hivernale
- une grande difficulté de ponte
- une forte mortalité dans les pontes
- une mortalité élevée des jeunes éclos consécutive à un déficit thermique et un excédent hydrique encore plus prononcé que l'année précédente.

VINCENT *et al* (1981) évoquent une certaine possibilité de rythmicité d'années abondantes et d'années "creuses". Il ne me semble pas ici que ce mécanisme d'origine biologique, au demeurant hypothétique, puisse expliquer cet effondrement des effectifs de population. Ce sont les conditions climatiques très défavorables qui sont, à mon avis, l'élément explicatif essentiel.

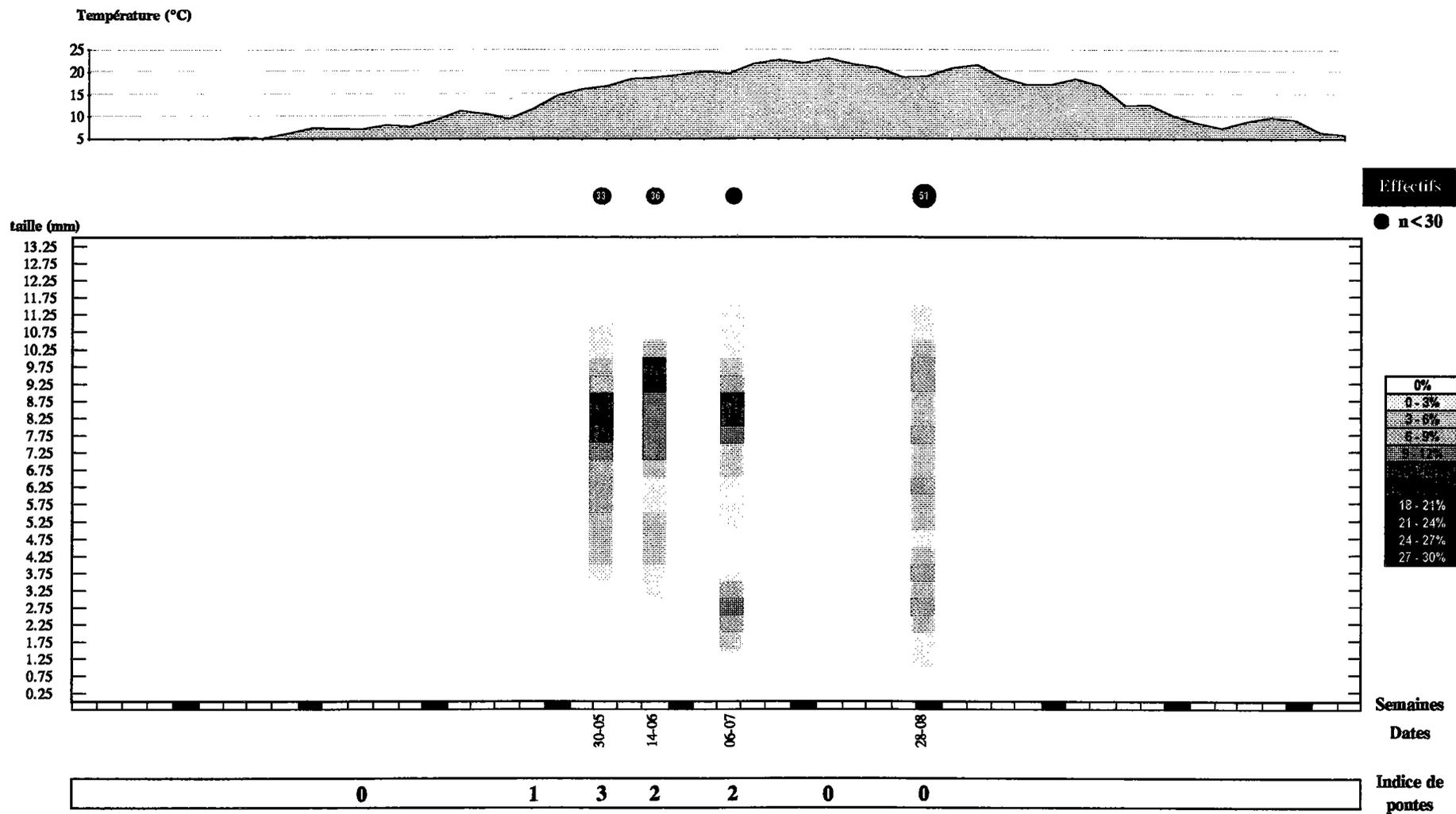
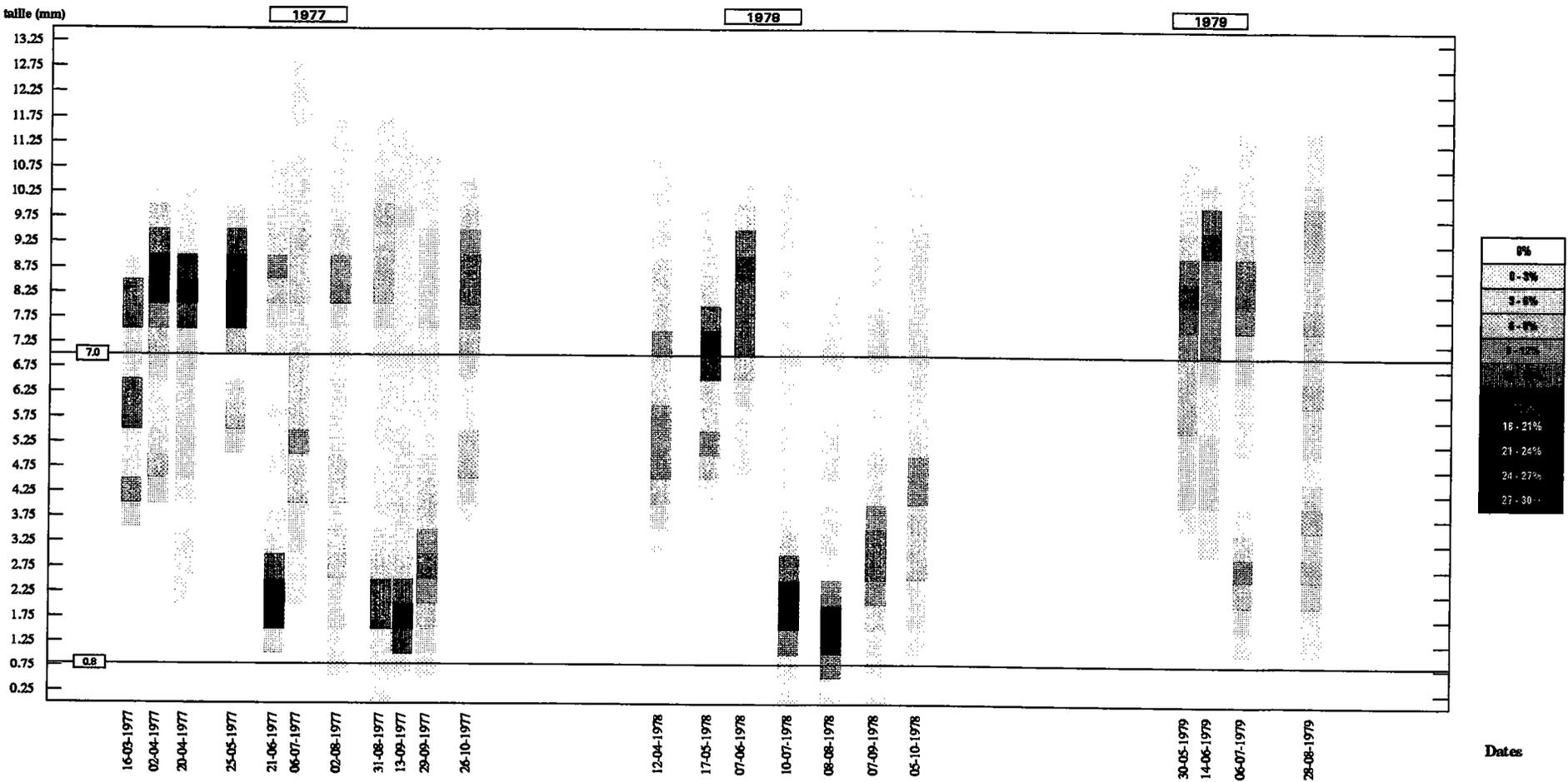


Fig. 24 - Population de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur naturel en 1979

La comparaison synoptique des trois années (figure 25 page 91) montre clairement:

- que durant le printemps, le peuplement est constitué d'individus de tailles plus ou moins hétérogènes provenant de l'année écoulée; que les premiers jeunes apparaissent dans le courant des mois de juin-juillet, plus ou moins tardivement selon la clémence ou la rigueur des conditions climatiques printanières.
- que la précocité des phases très actives de reproduction permet une certaine homogénéisation des tailles dans le peuplement à la fin de l'été. Cette homogénéisation est perceptible à la fin de l'été 1977, alors qu'elle ne l'est pratiquement pas du tout à la fin de l'été 1978. Un peuplement homogène d'individus dont la taille se rapproche de la taille de maturité sexuelle à la fin de l'été constitue un groupement plus apte à franchir le cap hivernal dans de bonnes conditions, permettant rapidement une reproduction active au printemps suivant. C'est le cas pour l'hiver 77-78. On observe au contraire une assez grande hétérogénéité du peuplement à l'entrée de l'hiver 78-79, et une forte mortalité sévit semble-t-il durant cet hiver pas spécialement plus rigoureux que le précédent, mais qui est suivi de conditions printanières très défavorables. Le résultat est une population réduite en effectif et hétérogène en taille au printemps suivant. Cette hétérogénéité du peuplement printanier peut se réduire par une croissance différentielle au printemps lorsque les conditions climatiques sont clémentes. Cette croissance printanière peut conduire à l'homogénéisation de taille du peuplement reproducteur de printemps, comme cela s'observe au printemps 1977, permettant également une reproduction précoce. Il peut donc y avoir deux stratégies permettant à une population de franchir le cap hivernal conduisant à une population homogène, reproductrice au printemps. Selon les conditions climatiques, il y a une uniformisation sûrement pré-hivernale, ou peut-être post-hivernale, de la future cohorte reproductrice initiale de l'année suivante.

Figure 25: Evolution pluriannuelle du peuplement de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur naturel



Evolution pluriannuelle du peuplement de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur naturel

#### 5.1.4.5. Evolution annuelle des populations en secteur échauffé

##### - ANNEE 1

Dès le premier prélèvement mi-mars (figure 26 page 93), un grand nombre d'individus adultes sont présents, et un nombre de pontes important est déjà en place, indiquant une phase active de reproduction. Toutefois, les prélèvements suivants sont numériquement plus faibles (artéfact dû au premier prélèvement ou évolution naturelle?), ce qui ne permet pas une exploitation mathématique fiable. On peut reconnaître néanmoins aisément une cohorte avec des tailles bien homogènes où les individus de tailles supérieures à 7,5 mm représentent une très forte majorité (figure 26a page 94). La vitesse de croissance dans cette cohorte est de l'ordre de 0,1 mm/semaine. Ce sont vraisemblablement les individus de cette cohorte qui sont à l'origine des pontes déjà abondantes observées. A ce moment, la température de l'eau est déjà de 20°C, les 15°C ± 1 journaliers étant acquis depuis janvier. Quelques individus de taille plus réduite (5 mm) semblent croître rapidement, rejoignant rapidement la cohorte des adultes reproducteurs potentiels ( $V = 0,6$  mm/semaine). On peut remarquer à cette période la récolte d'un individu de taille inhabituelle, à savoir 13 mm; cette valeur n'est toutefois pas anormale, quelques spécimens étant déjà signalés à cette taille réputée maximum par d'autres auteurs comme PINEL-ALOULL (1969). Au 10 mai, une cohorte importante de très jeunes individus est nettement perceptible. L'analyse graphique (figure 26a page 94) permet de situer la période d'éclosion dès la mi-avril. La période de ponte est suffisamment longue et active pour alimenter une cohorte complexe (A) dont les éclosions s'étalent de la mi-avril à la mi-mai. Au sein de cette cohorte complexe, trois, voire quatre flux, plus importants peuvent être mis en évidence à l'aide des décompositions plurimodales de BHATTACHARYA (figure 26b page 95). Les vitesses de croissance évoluent avec la saison qui avance. On peut l'estimer à 1 mm/semaine entre le 20 avril et le 10 mai, et elle peut atteindre 1,2 mm/semaine courant mai pour les plus jeunes individus qui passent de 0,8 à 3 mm. A ce moment, la température du milieu aquatique est de 21,5°C ± 2. L'évolution des histogrammes suggère que dans cette cohorte, hétérogène à l'éclosion, il s'opère une homogénéisation des tailles (réduction des écart-types), qui aboutit un mois plus tard (20/6) à un peuplement composé en très grande majorité de grands individus ( $T = 8,56$  mm) (figure 26b page 95). Cette homogénéisation de taille dans une cohorte en pleine croissance est un phénomène plutôt inattendu; en général, il y a plutôt dispersion des tailles. C'est à cette période (deuxième quinzaine de juin) que de nouvelles pontes sont observées en grande quantité.

Figure 26: Population du canal de rejet (secteur échauffé): ANNÉE 1 (1977)

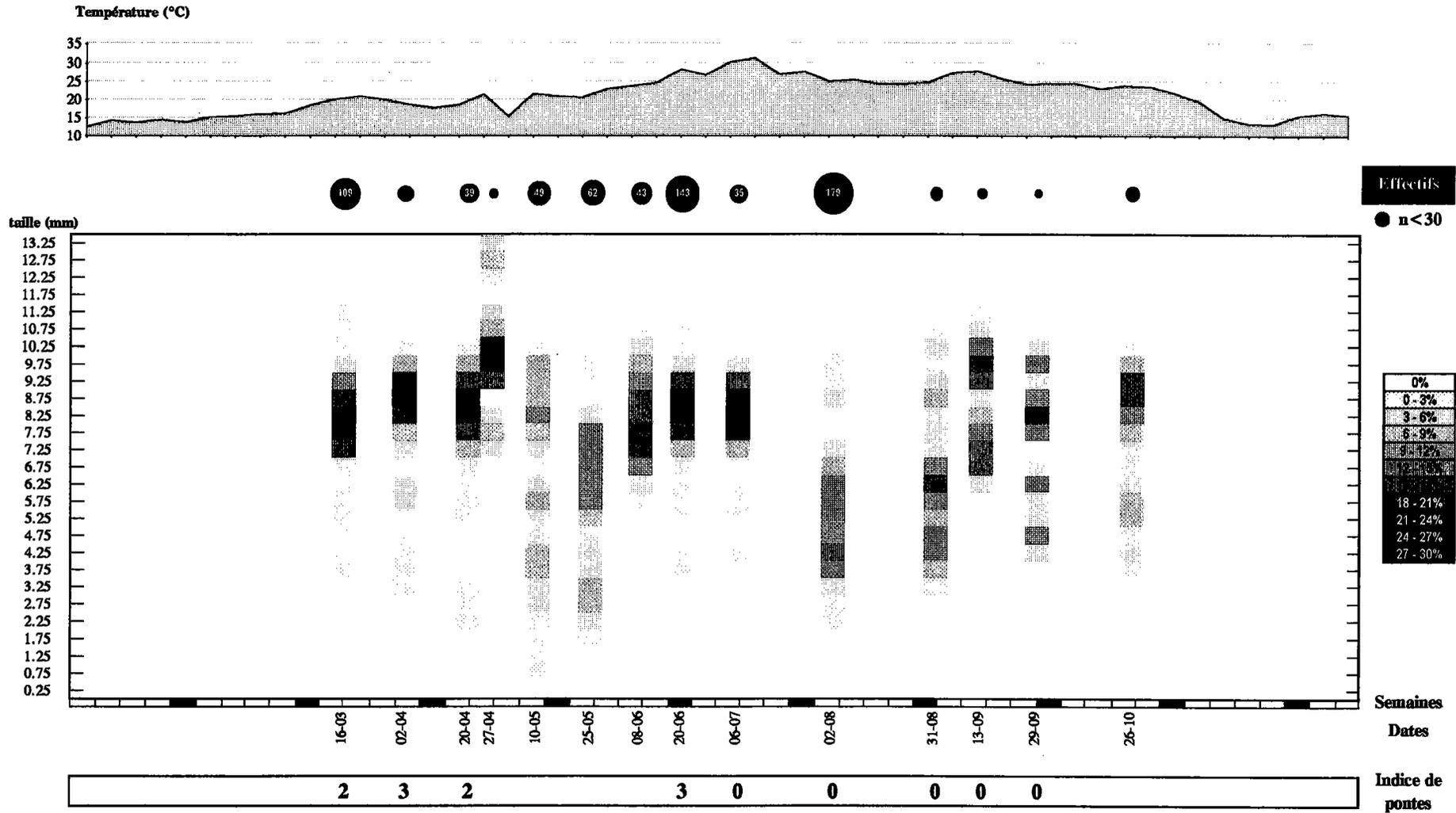


Fig. 26 - Population de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur échauffé en 1977

Figure 26a: Population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur échauffé en 1977  
(analyse en cohortes)

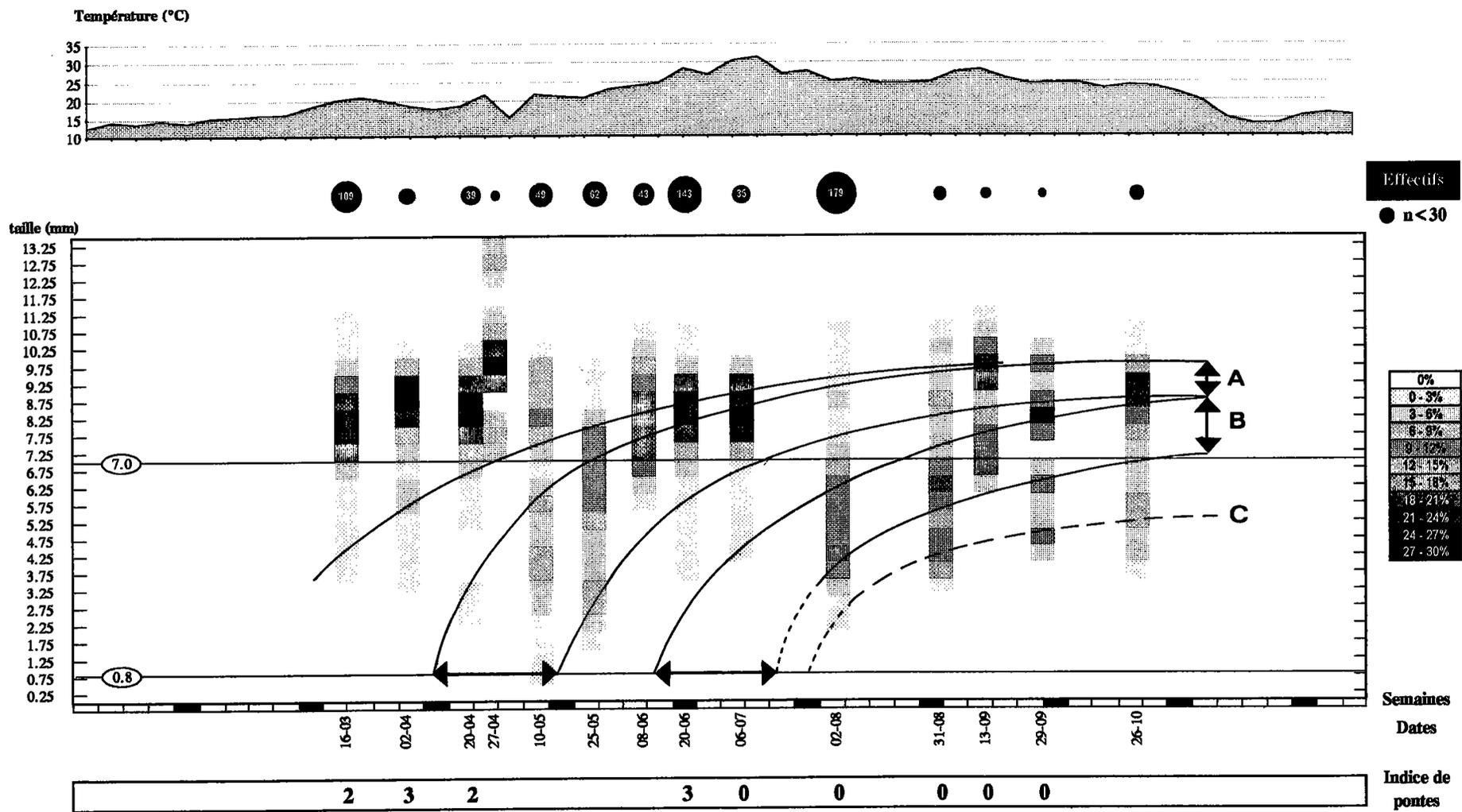


Fig. 26a - Population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en Secteur échauffé en 1977  
(Analyse en cohortes)

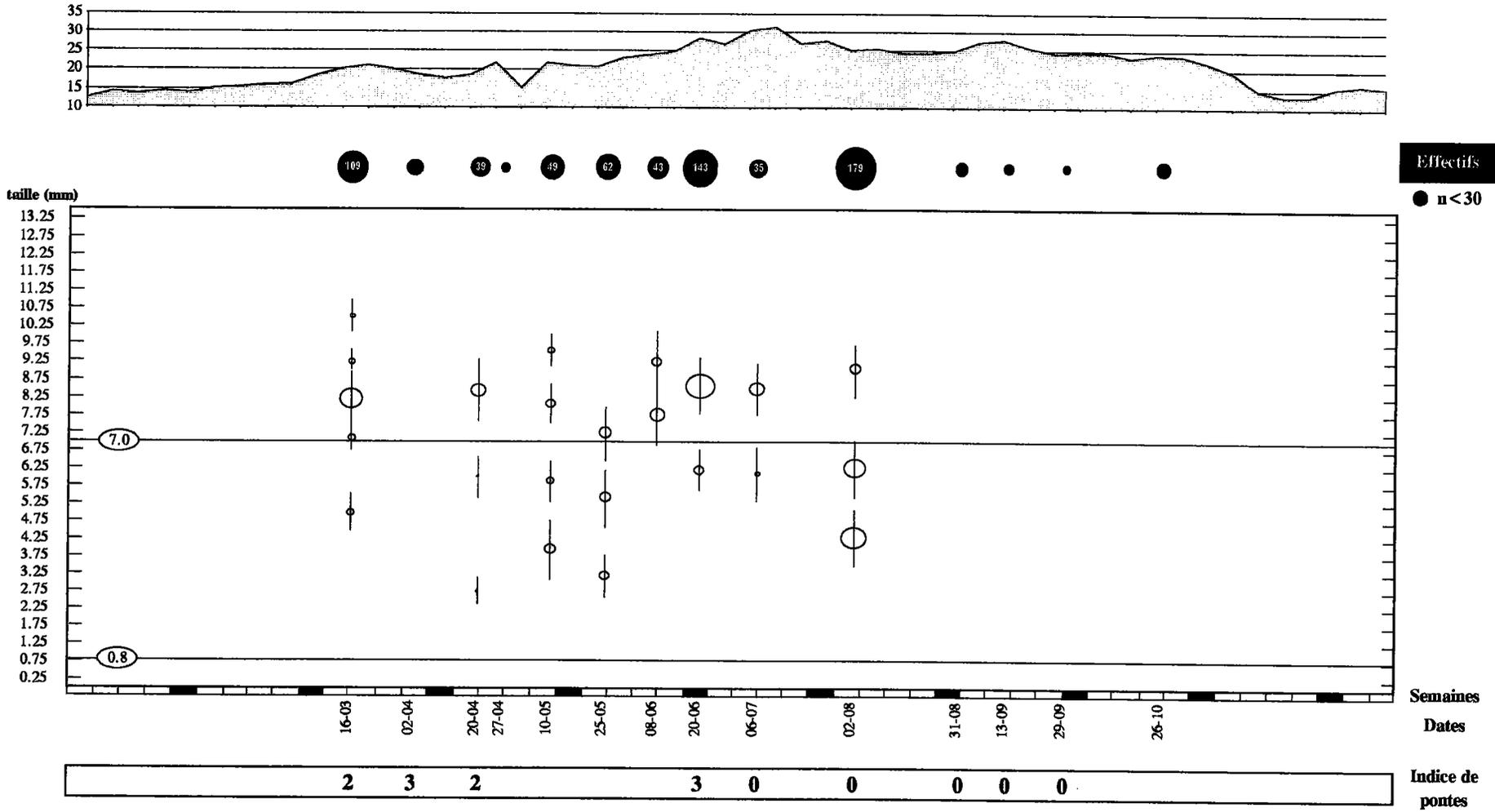
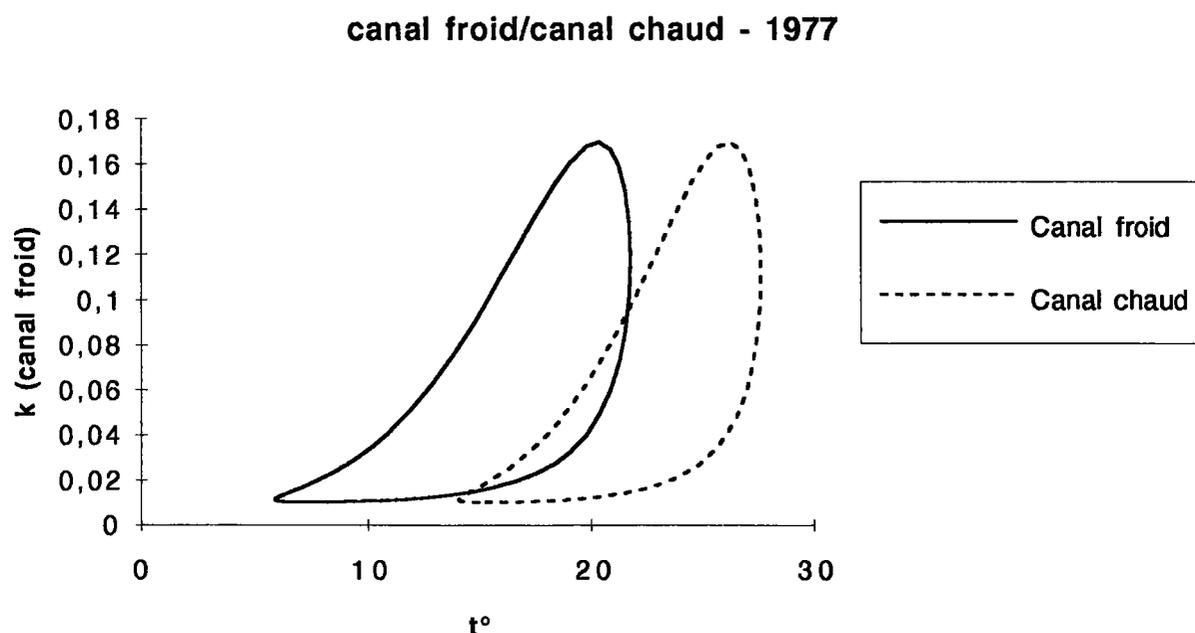


Fig. 26b - Analyse de la population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur échauffé en 1977

○ Mode = centre du cercle / Effectif = surface du cercle | Ecart - type

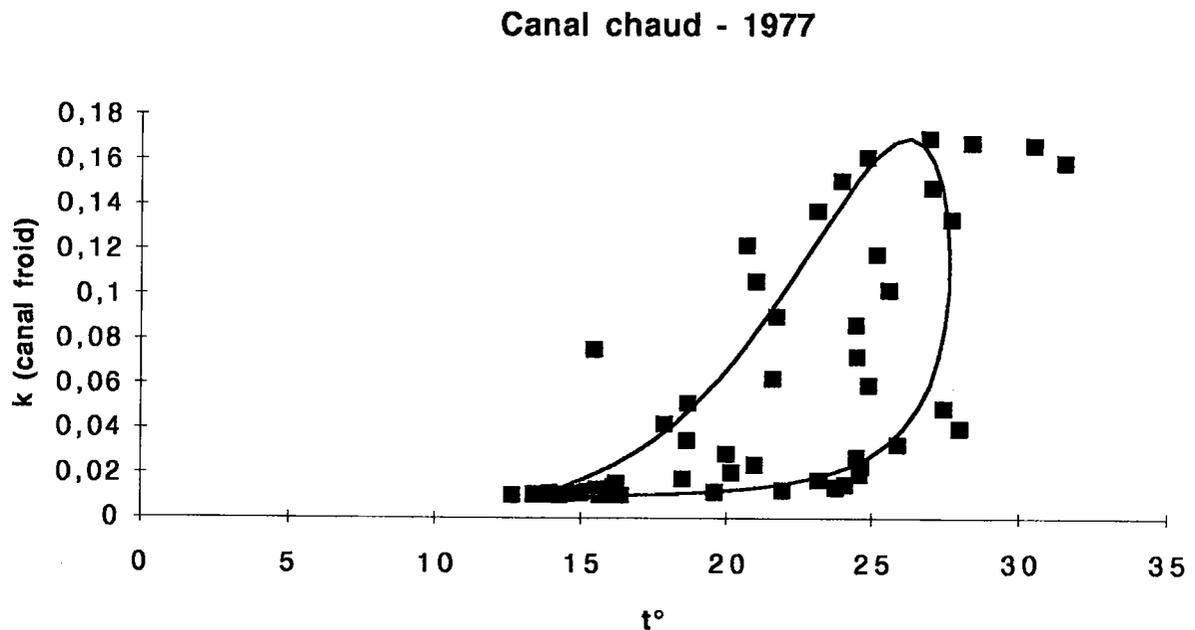
Le prélèvement suivant réalisé début juillet ne révèle pas de jeunes et les pontes ne sont plus présentes. Ce n'est que début août que le peuplement montre une cohorte d'individus (B) dont la taille moyenne va de 4,3 à 6,3 mm. L'analyse graphique permet de situer la période d'éclosion entre la 25ème et la 29ème semaine, c'est-à-dire la première quinzaine du mois de juillet, où les températures dépassent plusieurs fois les 30°C. La vitesse de croissance est estimée entre 1,4 mm/semaine et 1,8 mm/semaine, la température de l'eau oscillant entre 27 et 29°C dans cette période de croissance, qui se déroule sur la deuxième quinzaine de juillet. Ensuite, les prélèvements sont réalisés difficilement car le peuplement est clairsemé. Il semble que les individus les plus grands observés en début de saison disparaissent (par mortalité?). La cohorte des plus grands individus (A), dont la croissance est quasiment arrêtée, constitue alors la majorité des adultes normalement reproducteurs, mais aucune ponte n'est décelable. En septembre, des individus issus d'éclosions pré-estivales et estivales (B) viennent renforcer le groupe adulte, tandis qu'une certaine dispersion des tailles s'installe suite à cette dynamique qui fusionne plus ou moins des cohortes successives. C'est toutefois un peuplement composé d'une majorité d'individus dont la taille dépasse 7,5 mm qui est présent fin octobre. Ces individus sont tous nés dans l'année, soit en avril-mai pour la majorité, soit en juillet pour quelques-uns. Les plus petits individus de ce peuplement, issus des éclosions de juillet, ont une taille comprise entre 4 et 6 mm (C). Cette relative désorganisation estivale du peuplement se traduit par des fluctuations sensibles des modes (figure 26b page 92), indiquant un hiatus dans le recrutement. Tout au long de l'année, on peut noter une oscillation des modes qui traduit un recrutement discontinu dans la population. Les effectifs, plutôt stables jusque fin juillet, s'effondrent, et c'est un peuplement plutôt clairsemé qui aborde l'hiver suivant. La projection du modèle facteur de croissance  $k$  / température élaboré à partir des données acquises en secteur naturel peut être appliquée au secteur échauffé (figure 26c).

Figure 26c: Comparaison du modèle facteur de croissance  $k$  / température



Il ressort que ce modèle théorique obtenu à partir de  $k$  calculé en fonction de températures modélisées ne s'applique qu'assez imparfaitement aux points expérimentaux (figure 26d). Il y a une réponse de l'animal face aux modifications thermiques de son environnement, qui est de nature plus complexe qu'une simple adaptation de sa physiologie à l'augmentation de température par translation des paramètres.

Figure 26d: Application du modèle théorique  $k$  / température aux données acquises dans le canal échauffé - 1977



- ANNEE 2 (figure 27 page 98)

Un prélèvement réalisé en janvier révèle la présence d'une population où la majorité des individus a une taille de  $7,5 \text{ mm} \pm 1,5 \text{ mm}$ . Les plus petits animaux récoltés se situent à  $4,75 \text{ mm} \pm 0,5 \text{ mm}$ . La température de l'eau est  $14^\circ\text{C} \pm 0,5$  avec certains jours des maxima à  $15^\circ\text{C}$ . Pour cette population, la vitesse de croissance va de  $0,15 \text{ mm/semaine}$  à  $0,25 \text{ mm/semaine}$ . C'est début mars que les premières pontes sont observées et que la structure biométrique du peuplement est modifiée (figure 27a page 97). Des individus de taille comprise entre  $2,5$  et  $4,5 \text{ mm}$  sont récoltés, mais l'absence de pontes en janvier-février incite à penser qu'ils proviennent d'éclosions de la fin de l'été précédent. Dès le mois de mars, des pontes de plus en plus abondantes sont déposées jusque mi-avril, et c'est au début de la deuxième quinzaine de mai que l'on observe un très net rajeunissement du peuplement avec l'arrivée importante de très jeunes individus ( $T = 1,5 \text{ mm} \pm 0,5$ ). Parallèlement, les grands individus ( $T > 7,5 \text{ mm}$ ) semblent disparaître pour un grand nombre. De nouvelles pontes très abondantes sont à nouveau présentes à ce moment sur les surfaces dures. De nombreux jeunes s'observent jusque début juin, tandis que dans le peuplement, les individus de taille intermédiaire ( $4,5 \text{ mm} \pm 1,5$ ) sont de plus en plus nombreux.

Figure 27. Population du canal de rejet (secteur échauffé): ANNÉE 2 (1978)

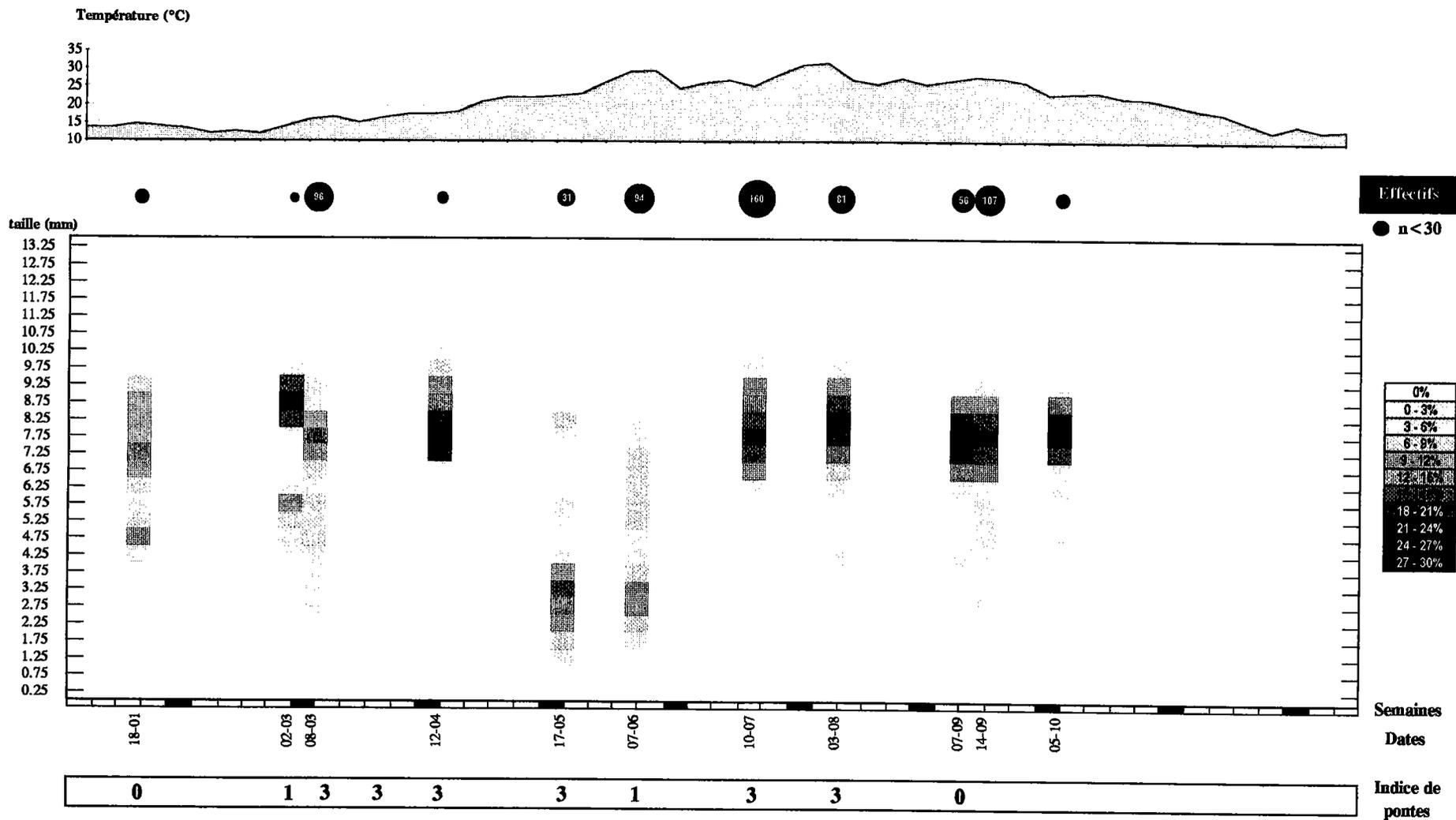


Fig. 27 - Population de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur échauffé en 1978

On est en présence d'une cohorte (A) d'éclosions au sein de laquelle deux vagues majeures plus ou moins continues sont discernables. Cela se traduit par deux modes correspondant aux jeunes et un mode correspondant aux adultes (figure 27b page 101). La vitesse de croissance évolue au sein de cette cohorte dans des limites comprises entre 1,2 et 1,4 mm/semaine. Durant cette période, la température de l'eau, qui était restée à 15-16°C jusque fin mars, évolue en avril jusqu'à 22°C, température atteinte à la fin du mois. C'est fin mai qu'un nouvel accroissement de température est observé, l'eau passant de 23 à 27°C, et en juin, la situation thermique se maintient avec des valeurs de l'ordre de 27°C ± 2. En juillet, les conditions thermiques fluctuent davantage, avec une légère baisse vers le 10 juillet, rapidement suivie d'une forte hausse à 30°C puis 35°C dans la deuxième quinzaine de juillet. Début août, les observations sur le terrain montrent une population homogène (figure 27b page 101) comme l'année précédente, composée en très grande majorité d'individus de taille supérieure à 7,5 mm, les plus petits individus repérables se situant à 3,75 mm. Les pontes, qui avaient fortement diminué en juin, sont à nouveau abondantes. La corrélation entre la lecture des histogrammes et l'observation de pontes plus ou moins abondantes semble indiquer sans ambiguïté que ce sont les individus les plus grands ( $T \geq 7,5$  mm) qui sont à l'origine de ces pontes. Si les premières pontes (mars-avril) sont issues d'adultes de l'année précédente qui semblent mourir ensuite, les pontes de juillet et août sont très vraisemblablement dues aux nouveaux adultes éclos courant mai et qui ont déjà atteint leur taille de maturité sexuelle. Cet état de fait se retrouve à nouveau début août. L'absence de très jeunes individus dans les récoltes, alors que des pontes potentiellement matures sont abondantes, est révélateur d'anomalies. Plusieurs hypothèses, qui d'ailleurs ne s'excluent pas, sont possibles. Fin juillet-début août correspond à une période où la température de l'eau est comprise entre 34 et 35°C, ce qui pourrait conduire soit à une détérioration des pontes, soit à une mortalité très forte des jeunes éclos, soit à l'éclosion suivie d'une migration des jeunes dans des secteurs moins échauffés. Cette dernière hypothèse est étayée par le fait que début septembre, cette absence anormale de jeunes a conduit à une exploration plus étendue du biotope permettant la découverte de nombreux jeunes plus profondément que d'habitude, dans des secteurs que je qualifie de microhabitats où la température de l'eau est inférieure de 1,5 à 2,5°C. Pendant cette même période du mois d'août, la température du milieu aquatique est descendue de 34 à 24°C pour remonter à 27°C, puis à 29°C mi-septembre. Il y a donc eu de fortes variations. En m'appuyant sur les données acquises, et bien qu'il n'y ait pas de prélèvements pour le confirmer, il est permis de corréler les pontes du mois de juillet avec des éclosions en août et les pontes du mois d'août avec les jeunes récoltés mi-septembre. Il ressort de cette extrapolation graphique (figure 27a page 100) que l'incubation des oeufs pourrait se faire en moins de 20 jours. La température moyenne de l'eau est de 28°C, et cette estimation est corroborée par les observations de PINEL-ALLOUL (1970) et de CHUNG PYUNG RIM (1984) (cf § 4.3.2.4.).

Figure 27a. Population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur échauffé en 1978  
(analyse en cohortes)

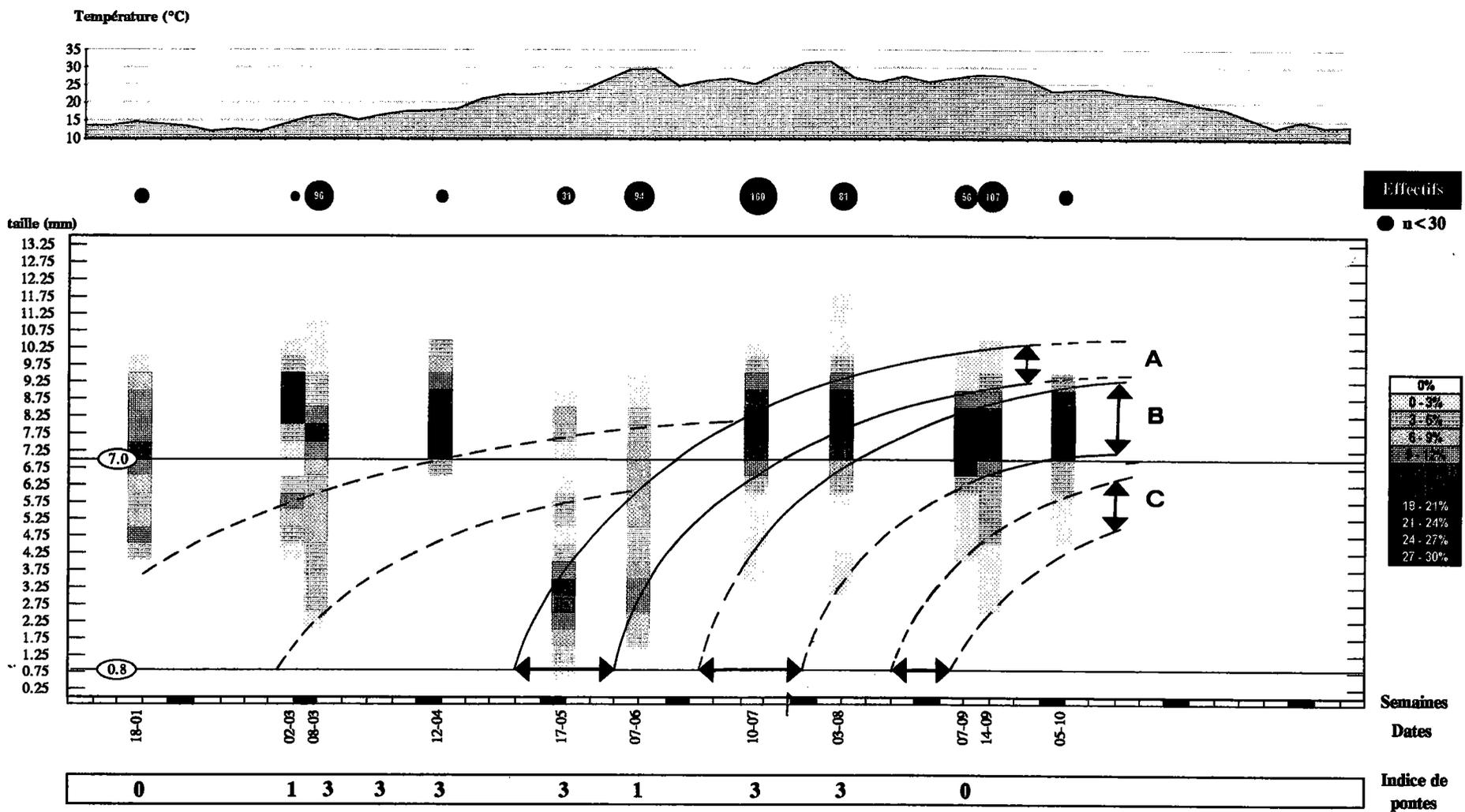


Fig. 27a - Population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en Secteur échauffé en 1978  
(Analyse en cohortes)

Figure 27b: Analyse de la population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur échauffé en 1978

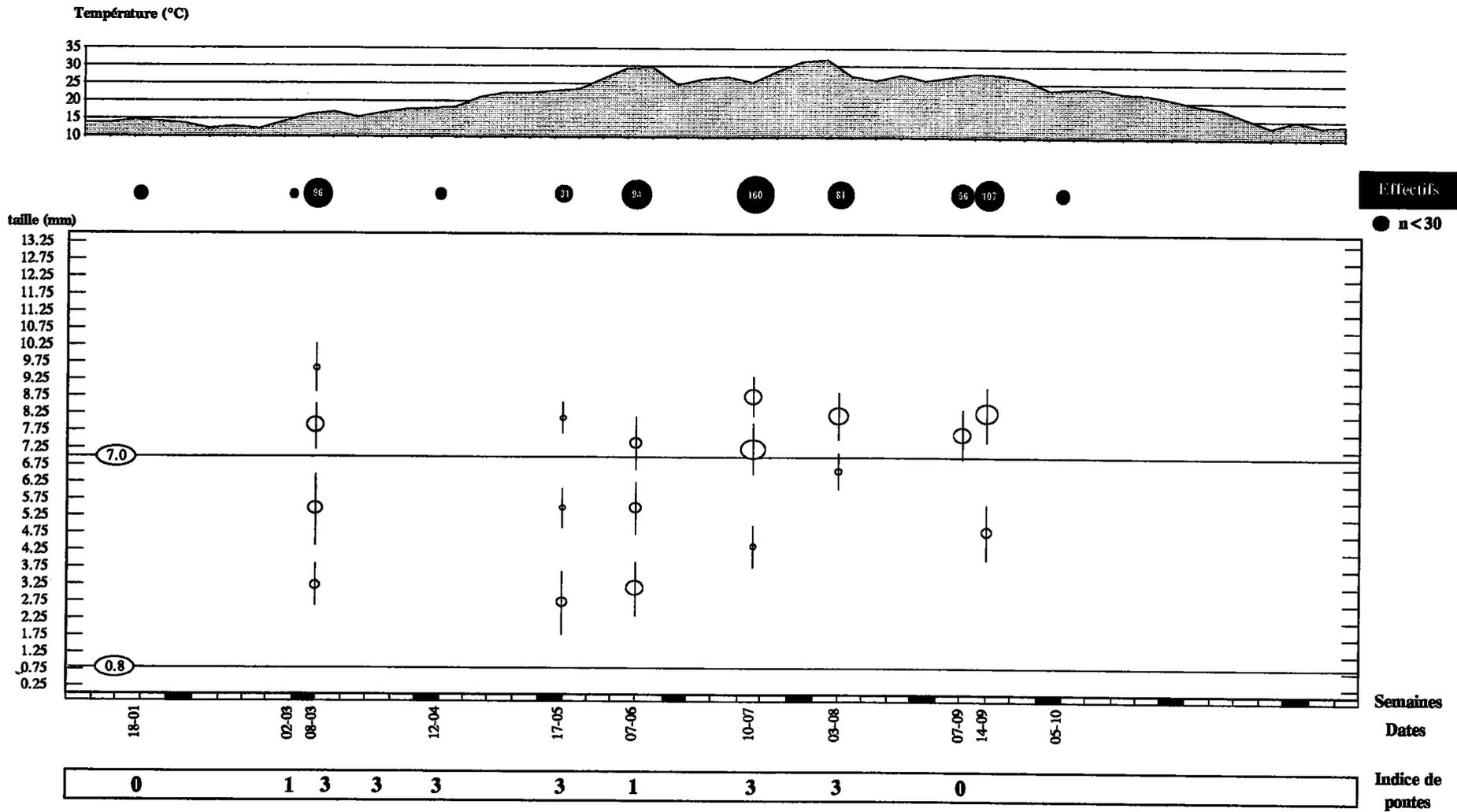


Fig. 27b - Analyse de la population de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur échauffé en 1978

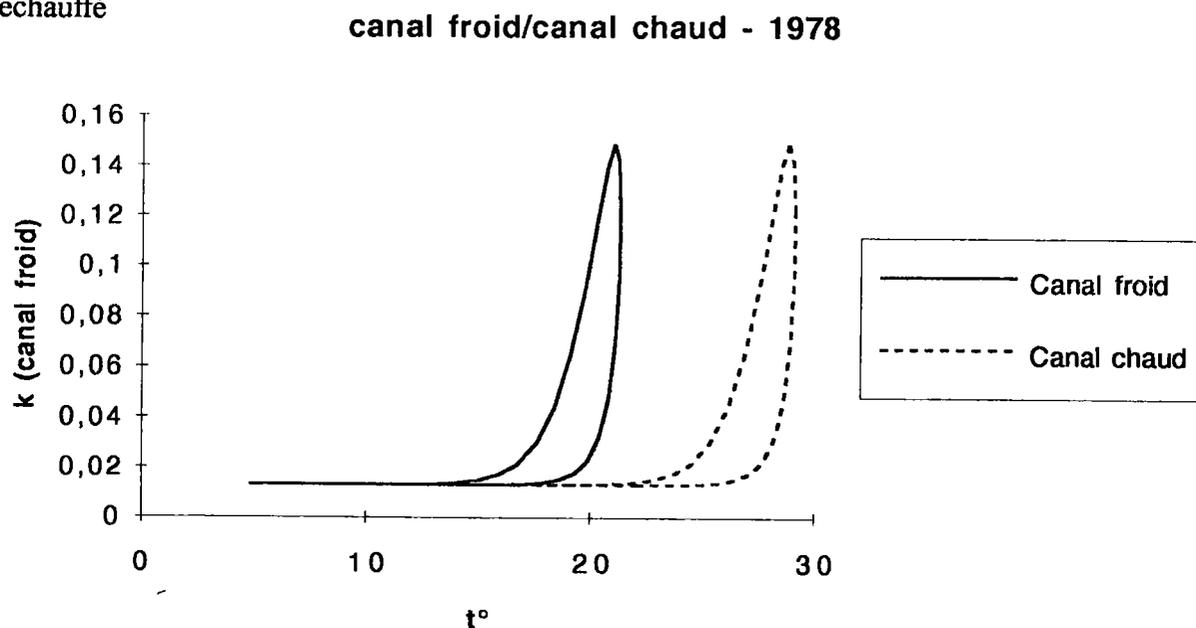
○ Mode = centre du cercle / Effectif = surface du cercle

| Ecart - type



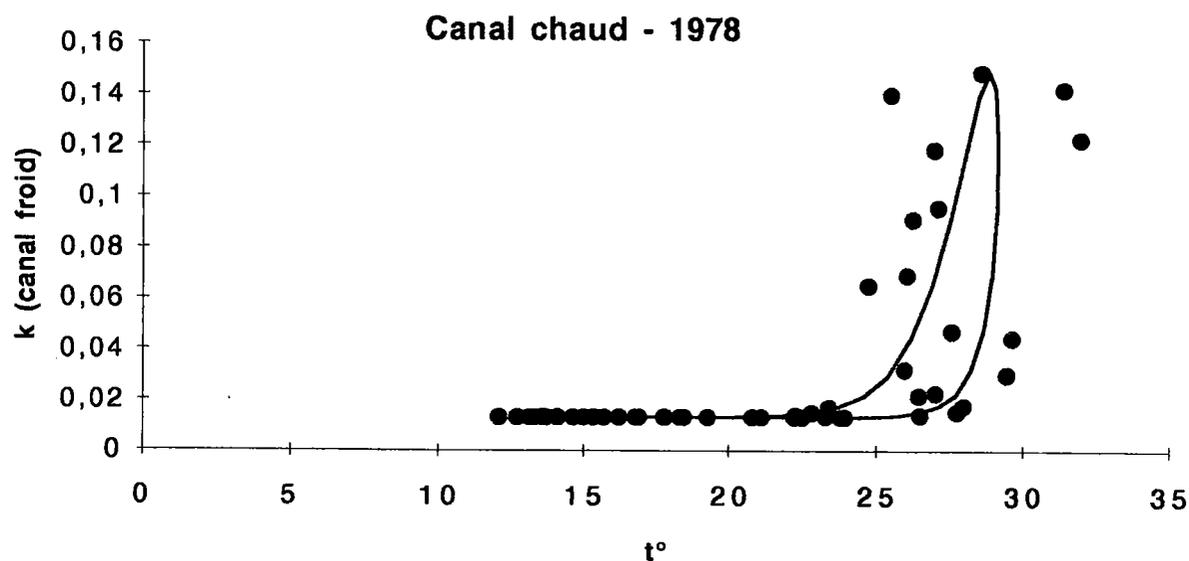
Alors que pour la première cohorte printanière (A), les faits sont clairement établis quelque soit l'année, il se reproduit en été la même incertitude quant aux premières étapes de la cohorte ou des cohortes estivales (B et C). Ce n'est qu'à la fin de l'été que les faits observables sont à nouveau plus convaincants. Il y a donc incontestablement des perturbations très sensibles de la population de *Bithynia* lorsque la température du milieu se situe à des températures de l'ordre de  $31^{\circ}\text{C} \pm 3$  comme cela s'observe en juillet-août. Cela se vérifie à nouveau si l'on applique le modèle de corrélation de  $k$  avec la température obtenu en secteur naturel (figure 28a) en 1978.

**Figure 28a:** Projection du modèle facteur de croissance  $k$  / température du milieu naturel en milieu échauffé



On constate (figure 28b) qu'il y a effectivement indépendance de  $k$  jusqu'à  $25^{\circ}\text{C}$ , mais qu'entre 25 et  $30^{\circ}\text{C}$ , la dispersion des points expérimentaux est telle qu'il est difficile de dire si la courbe tracée est réellement adaptée. Cela traduit à l'évidence une profonde perturbation de la dynamique de croissance face à l'échauffement.

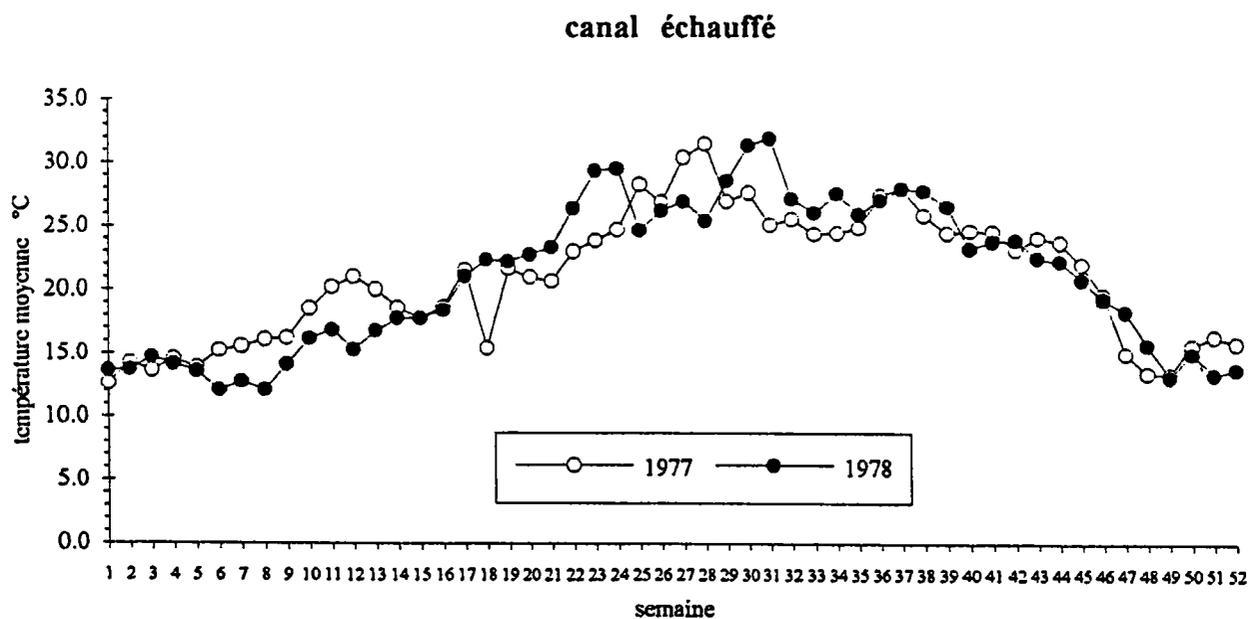
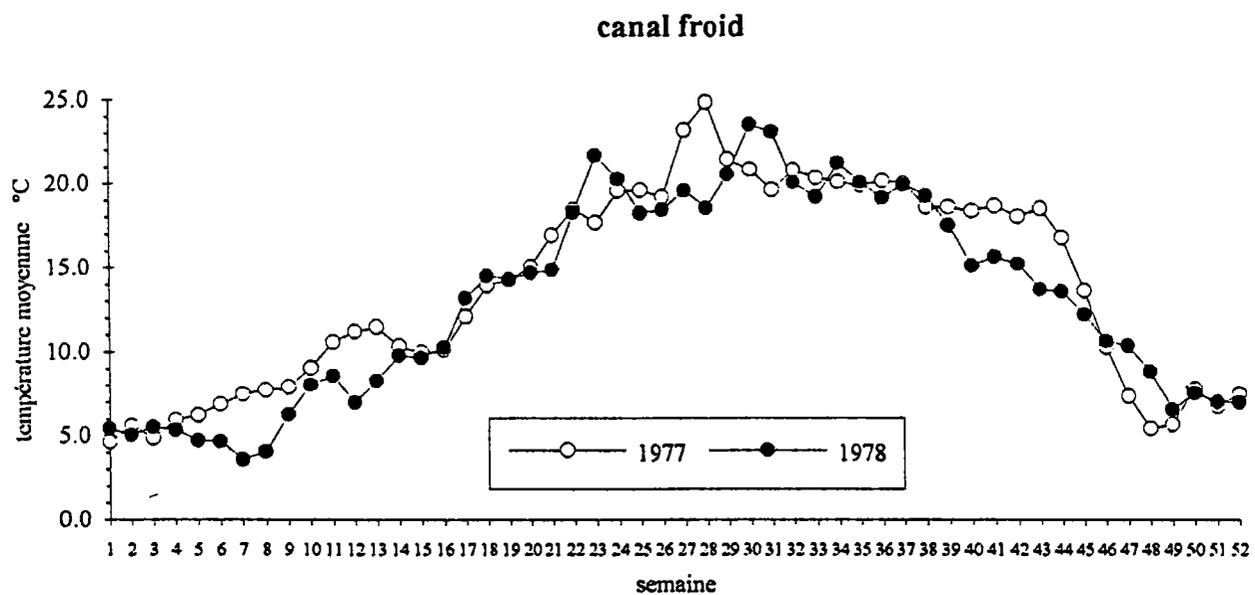
**Figure 28b:** Application du modèle facteur de croissance  $k$  / température en secteur échauffé en 1978



La comparaison des deux années d'étude permet de conclure à la présence d'une cohorte hivernale reproductrice dès mars. Cette cohorte qui tend à disparaître est à l'origine d'une vigoureuse cohorte printanière (A) composée de plusieurs "pulses". Les individus issus de cette cohorte assurent à leur tour une phase reproductrice. Cette cohorte d'avril-mai (juin) voit son hétérogénéité se restreindre sensiblement dès juin ou juillet en cours de croissance, conduisant à une cohorte adulte bien homogène. Cette homogénéisation peut découler de phénomènes de croissance stricte, mais elle peut aussi résulter d'autres mécanismes tels qu'une mortalité juvénile accrue, par exemple. A ce moment, la suite de la colonisation est plus cahotique et incertaine; ce n'est qu'une fois la saison la plus chaude écoulée que les faits sont à nouveau plus lisibles avec la présence de cohortes assez bien définies (B et C). L'analyse comparative de l'évolution sur les deux années montre une dynamique très comparable mais avec un retard d'environ trois semaines ( $\pm 0,5$ ) dans la succession des cohortes pour l'année 2.

L'analyse comparative des températures secteur naturel / secteur échauffé entre 1977 et 1978 (figure 29) montre qu'il y a en secteur échauffé un déficit permanent en 1978 par rapport à 1977 jusqu'à la 16ème semaine, soit mi-avril, reflet exact mais décalé de ce qui s'observe dans le secteur naturel non échauffé. La température moyenne passe rapidement de 15 à 18°C voire 20°C lors de l'année 1, alors que pendant l'année 2, la situation thermique évolue plutôt autour de 15°C voire un peu moins, avant de s'élever assez rapidement au-delà de 20°C après la 8ème semaine. En se référant aux observations dans le secteur naturel non échauffé (§ 5.4.1.3. et 5.4.1.4.), il est remarquable de constater qu'un décalage entre les deux années successives est observé dans les deux secteurs, aussi bien sur le plan thermique que sur le plan dynamique de population. Bien que les températures minimales soient de 13°C dans le secteur échauffé, le déficit observé l'année 2 au cours des quatre premiers mois de l'année semble être inducteur d'un retard biologique perceptible. Le passage de la température de l'eau de 10 à 20°C permet sans conteste l'activation biologique, mais avec une zone entre 10 et 15°C initiatrice de la reprise d'activité et une zone entre 15 et 20°C où les mécanismes biologiques s'expriment pleinement. Tant que le milieu ne dépasse pas un seuil que l'on peut estimer à 15°C, les phases reproductrices sont limitées, et ce n'est que lorsque les températures s'approchent plus des 18-20°C que ces mécanismes semblent atteindre leur optimum d'efficacité. Ensuite, lorsque les températures dépassent nettement les 25°C voire 30°C, de nombreuses anomalies apparaissent dans la dynamique de peuplement. C'est donc autant la variation de température que la valeur instantanée de la température qui semblent induire les mécanismes de reproduction.

Figure 29: Comparaison de températures en secteur naturel et en secteur échauffé entre 1977 et 1978



Comme pour le secteur naturel, j'ai essayé de réaliser une campagne de prélèvements sur une troisième année.

Cette troisième année montre des conditions climatiques printanières encore plus défavorables que l'année précédente (cf § 3.2.3. tableau 5b page 27), qui retentissent sur les deux milieux. A cela s'ajoute un arrêt de fonctionnement de la centrale du 13 au 21 mai qui induit un refroidissement sensible du milieu. Mais il semble que d'autres éléments interviennent, puisque très vite, la qualité de l'eau se dégrade fortement, les eaux stagnantes devenant fortement turbides et malodorantes dans le canal de rejet et la lagune. Enfin, le 21/5 est constaté une forte présence d'hydrocarbures qui est traitée rapidement semble-t-il avec des agents dispersants.

L'ensemble de ces conditions font que l'analyse de l'évolution du peuplement (figure 30) devient extrêmement difficile à interpréter. Si l'histogramme du 30/5 montre une structure simple et évidente avec une cohorte importante de très jeunes individus, celui du 14 juin et le suivant sont plus hétérogènes, rendant leur exploitation beaucoup plus aléatoire. Un calcul de vitesse de croissance peut par exemple indiquer 2,75 mm/semaine, ce qui est impossible à priori, ou 1,25 mm/semaine, qui correspond aux observations et estimations des années précédentes. La suite des prélèvements montre un effondrement du peuplement, où seuls les plus grands individus semblent survivre. Il faut attendre fin août pour retrouver un semblant de colonisation autorisant un prélèvement à peine exploitable. Dans ce dernier prélèvement, l'esquisse de distribution bimodale suggère la présence de deux cohortes. L'effectif encore réduit du prélèvement ne permet pas de calculs fiables et significatifs.

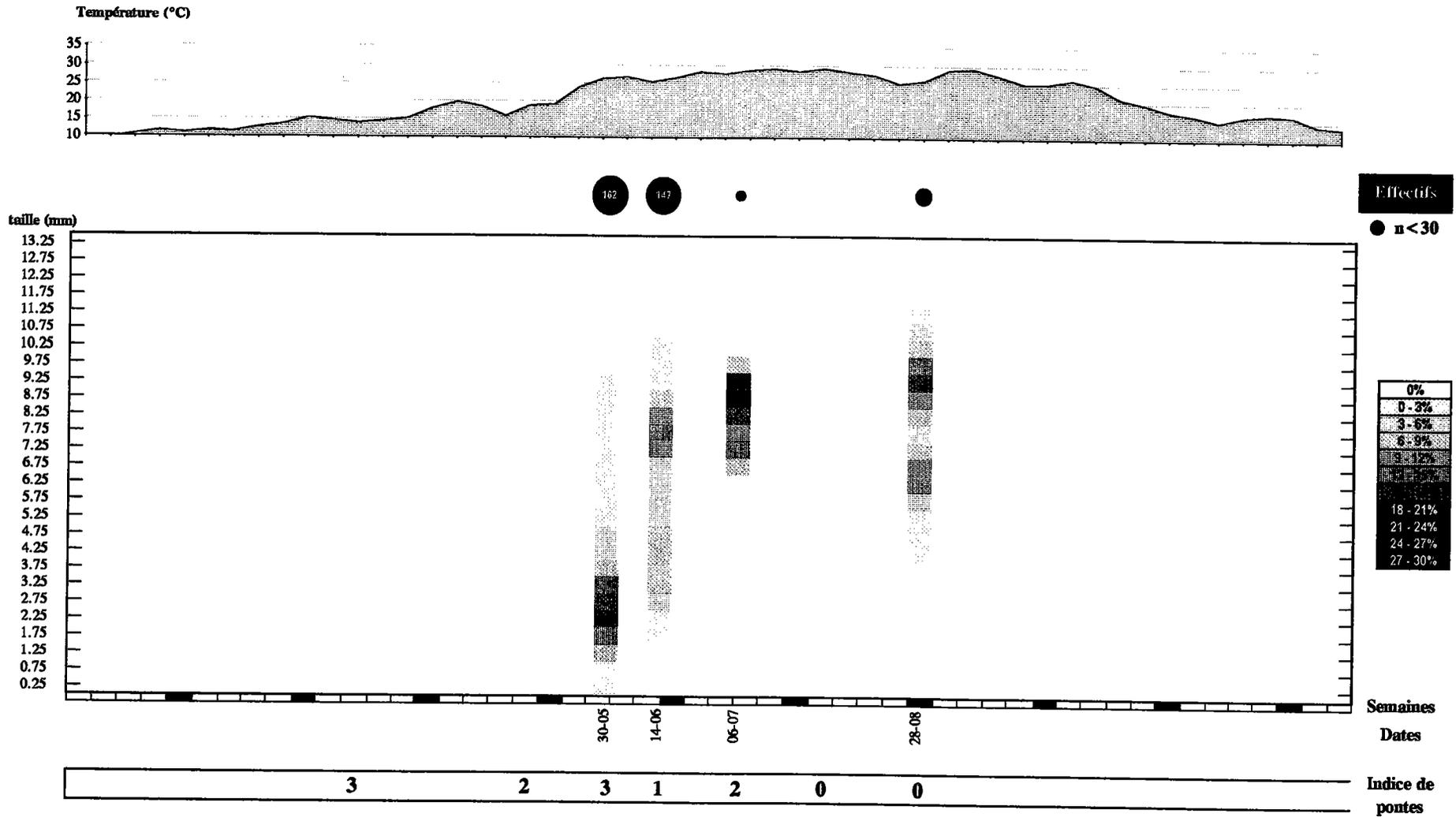


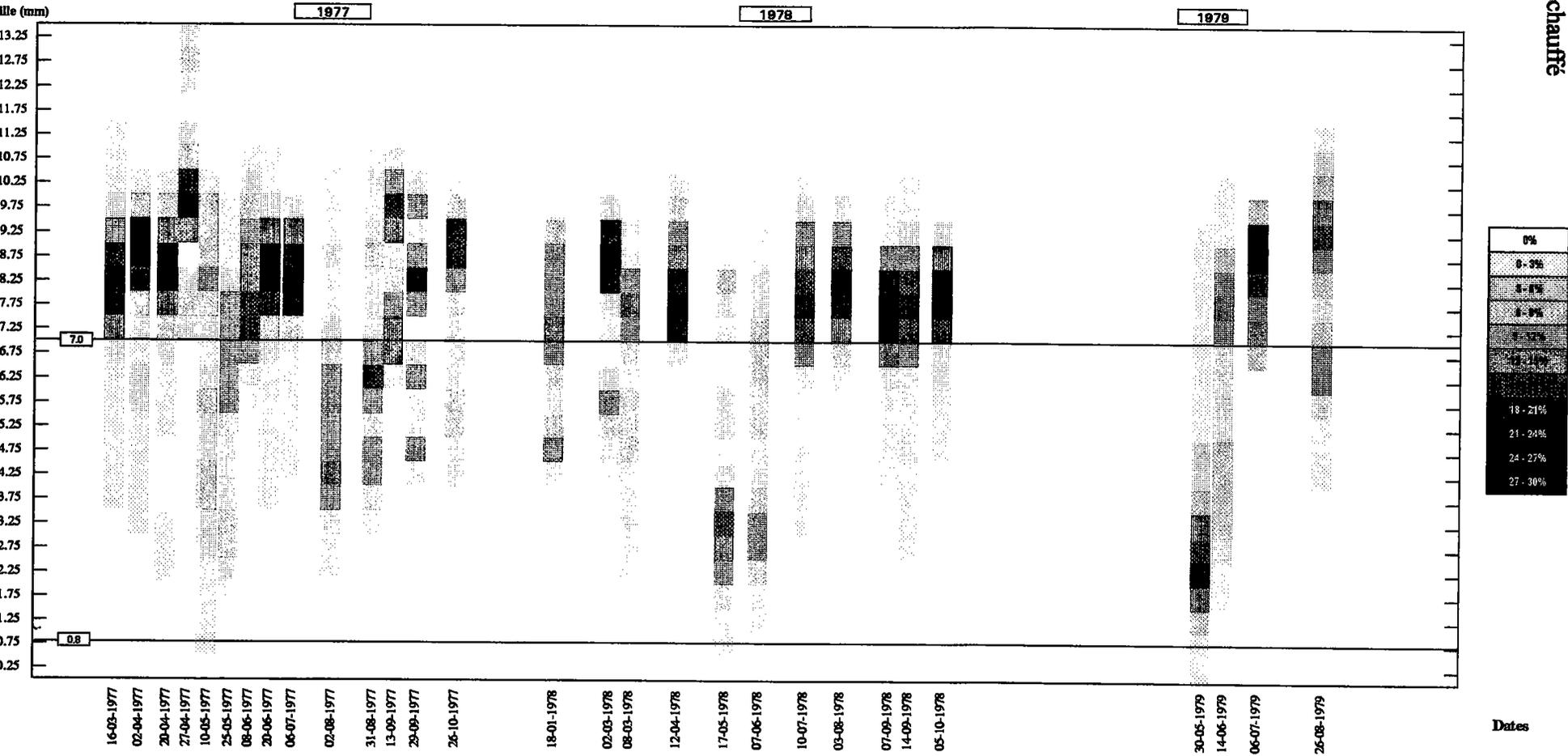
Fig. 30 - Population de Bithynia tentaculata à La Maxe en Secteur échauffé en 1979

La conclusion de cette troisième année de campagne en secteur échauffé est tout à fait parcellaire. L'apparition de la cohorte printanière est concordante avec les enseignements des années précédentes, et le retard thermique constaté induit un retard d'éclosion des jeunes qui n'apparaissent que fin mai. L'activité de ponte des adultes présents dès le début de l'année (il n'y a pas de prélèvement, mais seulement des observations) permet une dépose de pontes abondantes de la fin mars à la fin mai. Il semble ensuite qu'il faille conclure à une forte mortalité des jeunes, suite aux pollutions accidentelles mentionnées (et peut-être aussi à l'échauffement rapide du milieu, qui passe de 16 à 29°C durant le mois de mai). Ce n'est que début juillet que de nouvelles pontes sont observables, avec un peuplement clairsemé d'adultes. Durant cette troisième année, *Bithynia tentaculata* présente donc une dynamique de colonisation très perturbée malgré sa grande tolérance aux conditions du milieu.

#### 5.1.4.6. Analyse pluriannuelle du peuplement en secteur échauffé

La figure 31 (page 108), reprenant l'ensemble des populations observées en secteur échauffé, permet une analyse pluriannuelle. Il en ressort que c'est fin avril ou courant mai qu'apparaît la nouvelle cohorte issue d'éclosions printanières, selon la rigueur des intempéries printanières. L'apparition de la cohorte suivante est plus diffuse et se déroule dans le courant des mois de juillet et d'août. La vitesse de croissance de la génération qui débute l'année et achève sa maturation se situe entre 0,1 mm et 0,6 mm/semaine, tandis qu'elle passe à 1-1,3 mm/semaine pour la génération estivale, cette vitesse étant maximum après l'éclosion et tendant vers 0 au fur et à mesure du refroidissement automnal.

Figure 31: Comparaison pluriannuelle du peuplement de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur échauffé



Evolution pluriannuelle du peuplement de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en Secteur échauffé

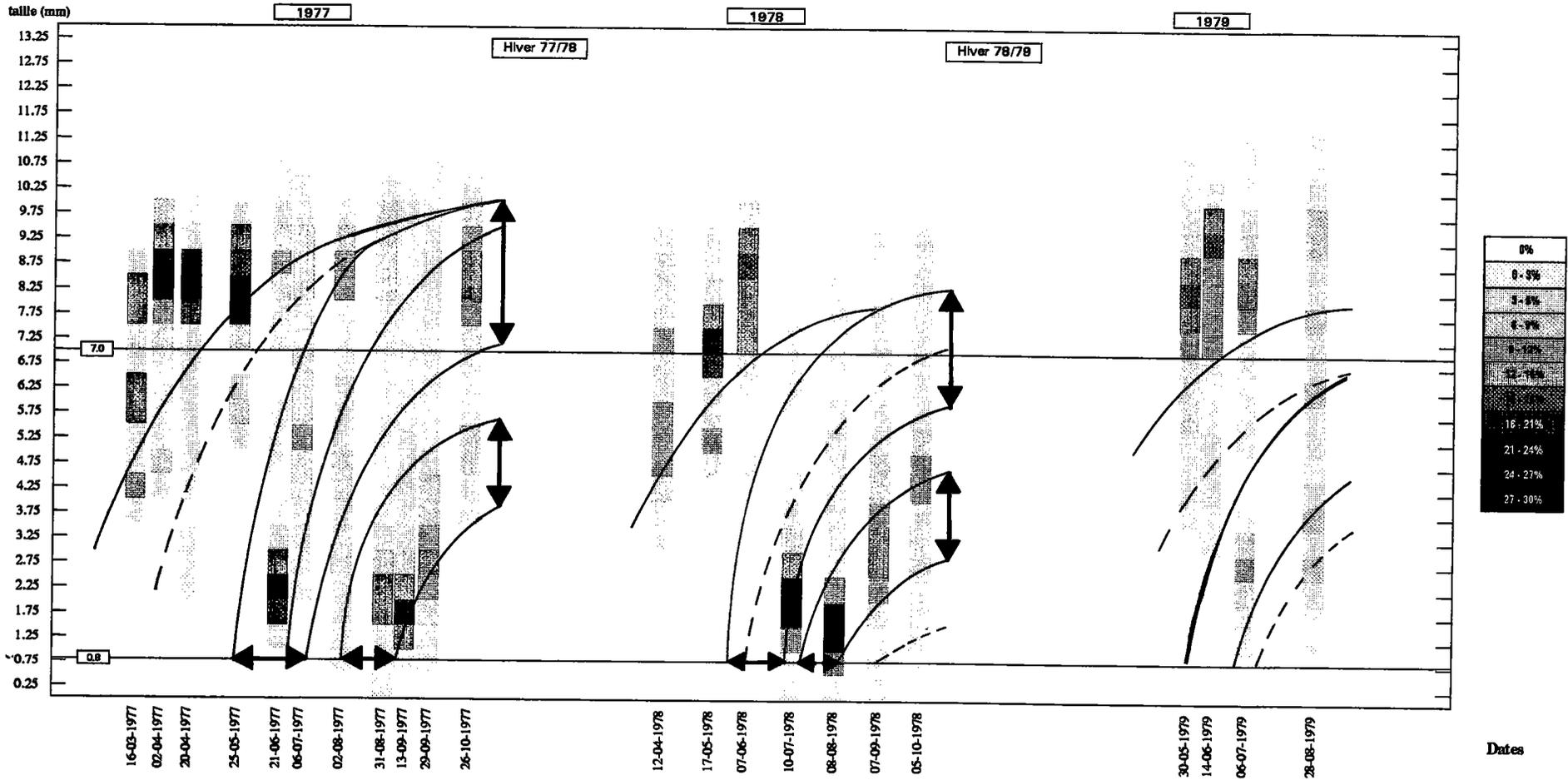
### 5.1.5. Comparaison des observations en secteur naturel et en secteur échauffé

#### 5.1.5.1. Evolution des populations et croissance

L'examen de la succession des cohortes en secteur naturel (figure 32 page 110) montre que la première génération de l'année apparaît courant juillet, éventuellement juin si les conditions printanières sont favorables, alors qu'en secteur échauffé (figure 33 page 111), cette même première nouvelle génération apparaît dès avril-mai selon les aléas de la météorologie. Selon les conditions météorologiques estivales plus ou moins stables et favorables quelque soit le milieu, c'est tout ou partie de cette première cohorte qui peut atteindre la taille de maturité sexuelle (7 mm) avant l'hiver, certains individus étant matures dès le mois d'août. En milieu naturel, la deuxième génération de l'année est discernable en août-septembre. Elle aborde l'hiver avec une taille moyenne de l'ordre de 4-5 mm. En secteur échauffé, c'est la température estivale qui est le facteur limitant pour cette deuxième cohorte. Si les conditions thermiques ne sont pas trop excessives, à savoir plus proche de 25°C que de 30°C, la deuxième cohorte apparaît dès juillet-août, et l'ensemble ou presque du peuplement atteint la taille de maturité sexuelle avant l'hiver. Si, au contraire, des maxima à 30-35°C sont fréquents, l'activité reproductrice est réduite et ce n'est qu'en août-septembre qu'une nouvelle cohorte est réellement bien marquée. Celle-ci aborde l'hiver avec une taille qui approche de celle de la maturité sexuelle pour la majorité des animaux. Néanmoins, une fraction non négligeable d'individus voit sa taille limitée à 4-5 mm au début de la saison hivernale. C'est ce que l'on observe en 1978.

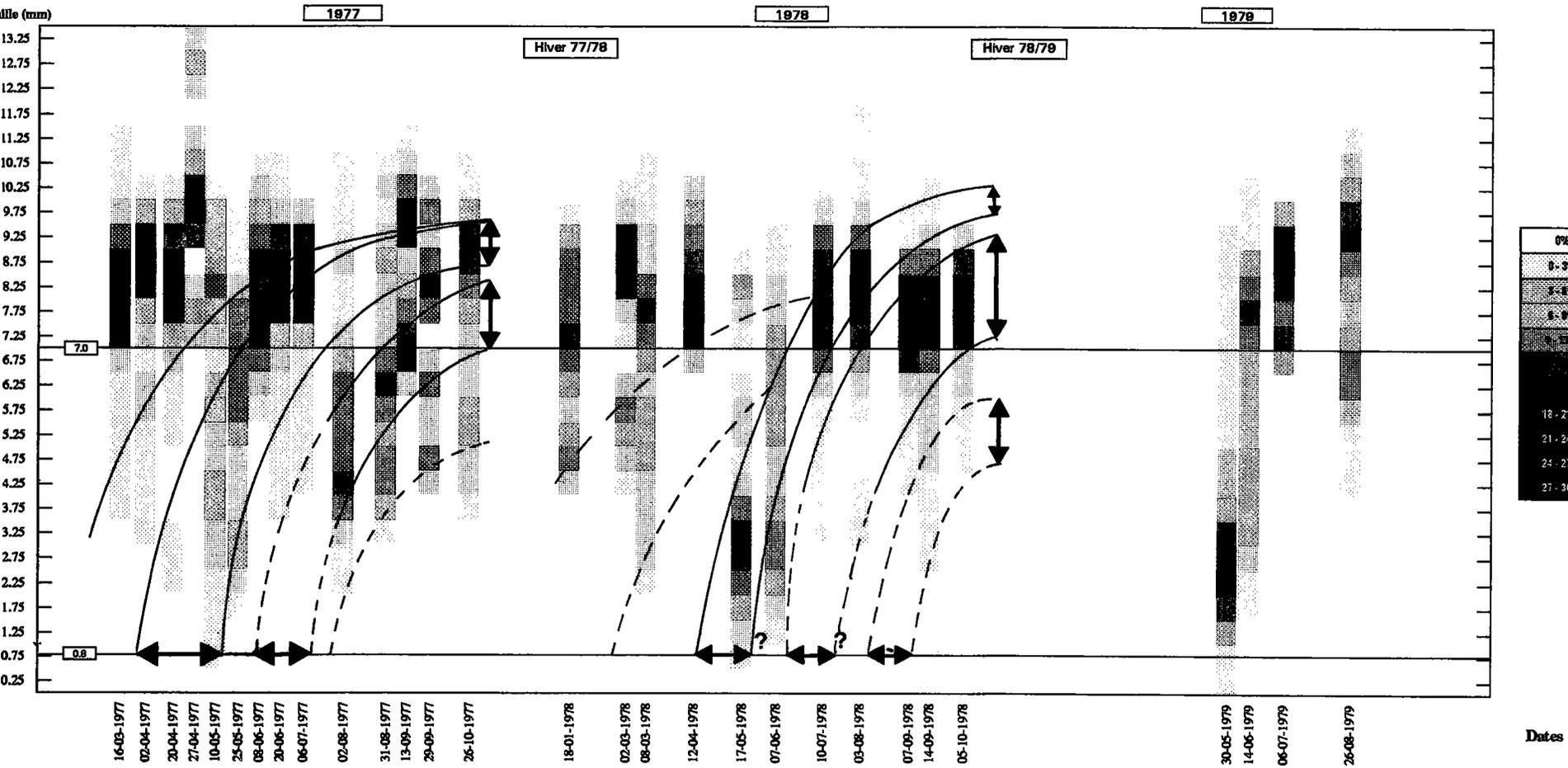
Un deuxième aspect remarquable de la dynamique de population en secteur naturel ou en secteur échauffé est constitué par l'évolution de l'hétérogénéité des tailles au sein de la première cohorte majeure. En secteur naturel, la cohorte qui prend naissance en juillet est de structure complexe; elle est issue d'une phase d'éclosions étendue dans le temps, et l'hétérogénéité de taille qui en résulte demeure sur le reste de l'année. Dans le secteur échauffé, au contraire, pour la cohorte d'avril-mai, on observe que l'hétérogénéité de taille liée aux éclosions successives se réduit rapidement très sensiblement avec la maturation des individus de la cohorte. Ainsi, c'est une population d'adultes, très homogènes en taille, qui constitue les géniteurs potentiels de juillet, bien qu'ils aient parfois plus d'un mois d'âge de différence. En deux mois de croissance rapide pour les derniers nés, l'écart de taille avec les aînés se réduit sensiblement, réduction d'écart de taille facilitée également par l'arrêt de croissance des individus premiers nés de la cohorte. On peut ainsi chiffrer la vitesse de croissance optimale (premiers stades) et le temps mis pour passer de 2 à 7,5 mm selon la température (tableau n°21).

Figure 32. Evolution pluriannuelle du peuplement de *Bithynia tentaculata* à La Maxe, en secteur naturel



Evolution pluriannuelle du peuplement de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en Secteur naturel

Figure 33: Evolution pluriannuelle du peuplement de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en secteur échauffé



Evolution pluriannuelle du peuplement de *Bithynia tentaculata* à La Maxe en Secteur échauffé

Tableau n°21: Vitesse de croissance et temps de croissance de 2 à 7,5 mm

Temps en semaines pour passer de 2 à 7,5 mm Température de l'eau	Secteur naturel	Secteur échauffé	Vitesse de croissance moyenne (mm/semaine)	Evolution de la taille
10-15°C	-	-	0,1 à 0,7	de 4 à 7 mm
15-20°C	7	-	0,6	
20°C ± 2	-	6-7	-	
20-25°C	4	5	1,2-1,5	de 1,5 à 5 mm
25-30°C	-	6	1,5-1,8	

Il ne m'est pas possible de donner un chiffre significatif pour chaque plage de températures, car dans la nature, l'évolution thermique du milieu est suffisamment rapide et ne permet pas le maintien de cette plage de températures assez longtemps pour en déduire dans tous les cas une évaluation correcte du temps de croissance correspondant. On remarque néanmoins que pour des plages thermiques équivalentes, les résultats observés sont du même ordre dans chacun des deux milieux étudiés, mais sans être identiques, ce qui traduit bien la complexité des interactions saisonnières dans la nature (nutrition, prédation, photopériode, ...).

Un troisième élément remarquable de la colonisation par *Bithynia* du milieu naturel ou du milieu échauffé est la densité du peuplement. Etant donné le mode de récolte par effort de prospection régulière, et non par unité de surface, il ne m'est pas possible d'indiquer une densité d'individus par unité de surface. Néanmoins, en référence à l'effort constant de collecte, les chiffres d'effectifs récoltés sont très significatifs (tableau n°22).

Tableau n°22: Effectifs de population collectés

C: nombre de collectes

E: Effectifs récoltés

	1977		1978		1979	
	E	C	E	C	E	C
Secteur naturel	1317	10	1028	7	149	4
Secteur échauffé	741	13	691	11	345	4

On constate que, sur les deux années d'exploration complète, le secteur échauffé révèle un peuplement presque deux fois moins abondant qu'en secteur naturel. La troisième année est à prendre en compte avec prudence, compte-tenu des aléas climatiques et techniques qui ont perturbé les prospections (§ 3.2.4.). Cette diminution de la population en secteur échauffé est également signalée par VAILLANCOURT et COUTURE (1975a, b) et VAILLANCOURT *et al* (1976) dans le Saint Laurent, à l'aval de la Centrale de Gentilly (Québec). A La Maxe, les causes de cette moindre densité sont certainement multiples. La mortalité accrue est vraisemblable tant au niveau

des oeufs, des jeunes que des adultes, cet effet de la chaleur est évoqué fréquemment dans de nombreuses publications. L'impact de la prédation estivale n'est pas très différent en secteur échauffé et en secteur naturel. Vraisemblablement, compte-tenu de l'échauffement du secteur de rejet, qui a plutôt un effet répulsif pour la faune piscicole, cette prédation est peut-être même plus réduite en secteur échauffé. Il n'en est pas de même en hiver où poissons et oiseaux sont très abondants sur et dans la "lagune". Peut-être que la prédation hivernale accrue en secteur échauffé, relayée par une mortalité accrue estivale peut expliquer cette densité déprimée dans ce secteur. Par ailleurs, dans cette analyse globale, il faut souligner un autre aspect important de ce peuplement. En secteur naturel, la différence de densité du peuplement entre le printemps et l'été est considérable (cf figures 14 et 16) alors qu'en secteur échauffé, il y a une certaine régularité dans une densité moyenne qui dure à peu près tout au long de l'année (cf figures 26 et 27).

Ceci ne correspond pas, bien sûr, à ce que l'on observe en 1979, qui est une année tout à fait atypique. On peut donc dire, à la vue des effectifs présents en 1977 et en 1978, qu'il y a dans le secteur naturel une saison favorable très marquée alors qu'en secteur échauffé, il semble régner tout au long de l'année un ensemble de conditions, favorables pour les unes, défavorables pour les autres, et que la sommation de ces diverses conditions conduit à une sorte d'écrêtement partiel des pics et des creux de population.

Enfin, en quatrième point, on remarque en 1977 et 1979 qu'en milieu naturel (figure 32 page 110), le plus souvent les populations ont une structure bimodale, alors qu'en 1978, il y a une nette tendance à l'unimodalité. Il est possible d'expliquer ce résultat en admettant une cohabitation de plusieurs générations en 1977 et 1979, alors qu'en 1978, il y a une forte mortalité des adultes après la reproduction. Cette alternance de type de distribution de population pourrait s'expliquer si à une population de longévité de 18 mois succède une génération de longévité de 12 mois. Cette hypothèse de durée de vie, variable selon les années, est avancée par VINCENT et GAUCHER (1983), VINCENT et LETOURNEAU (1985), et VINCENT et HARVEY (1985).

En milieu échauffé (figure 33 page 111), on retrouve une alternance assez sensible de distribution de population unimodale et bimodale. Toutefois, cette alternance ne revêt pas ici un rythme annuel mais plutôt infra-annuel. L'espérance de vie d'une génération semble donc comprise entre un minimum de 3-4 mois pour les animaux nés en début de la période de reproduction (mai), et un maximum d'un peu moins d'un an pour ceux nés en fin de période de reproduction (septembre-octobre) et qui subsistent après l'hiver.

L'analyse d'une population par classes d'âge est possible à l'aide des stries de croissance (VINCENT et VAILLANCOURT, 1981), mais la publication de cette méthode est postérieure à mes observations. De plus, en milieu échauffé, la température hivernale minimale est de 14-15°C et les stries ne sont pas exploitables selon ces auteurs.

Enfin, l'interprétation de ce que VINCENT et VAILLANCOURT (1981) appellent stries de croissance pose le problème de l'origine et de la nature biologique de ces stries auxquelles YOUNG

(1975) n'attribue pas une valeur annuelle, mais simplement une indication de pause dans la croissance en réponse au froid, ce que contestent VINCENT et VAILLANCOURT (1981). BOYCOTT (1936 *in* LILLY 1953) parle quant à lui de marques d'accroissement sans autres précisions lui permettant d'évaluer l'âge des individus.

Même sans l'aide des stries d'accroissement, il est possible à partir d'un histogramme de distribution de taille d'évaluer l'âge d'une cohorte si la dynamique de population est bien cernée. C'est dans ce cas que la modélisation mathématique devient un outil précieux, permettant d'atténuer voire de lever certaines ambiguïtés ou incertitudes. Il semble bien que dans le cas du site étudié, on soit en présence d'une alternance de générations 12/18 mois en milieu naturel et 3-4/8-10 mois seulement en milieu échauffé.

#### 5.1.5.2. Pause hivernale - migration

En périodes hivernales, les prélèvements dans le milieu naturel sont très difficiles (gelées, neiges, crues). Chaque fois que l'exploration a été possible dans les zones habituellement colonisées le reste de l'année par *Bithynia*, elle s'est révélée infructueuse dans le secteur non échauffé. L'absence d'individus dans les zones superficielles correspond soit à leur disparition complète (mortalité), soit à une migration vers le fond.

Ce phénomène de migration signalé par VAN DER SCHALIE (1973) pour *Lymnaea stagnalis* est souvent évoqué pour *Bithynia tentaculata* (LILLY, 1953 ; MATTICE, 1972 ; LODGE, 1975 ; LACOURSIERE *et al*, 1975 ; VINCENT *et al*, 1981). En hiver, *Bithynia* migre vers les fonds meubles où son enfoncement dans le substrat mou est possible comme l'a montré YOUNG (1975). Ce n'est qu'au réchauffement printanier que la montée vers les macrophytes et les pierres sous la surface se fait pour assurer la ponte. VINCENT et LACOURSIERE (1977) signalent des exemplaires de *Bithynia* jusqu'à 12 m de fond. Par contre, SCHÄFER (1953b) n'indique pas de population au-delà de 2,50 m. La profondeur du canal de prise d'eau qui constitue le milieu naturel de référence à la Maxe est de 2 m environ et la migration vers le fond est une hypothèse plausible mais qui n'a pas été testée. En milieu naturel (figure 32 page 110), le peuplement plus ou moins hétérogène en taille avant l'hiver se retrouve peu modifié à la sortie de l'hiver. Une reprise de croissance printanière conduit à une population homogène en taille, apte à la reproduction (accouplement et ponte) à partir d'avril-mai. Cette évolution tendant à l'uniformisation de la taille des individus à partir du mois d'avril est bien visible sur la figure 32, entre avril et mai 1978. La reprise de croissance post hivernale s'amorce lorsque la température de l'eau dépasse 10°C et cette croissance devient nettement sensible à partir de 15-16°C.

En secteur échauffé la situation est différente. La figure 33 (page 111) montre qu'à l'entrée de l'hiver (26.10.77 et 05.10.78) on est en présence d'une population plus homogène surtout en 1978, constituée d'individus de grande taille, sexuellement adultes ou presque.

Durant l'hiver 77/78, au voisinage de la surface, j'observe le maintien d'une partie de cette population constituée de grands individus. La croissance hivernale est faible voire nulle, mais reprend vigoureusement dès que la température de l'eau passe au-dessus de 15-16°C, soit dès février. Ainsi, dès les premiers mois de l'année, cette population est apte à la reproduction mais semble affectée d'une forte mortalité ensuite.

En secteur échauffé, si certains individus migrent vers le fond, cela ne concerne qu'une fraction plus ou moins réduite de la population, et notamment les plus jeunes individus. Dans ce cas, le gradient de température n'est pas le facteur déclenchant la migration puisque les températures sont régulières et homogènes verticalement (cf § 3.2.1.) voire légèrement plus fraîches vers le fond. La différence de comportement entre jeunes et adultes est également relatée par VINCENT et LETOURNEAU (1985) qui indiquent que les jeunes sont plus sensibles aux contraintes thermiques alors que la vitesse du courant semble plus déterminante dans la distribution des adultes.

Il reste que dans les deux milieux, c'est une population homogène en taille qui assure le début de la ponte, homogénéisation pré ou post-hivernale en milieu naturel et plutôt pré-hivernale en secteur échauffé.

#### 5.1.5.3. Paramètres synergiques ou antagonistes de la température

##### - Ressources alimentaires

La quantité de phytoplancton, qui est la principale nourriture de *Bithynia*, évolue de manière sensiblement cyclique, en fonction des paramètres climatiques. Les études de divers auteurs (AFEE, 1980) concordent toutes pour indiquer que l'optimum de développement phytoplanctonique se situe vers 25°C dans l'eau.

Sur le site de la Maxe, le temps de transit de l'eau échauffée n'est pas suffisant pour modifier le phytoplancton présent (SADROLASCHRAFFI, 1980) (cf § 3.3.), et de plus, il existe un risque de détérioration des structures cellulaires du phytoplancton.

Il y a donc dans le canal échauffé (rejet) un milieu aquatique qui a des caractéristiques thermiques d'une part, et des ressources alimentaires d'autre part, qui sont en dysharmonie par rapport aux équilibres naturels saisonniers.

Au printemps, la population de *Bithynia* du canal échauffé se trouve être à un optimum thermique de croissance de type estival, mais avec les ressources alimentaires correspondant au début du printemps. Cet aspect de l'impact des rejets thermiques est déjà souligné par

VAILLANCOURT *et al* (1975a,b), mais il reste que ses conséquences sont difficiles à quantifier précisément. La vitesse de croissance des individus qui se développent en milieu échauffé ne semble pas a priori affectée par l'hypothétique limitation alimentaire printanière d'origine phytoplanctonique. En effet, le niveau d'eutrophisation de la Moselle (cf § 3.3.) est tel qu'il est peu probable que le phytoplancton soit limitant. Enfin, même en période de disette relative, des mécanismes physiologiques de compensation peuvent se mettre en place, avec ajustement de la prise de nourriture (TASHIRO, 1982) et optimisation de l'anabolisme au niveau cellulaire. Le double mode d'alimentation de *Bithynia tentaculata* (broutage et filtrage) (cf § 5.2.3. et § 2.3.) pourrait dans ce cas être une adaptation intéressante qui permettrait d'expliquer l'absence d'effets marqués.

En été, le peuplement du milieu naturel se développe au moment où les conditions thermiques et les potentialités du réservoir alimentaire sont en harmonie pour assurer le plein développement de tous les individus de ce secteur non soumis à l'échauffement par les rejets. En revanche, la population estivale du secteur échauffé, qui dispose du même potentiel alimentaire, se trouve dans des conditions thermiques limitantes qui approchent et même dépassent assez souvent 30°C. Des maxima à 35°C sont enregistrés plusieurs fois en 1978. Ces conditions peuvent expliquer en partie au moins (cf §5.1.5.1.) les plus faibles effectifs observés systématiquement en milieu échauffé.

Si les conditions thermiques et physico-chimiques sont très homogènes dans les masses d'eau circulant aussi bien dans le canal de prise que dans celui de rejet (VIVARELLI, 1977), il n'en est pas exactement de même au niveau des berges. Les mesures de température que j'ai effectuées dans l'eau entre les pierres montrent qu'il peut y avoir des écarts thermiques de l'ordre de 1-1,5°C par rapport à l'eau circulante. C'est dans le canal de rejet à l'entrée de la lagune que cet effet est le plus sensible. Il se développe ce que l'on peut appeler des microclimats de rives. Lorsque l'eau circulante accuse 29 ou 30°C, il peut se former des secteurs microclimatiques en bordure à 30 ou 31°C. On aboutit donc à de véritables microclimats surchauffés dans certains empierrages, or ce sont les zones de colonisation préférentielles et quasiment uniques pour le benthos dans ce canal. Mais il peut aussi se former des microclimats plus favorables.

Il est donc très probable que dans le milieu échauffé, ce sont les dysharmonies entre la température de l'eau et les autres composantes (biologiques et abiotiques) du milieu qui sont la cause principale à l'origine de la dynamique de population particulière observée dans ce secteur.

#### - Compétition interspécifique

Les études de ce type concernant *Bithynia* sont assez peu nombreuses. C'est celle d'HARMAN (1968) qui est la plus exhaustive sur l'aspect de la compétition-domination et

colonisation.

L'introduction de *Bithynia* sur le continent Nord-Américain via le St Laurent vers 1871 (BERRY, 1943 in HARMAN, 1968) a provoqué la disparition des *Pleuroceridae* (*Goniobasis*, *Pleurocera acuta*) entre 1916 et 1966. Cette disparition est la conséquence de l'augmentation de la pollution des eaux et de l'envahissement du milieu par *Bithynia*, beaucoup plus tolérante quant aux conditions de pureté de l'eau. Le facteur vitesse du courant est un des seuls paramètres limitant pour *Bithynia* (cf § 5.1.7. Vitesse du courant), et cette espèce ne disparaît à son tour que lorsque les conditions se dégradent excessivement. Ainsi, dans le lac Oneida, fortement eutrophisé (BARROIN, 1991), support des études de MATTICE (1972) et de TASHIRO (1981, 1982), le remplacement des *Pleuroceridae* par *Bithynia* s'est réalisé complètement.

Sur le site de la Maxe, les conditions particulières du milieu échauffé se traduisent par une population benthique quasiment exclusive de *Bithynia* sur les substrats durs, avec parfois *Dreissena* (lamellibranches), *Dendrocoelum*, *Dugesia* (planaires) (cf § 2.5.). La Caridine constitue l'essentiel du necton invertébrés. Il y a un appauvrissement en diversité du peuplement et seules les espèces ayant un bon degré de tolérance aux perturbations thermiques subsistent.

Dans le milieu naturel (non échauffé), la compétition pour l'occupation des surfaces disponibles concerne *Bithynia tentaculata* et *Dreissena polymorpha* (bivalves) pour l'essentiel, *Physa* intervenant dans une moindre mesure. Il semble que dans certaines situations, on observe entre *Bithynia* et *Dreissena* une répartition verticale des deux espèces, *Dreissena* occupant les zones proches de la surface, *Bithynia* (et *Physa*) se situant plus profondément. Par contre, d'autres observations montrent une coexistence d'occupation des sites en parfait mélange, surtout lorsque les populations de *Dreissena* comptent beaucoup de jeunes faiblement fixés.

Les phénomènes de remplacement et de compétition en cas d'échauffement du milieu sont connus pour de nombreuses espèces et notamment pour le zooplancton marin (AFEE 1980). Ainsi, *Acartia clausi* et *Paracalanus parvus* voient leurs populations favorisées, sauf au plus fort de l'été où leurs effectifs peuvent chuter de 30 à 75%. Leur cycle biologique est accéléré, comme le montrent la précocité d'apparition de certaines générations d'adultes ainsi que les tailles réduites des individus ayant séjourné dans les eaux chaudes (études de BENON in AFEE 1980).

Ces mêmes effets favorisants et sélectifs sont observés en eaux douces pour les *Tubificidae* et *Naididae* (vers), ainsi que pour les *Chironomidae* (diptères). On les retrouve également chez les planaires (*Dendrocoelum lacteum*, *Dugesia tigrina*) et chez les mollusques (*Ancylastrum fluviatilis*, *Physa acuta* et *Hydrobia jenkinsii*). Des observations contradictoires concernent *Gammarus* (crustacés) qui est tantôt favorisé et tantôt en régression (LANGDFORD in AFEE, 1980). A la Maxe, PACKA-TCHISSAMBOU (1976) aboutit à des résultats équivalents au niveau du canal de rejet et de la lagune et c'est *Asellus*, pour les crustacés, qui subit des fluctuations à l'identique de celles signalées par d'autres auteurs pour *Gammarus*.

### - Photopériode

Un certain nombre d'auteurs s'accordent pour attribuer à la photopériode un rôle important chez les Mollusques, que ce soit dans la reproduction ou la croissance.

Chez *Helix aspersa* (ENEE *et al*, 1982 ; LAURENT *et al*, 1984), le déclenchement de la reproduction est subordonné à l'installation d'une période diurne supérieure à 12 heures (jours longs). Néanmoins, une température qui passe de 15 à 20°C compense une photopériode plus courte et on observe la maturation du système reproducteur mâle dès 16°C. AUPINEL (1990) précise qu'une durée de 15 heures de photophase est bénéfique à la croissance, mais que la détermination exacte de la durée de la photophase optimale pour la ponte reste à préciser. Le même auteur conclut que croissance et reproduction sont sous le même contrôle photopériodique chez *Helix aspersa* (ENEE *et al*, 1982 ; LAURENT *et al*, 1984). Chez *Limax maximus*, la croissance semble indifférente à la photopériode, mais il n'en est pas de même pour la maturation gonadique, tributaire de jours longs (SOKOLOVE et MAC CRONE, 1978). Il y aurait donc dans ce cas une certaine désynchronisation entre la taille de l'individu et la maturité des gonades. LORVELEC et DAGUZAN (1990) indiquent que la photopériode est un inducteur important de l'hibernation chez *Helix aspersa*, mais qu'il ne faut pas généraliser le rôle de la photopériode à tous les gastéropodes. JEPPESEN (1977 *in* LORVELEC et DAGUZAN) précise que pour *Helix pomatia*, c'est la photopériode associée à des basses températures qui est important, tandis que LAZARIDOU, DIMITRIADOU et SAUNDERS (1986 *in* LORVELEC et DAGUZAN 1990) indiquent que chez *Helix lucorum* (méditerranéen), ce sont les faibles hygrométries et non la photopériode qui conditionnent l'hibernation.

Chez les Gastéropodes aquatiques, VAILLANCOURT *et al* (1975a), citant PRECHT (1967), indiquent que la photopériode interfère avec la température pour la ponte chez *Planorbis*, mais pas chez *Lymnaea*. LAMBERT (1990) indique que chez *Lymnaea peregra*, la température a un effet modulable par la photopériode, la température restant prépondérante. Chez *Lymnaea stagnalis*, photopériode, température et qualité de la nourriture sont en interdépendance quant à la régulation de la croissance et de la reproduction (BOHLKEN et JOOSSE, 1982; BOHLKEN *et al*, 1986). Les conclusions de ROSSETTI Y. et ROSSETTI L. (*in* colloque INRA n° 52, 1990) sont assez nuancées concernant *Lymnaea auricularia* et *Semisulcospira libertina*:

"Les variations de température ambiante ne semblent pas actives sur le déclenchement du cycle, mais elles pourraient jouer un rôle d'amplificateur. En effet l'absence de variation thermique associée au cycle photopériodique artificiel induit une oscillation comportementale d'amplitude réduite. Ce phénomène peut être rapproché des possibilités de modulation de l'amplitude du cycle pondéral circannuel des hibernants par la température ambiante (CANGUILHEM *et al*, 1973).

Le rapport des amplitudes des cycles photopériodiques correspondant à l'environnement des deux espèces est très proche de celui des amplitudes des cycles comportementaux de chaque espèce. La similitude de ces deux rapports fournit un argument supplémentaire en faveur du rôle de la photopériode dans le contrôle des cycles observés".

L'analyse des publications concernant l'élevage en laboratoire de *Bithynia* a révélé une grande disparité dans les protocoles d'éclairage. CHUNG PYUNG RIM (1984) réalise ses élevages avec une alternance de 12 heures de nuit et 12 heures d'éclairage avec tubes fluorescents blancs de 15 W, alors que PRUCE et RADLE (1971), cités par CHUNG PYUNG RIM, utilisent 12 heures d'éclairage et 12 heures de semi éclairage, et que VAN DER SCHALIE (1973) réalise 24 heures d'éclairage continu. KRUATRACHUE (1982), quant à lui, utilise 8 heures d'éclairage par cycle de 24 heures. Enfin, VINCENT *et al* (1981) signalent une possible influence de la photopériode, ayant constaté des pontes précoces (avril) en laboratoire à 18-22°C avec éclairage naturel. Cet auteur avance que la température de l'eau agirait comme facteur limitant, la photopériode étant prépondérante.

Mes observations ne vont pas du tout dans ce sens. *In situ*, la turbidité, identique en milieu naturel et en milieu échauffé, est très forte (transparence < à 0,60 m). Le facteur lumière n'est peut-être pas totalement inopérant, puisque *Bithynia* est récoltée entre 10 et 50 cm de profondeur, mais l'incidence du facteur lumière est fortement atténuée par la turbidité. De plus, les pontes sont observées dans le secteur soumis à l'échauffement et dans le secteur non échauffé avec plusieurs semaines voire mois de décalage, alors que photopériode et intensité d'éclairage sont communes aux deux milieux. Chez *Bithynia tentaculata*, le facteur température est donc nettement prépondérant; la dynamique de reproduction est très active dès que la température du milieu aquatique passe de 16 à 20°C en secteur échauffé, bien que la photopériode soit de type printanière. (cf § 4.2.2.), donc de jours courts. Ceci n'exclut pas que c'est peut-être cette désynchronisation de la température et de la photopériode qui est à l'origine des résultats un peu différents observés pour une même température en milieu échauffé et milieu naturel (tableau n°21 page 112).

#### - Vitesse du courant

Les travaux de VINCENT *et al* (1982), s'appuyant sur les coefficients de corrélation et les analyses en composantes principales et multiples, font ressortir une très forte liaison entre la distribution de *Bithynia* et la vitesse du courant. Ce paramètre se retrouve également indirectement dans la liaison de la distribution avec le substrat puisque *Bithynia* colonise également les substrats meubles, donc à faible courant. Cette étude fait ressortir que la distribution préférentielle observée sur des plantes aquatiques correspond à un artéfact, le courant et le substrat étant largement prépondérants, les plantes n'étant qu'un substrat colonisable parmi d'autres.

Cette importance du courant a déjà été signalée dès 1953 par LILLY qui note qu'en cas de courant trop important, on assiste à un refuge des individus sous les pierres, dans les herbiers et

sous les mousses, la migration vers le fond pouvant même conduire à un enfouissement dans la vase. Ces observations sont confirmées par SCHÄFER (1953b) qui indique que la résistance au courant et les contraintes nutritives sont des facteurs primordiaux de la distribution de *Bithynia*.

VINCENT et LETOURNEAU (1985) notent toutefois que si le facteur vitesse du courant est prédominant dans la distribution des individus âgés, le facteur thermique semble déterminant dans la distribution des jeunes. SCHÄFER (1953a) note que *Bithynia* semble avoir une préférence pour les substrats durs "assez propres", et mes observations sur le site de La Maxe me conduisent exactement à la même remarque, ce qui signifie qu'il faut une circulation d'eau suffisante pour éviter le colmatage des zones colonisables, et assurant un renouvellement convenable du milieu. Un courant excessif ne permet pas l'adhésion de *Bithynia* sur un support minéral ou végétal.

Les mesures effectuées en transect (VIVARELLI, 1977) indiquent au niveau des berges des vitesses de l'ordre de 0,35 m/s dans le canal d'amenée et de l'ordre de 0,20 m/s en rive gauche à 0,35 m/s en rive droite dans le canal de rejet. Ces vitesses sont à minorer puisque les populations de *Bithynia* que j'ai récoltées se trouvaient toutes dans les anfractuosités des enrochements des berges. Il y a donc une conjonction favorable dans le cas du site de la Maxe entre la nécessité d'un courant minimum qui évite une sédimentation excessive et un courant excessif au-delà duquel l'adhésion au support devient aléatoire, voire impossible.

Les observations de VAILLANCOURT *et al* à Gentilly en 1976 indiquent clairement qu'à l'issue de crues, on observe un net affaiblissement des populations de *Bithynia* en amont des rejets de la centrale, mais qu'en aval on assiste à la disparition complète de cette population. Il y a donc là un effet de synergie possible. Sur le site de la Maxe, l'effet de crues (vitesse du courant) n'est pas sensible ni en milieu échauffé, puisqu'il y a une régulation assurée par le transit dans la centrale, ni en secteur naturel qui est perpendiculaire au lit de la Moselle. Sur ce site, la vitesse du courant est donc relativement indépendante du débit de la Moselle, mais elle dépend par contre des débits pompés et rejetés par la centrale.

#### - Hydrochimie

Les avis sur l'acido-tolérance de *Bithynia* sont très partagés (PINEL-ALLOUL, 1971 ; CHUNG PYUNG RIM, 1984 ; VINCENT et GAUCHER, 1983). *Bithynia* est signalée dans des milieux dont le pH évolue de 6,5 à 8,6.

Si DUSSART (1979) conclut à la non-signification du paramètre dureté calcique par la mesure de  $\text{CaCO}_3$  dans la distribution de *Bithynia*, VINCENT et GAUCHER (1983) constate que la taille de maturité des femelles varie selon l'hydrochimie, sur 3 sites où la température est comprise entre 3 et 24,5°C, sans davantage préciser (tableau n°23).

Tableau n°23: Maturité des femelles en fonction de la qualité du milieu (VINCENT et GAUCHER, 1983)

Milieu	pH	Conductivité ( $\mu\text{s}/\text{cm}$ )	$\text{Ca}^{++}$ ( $\text{mg}/\text{l}$ )	Taille de maturité sexuelle des femelles (mm)
A	7,8	245	57	6-7
B	7,4	235	60	6-7
C	6,5	105	8	8-9

Il semble donc que la composition chimique de l'eau affecte la physiologie des individus, ce qui n'est pas surprenant, et que *Bithynia* présente un fort potentiel d'adaptation.

Sur le site de la Maxe, les eaux sont bien minéralisées, chlorurées calciques et légèrement basiques (cf § 3.2.3.). Tous les autres paramètres physico-chimiques sont identiques dans les deux secteurs sauf la température. Il est donc logique d'attribuer aux différences de régime thermique les différences observées dans le cycle reproducteur de *Bithynia* dans les deux compartiments du site de La Maxe.

- Polluants: métaux lourds, pesticides

Métaux lourds: *Pb, Zn, Cd, Cu, Hg, Fe* selon l'usage établi par l'AFEE et non par référence à la classification périodique des éléments chimiques.

De nombreuses observations tendent à montrer surtout en milieu marin (BELLAN *et al*, 1977 in AFEE, 1980) que si "la pollution thermique ne semble pas modifier fondamentalement la composition d'un peuplement soumis à de nombreuses pollutions, lorsqu'elle s'ajoute à celle-ci, elle tend à aggraver l'action des polluants chimiques et organiques sur les peuplements benthiques".

Les études menées au sein du laboratoire d'Ecologie et du centre de recherches en écologie de l'Université de Metz depuis 1975 se sont surtout attachées à évaluer la bioaccumulation des métaux lourds sur les mousses aquatiques, le bivalve *Dreissena polymorpha* et sur la faune piscicole.

La sensibilité de *Bithynia tentaculata* à l'égard des métaux lourds a été étudiée par le laboratoire d'Ecologie de l'Université de Metz (1981, 1985) au niveau des secteurs sidérurgiques mosellans (Vallée de l'Orne, Vallée de la Moselle dans le secteur thionvillois). Il ressort de ces études que *Bithynia* présente une très grande tolérance face à ces polluants et que ses capacités de résistance sont importantes.

Dans le secteur de la Maxe, les concentrations en Pb, Zn, Cd dans les parties molles et les coquilles sont corrélées aux teneurs des matières en suspension; elles restent très inférieures à

celles du secteur sidérurgique plus en aval, où *Bithynia* ne montre pas de lésions particulières. Les tubes des condenseurs en laiton, comme c'est le cas à La Maxe, sont une source maintenant connue de cuivre et de zinc, qui passent dans le milieu aquatique. Au moment de mes observations, cette source de contamination en cuivre et zinc n'a pas été explorée, l'importance de ce phénomène n'étant pas perçue comme elle l'est actuellement. L'analyse histologique au microscope optique n'a pas révélé d'indices qui puissent indiquer qu'une action des micropolluants métalliques est facilitée, ou soit synergique des effets de la température. Cette synergie entre les effets thermiques et les micropolluants minéraux et métalliques existe pour de nombreux animaux dulçaquicoles, avec des effets notamment sur leurs gonades, mais cela n'est pas le cas chez *Bithynia tentaculata*.

Chez *Melanopsis praemorsa* (gastéropode prosobranche également), de distribution méditerranéenne, la résistance à l'égard des polluants métalliques est élevée (MAZLANI *et al*, 1994). Chez *Helix aspersa* (gastéropode pulmoné), l'accumulation de cuivre dans les tissus peut être importante, ce qui fait de ce genre un bon indicateur potentiel des contaminations métalliques du milieu (PIHAN *et al*, 1994).

HUYNH THU HOA (1990) a testé sur *B. tentaculata* un certain nombre de pesticides, et notamment le Lindane. Il a constaté une résistance extrêmement efficace de *Bithynia*, même à des doses élevées, quelles que soient les températures. C'est d'ailleurs cette résistance qui a conduit à l'abandon de *Bithynia* comme indicateur par mortalité de la présence des pesticides en milieu limnique. Des résultats allant dans le même sens ont été mis en évidence par BLUZAT et SEUGE (1979, 1981 a, b) et SEUGE et BLUZAT (1982) chez *Lymnaea stagnalis* (gastéropode pulmoné).

Il semble donc, en conclusion, que la tolérance aux facteurs chimiques des gastéropodes en général et de *Bithynia* plus particulièrement est très importante, qu'il s'agisse de composés minéraux, métalliques ou organiques. L'augmentation de température n'a pas d'effets synergiques induisant une moindre résistance de l'animal face à ces polluants, semble-t-il.

#### - Chocs thermiques

Quelques observations semblent indiquer que *Bithynia* résiste mieux à une élévation régulière et constante qu'à des variations rapides de température (VAILLANCOURT *et al*, 1976). Une observation réalisée en avril 1987\* dans le canal de rejet soumis depuis 4 ans à des variations de température importantes et irrégulières n'indique pas de modification importante de la population de *Bithynia*, par rapport aux observations réalisées de 1976 à 1981.

Le peuplement observé en 1987 montre un effectif et une hétérogénéité de taille, comparable à celle de 1977, à date pratiquement identique. Tout au plus peut-on dire que

---

\* Depuis 1982 la centrale de La Maxe fonctionne de manière irrégulière, uniquement en appoint, pour satisfaire les "pointes" de consommation du réseau EDF-UEM.

l'hétérogénéité de taille est un peu plus importante en 1987 par rapport aux populations de 1977 soumises à un milieu échauffé régulièrement. Cela dit, les observations de VAILLANCOURT *et al* (1976) indiquent clairement une disparition totale de *Bithynia* en aval de Gentilly suite à l'augmentation rapide des températures, et j'ai également noté des problèmes de survie chez *Bithynia* en élevage au laboratoire lors des tentatives de changements rapides de température.

#### 5.1.6. Croissance *in situ*: conclusions

Il ressort des observations et mesures effectuées de 1977 à 1979 sur le site de la Maxe que dans le secteur non échauffé (identique à la Moselle), le flux principal de jeunes s'observe selon les conditions climatiques printanières à partir de juin ou début juillet et se poursuit ensuite jusqu'en septembre - octobre. Quelques rares individus de petites tailles peuvent être parfois récoltés de mars-avril à début mai et sont issus vraisemblablement d'éclosions tardives de l'été précédent. Les géniteurs de grande taille semblent mourir à la fin du printemps. Les géniteurs des jeunes observés à partir de juillet sont soit des adultes survivants de l'été précédent soit des individus nés à la fin de l'automne précédent voire au début de l'année en cours (printemps) et qui ont eu une croissance rapide.

Dans le secteur échauffé, la dynamique de population d'une année à l'autre est fortement modifiée. En 1977, on observe des arrivées de jeunes en avril-mai, puis juillet-août, avec une rémanence jusqu'en octobre. En 1978, on observe des jeunes pendant tout le 1er trimestre (de janvier à mars) (éclosion tardive de 1977?) et c'est seulement en mai-juin que la première cohorte nouvelle apparaît. Toute la période estivale se traduit par de faibles apports de jeunes, et ce n'est que fin août-début septembre qu'une véritable deuxième cohorte est discernable.

Sur le plan des effectifs on constate en 1977 comme en 1978, avec des biotopes très comparables, que les effectifs en milieu naturel sont supérieurs de 40 à 45% à ceux du secteur échauffé. Ce fait est également constaté par VAILLANCOURT et COUTURE (1975b) sur le site de Gentilly au Québec où le secteur amont non échauffé présente un peuplement plus dense en *Bithynia* que le secteur aval soumis à l'échauffement.

En conclusion de cette étude biométrique *in situ*, il ressort que l'échauffement régulier de 7°C, voire 9-10°C souvent, de l'eau sur le site de la Maxe se traduit dans les populations de *Bithynia*:

- par des pontes précoces dès le mois de mars avec éclosion dès le mois d'avril en secteur échauffé,
- par une croissance beaucoup plus rapide des juvéniles de 0,8 à 2 mm. La croissance de 2,5 à 7,5 mm, taille de maturité sexuelle, est très active, ce qui finalement écourte de près de

30% le temps de croissance pour atteindre la taille de 7,5 mm,

- par un peuplement moins dense. Je ne peux pas préciser cette densité en terme de nombre d'individus par unité de surface compte-tenu du protocole de prélèvement, mais il ressort des prélèvements effectués de manière homogène par un seul préleveur sur des sites comparables que cette densité est réduite de 35 à 40% voire 50%. Cette réduction peut s'expliquer par le décalage entre l'environnement thermique et les autres potentialités du milieu aquatique notamment alimentaires, ou par l'impact de la prédation par exemple,
- par un décalage des pics de population qui est directement lié à l'apparition de jeunes individus,
- par une durée de vie réduite, pouvant ne pas excéder six mois dans les cas extrêmes,

La précocité de la ponte en secteur échauffé peut être mise en regard des observations de MAZLANI *et al* (1994) qui signale une reproduction continue sur toute l'année de *Melanopsis praemorsa* L. (gastéropode prosobranche) à Marrakech (Maroc). De même, PACKA TCHISSAMBOU (1979) montre que chez *Atyaephyra* (Caridine: crustacés), le cycle reproducteur à La Maxe, dans la "lagune" échauffée, est très comparable à celui de la même espèce en secteur méridional, avec de plus un impact sur le sex-ratio par mortalité anticipée des femelles.

Comme pour la reproduction, pour laquelle j'ai essayé de préciser en laboratoire les observations acquises sur le terrain, j'ai tenté de reproduire au laboratoire, en conditions imposées, la cinétique de croissance observée sur le terrain afin d'en affiner sa description.

## 5.2. CROISSANCE EN LABORATOIRE

### 5.2.1. Protocole d'élevage

#### 5.2.1.1. Modules d'élevage

Ils sont décrits au paragraphe 4.3.1..

#### 5.2.1.2. Température d'élevage

Le maintien à température constante a été obtenu en utilisant une rampe de chauffage thermostatée associée à une pompe de circulation afin d'homogénéiser le milieu dans lequel sont placés les cristallisoirs d'élevage. Un thermomètre enregistreur permet de vérifier la régularité des conditions de température. En 1980, la pièce d'élevage thermostatée à 10°C a permis une bonne régulation des modules d'élevage. En 1981, les modules ont été installés dans un local en sous-sol, normalement frais mais sans climatisation. De ce fait, la température minimale testée de 15°C n'a pas pu être maintenue rigoureusement (variations de 15 à 18,5°C).

#### 5.2.1.3. Nourriture

J'ai utilisé comme aliment une suspension de chlorelles à 20-30.10<sup>6</sup> cellules/ml. L'apport dans chaque cristallisoir de 1,5 litre de 20 ml de solution concentrée soit 400.10<sup>6</sup> cellules, aboutit à une concentration de 270.10<sup>6</sup> cellules/l ou 270 000 cellules/ml. Cette concentration de 270 000 cellules/ml est 4 à 6 fois plus importante que les concentrations observées en Moselle (GIGLEUX, 1992 ; WILLE, 1988) (§ 2.3.). Cette culture à haute densité constante est du même ordre que celle citée par MEIER-BROOK (1977) utilisant une suspension de *Chlorogonium elongatum*, une algue flagellée, évitant ainsi les problèmes de sédimentation. Dans l'expérimentation présente, l'utilisation de bulleurs, la fréquence d'alimentation (chaque 3 ou 4 jours) et la régénération hebdomadaire du module ont réduit ce problème de sédimentation des chlorelles. En tout état de cause, SCHÄFER (1953b) a montré que *Bithynia* peut avoir deux modes d'alimentation, l'un de type brouteur et l'autre de type filtrant (cf § 2.3.); le calcul de SCHÄFER attribue à *B. tentaculata* un taux de filtration de 16,8 ml/h/individu. Les estimations de MEIER-BROOK (1977) pour *B. mandchourica* indiquent un flux de 4,95 ± 3,4 ml/h/individu à 23°C ± 1°C. Cette double voie d'alimentation est confirmée par LILLY (1953) qui note que *in situ*, *Bithynia* se nourrit aussi bien de diatomées, d'algues filamenteuses et de diverses plantes aquatiques que de matières organiques en décomposition. TASHIRO (1982), reprenant FRETTER et GRAHAM (1962), admet que le régime filtrant prédomine. LODGE (1985) partage cet avis et c'est également la position de LAMARCHE

(1982). TASHIRO (1982) a utilisé *Chlorella* qui assure une bonne source carbonée et azotée; il indique une concentration de 150 000 cellules/l correspondant dit-il à la concentration du milieu d'origine (lac Oneïda). Cela paraît tout à fait faible pour un lac réputé eutrophe (MATTICE, 1972 et BARROIN, 1991) et il s'agit plus vraisemblablement de 150 000 cellules/ml.

GILBERT *et al* (1986), en élevage *in situ*, assure l'alimentation par un complément de laitue-épinard-chicorée réduit en particules, en complément du périphyton naturel colonisant les cages d'élevage.

Pour d'autres auteurs, en élevage en laboratoire, l'alimentation choisie est variable:

- . CHITRAMVONG *et al* (1981) : alimentation synthétique seule (selon SUMETHANURGKUL, 1970) pour *B. siamensis siamensis*.
- . KRUATRACHUE *et al* (1982) : cultures sur boues stérilisées additionnées de diatomées selon le protocole de BRUCE *et al* (1971) ou additionnées d'un aliment synthétique à haute valeur protéique selon le protocole de SUMETHANURGKUL (1970) pour *B. siamensis*.
- . CHUNG PYUNG RIM (1984): périphyton naturel additionné de diatomées, de poudre d'algues vertes (Cralife du commerce) ou de tétraSML (préparation d'aliments pour poissons) pour *B. tentaculata* et d'autres mollusques gastéropodes.

Les résultats qu'ils obtiennent ne semblent pas significativement différents.

#### 5.2.1.4. Composition chimique de l'eau (cf § 4.3.1.)

La première année (1980), l'eau utilisée provenait d'un grand aquarium de 500 l contenant de l'eau de Moselle en stabulation.

La deuxième année (1981), après une période d'une vingtaine de jours d'élevage avec de l'eau de Volvic (pH = 7, dureté: titre hydrotimétrique 5°2 français), l'eau utilisée est celle d'une source permanente d'avant-côte de Moselle située à Corny-sur-Moselle et dont les caractéristiques sont: pH = 7.5, dureté = 34°5, conductivité = 470 µs/cm.

Le choix de l'eau de Volvic initialement retenue était lié au fait que c'était l'eau utilisée au laboratoire pour la culture de chlorelles. Il s'est avéré rapidement que sa faible minéralisation pouvait être un facteur limitant pour un élevage de mollusque à coquille calcaire (SEUGE et BLUZAT, 1982), ce qui m'a conduit à un ajustement du protocole expérimental. L'eau de Corny utilisée en remplacement de l'eau de Volvic a une minéralisation et une dureté proches de l'eau de Moselle sans l'inconvénient de la turbidité. Le passage de l'eau de Volvic à l'eau de source locale s'est fait sur une semaine, avec un mélange progressif d'une eau à l'autre. KRUATRACHUE (1982) indique en laboratoire un optimum de pH compris entre 6.5 et 7 alors que PINEL ALLOUL (1971) signale la disparition de *Bithynia* dans le milieu naturel si le pH est inférieur à 7, et la concentration faible en calcium. Les caractéristiques de l'eau retenue dans l'élevage se sont avérées adaptées et compatibles avec l'objectif fixé.

### 5.2.1.5. Eclairage

En 1980, les modules étaient disposés en batterie dans une pièce thermostatée à 10°C, avec lumière du jour. En 1981, les modules furent disposés en batterie sur des rayonnages dans une pièce fraîche non thermostatée mais obscure. En conséquence, un éclairage (à raison de deux tubes fluorescents blancs de 1,20 m pour trois modules) a été mis en place avec horloge automatique assurant 16 h d'éclairage pour 8 h d'obscurité totale. KRUATRACHUE (1982) a quant à lui choisi un rythme de 8 h d'éclairage par 24 h.

### 5.2.1.6. Origine des lots - Densité en élevage

En 1980, le lot d'élevage a été constitué le 23.07.1980 à partir du peuplement d'une boîte d'élevage en place dans le canal de prise (milieu naturel, eau à 17°C). Cette boîte d'élevage contenait de nombreuses pontes ainsi que de nombreux jeunes nouvellement éclos. Après 48 h au laboratoire dans un grand aquarium de stabulation à 16°C, les plus petits individus ont été recueillis dans une boîte de Pétri contenant l'eau d'élevage et, après 20 mn, ont été examinés à la loupe pour vérifier leur vitalité: tentacules déployés et reptation active. Chaque individu sélectionné a été mesuré au pied à coulisse (extrémité de l'apex jusqu'au bord externe du péristome). Six lots homogènes de 15 individus ont été constitués. Trois lots de 15 ont été mis à 15°C et 3 lots à 28°C. Cette densité est du même ordre que celle indiquée par GILBERT *et al* (1986).

En 1981, le prélèvement permettant la constitution des lots d'élevage a été réalisé le 13/05/1981 sur les pierres des berges du canal de rejet échauffé (température de l'eau = 25°C). De nombreux accouplements, de nombreuses pontes sur les cailloux non colmatés de limon ainsi que de nombreuses éclosions indiquaient une reproduction intense. La récolte de très petits individus a permis l'installation d'un nouvel élevage en vue d'apprécier à nouveau la vitesse de croissance. Au laboratoire, la récolte a été divisée en 3 lots équivalents, l'un maintenu à 25°C comme *in situ*, un autre ramené progressivement en une semaine à 20°C, et le troisième à 15°C.

L'examen de la vitalité des individus et la mesure de la coquille au pied à coulisse ont permis la constitution de lots homogènes placés en élevage à raison de 20-25 individus par cristalliseur. Une deuxième série de mesures a été entreprise la même année, mais à partir de jeunes éclos en laboratoire issus de pontes déposées en laboratoire. Les modalités techniques de cette deuxième expérimentation ont déjà été décrites au paragraphe 4.3.1., traitant les phases d'incubation des oeufs, l'éclosion et l'accroissement des tailles jusqu'à 2 mm.

### 5.2.1.7. Mesures de croissance

Une surveillance très régulière a permis un suivi satisfaisant, sauf à 20°C où une mortalité inexplicable a été constatée à la même période (23/06/1981) dans les deux séries testées (individus d'origine *in situ* et pontes en laboratoire). Une contamination bactérienne du milieu n'est pas impossible et pourrait expliquer cet accident. L'origine de cette contamination pourrait être les supports de matériaux naturels placés dans les cristallisoirs (cf § 4.3.2.3. page 47).

Les mesures effectuées au pied à coulisse sous loupe binoculaire tous les 3 ou 4 jours furent régulièrement suivies d'un réensemencement en chlorelles. Les résultats ainsi obtenus permettent d'apprécier l'effet de la température sur la mortalité et sur la croissance en conditions strictement contrôlées.

## 5.2.2. Croissance en laboratoire: analyse des résultats

### 5.2.2.1. Mortalité

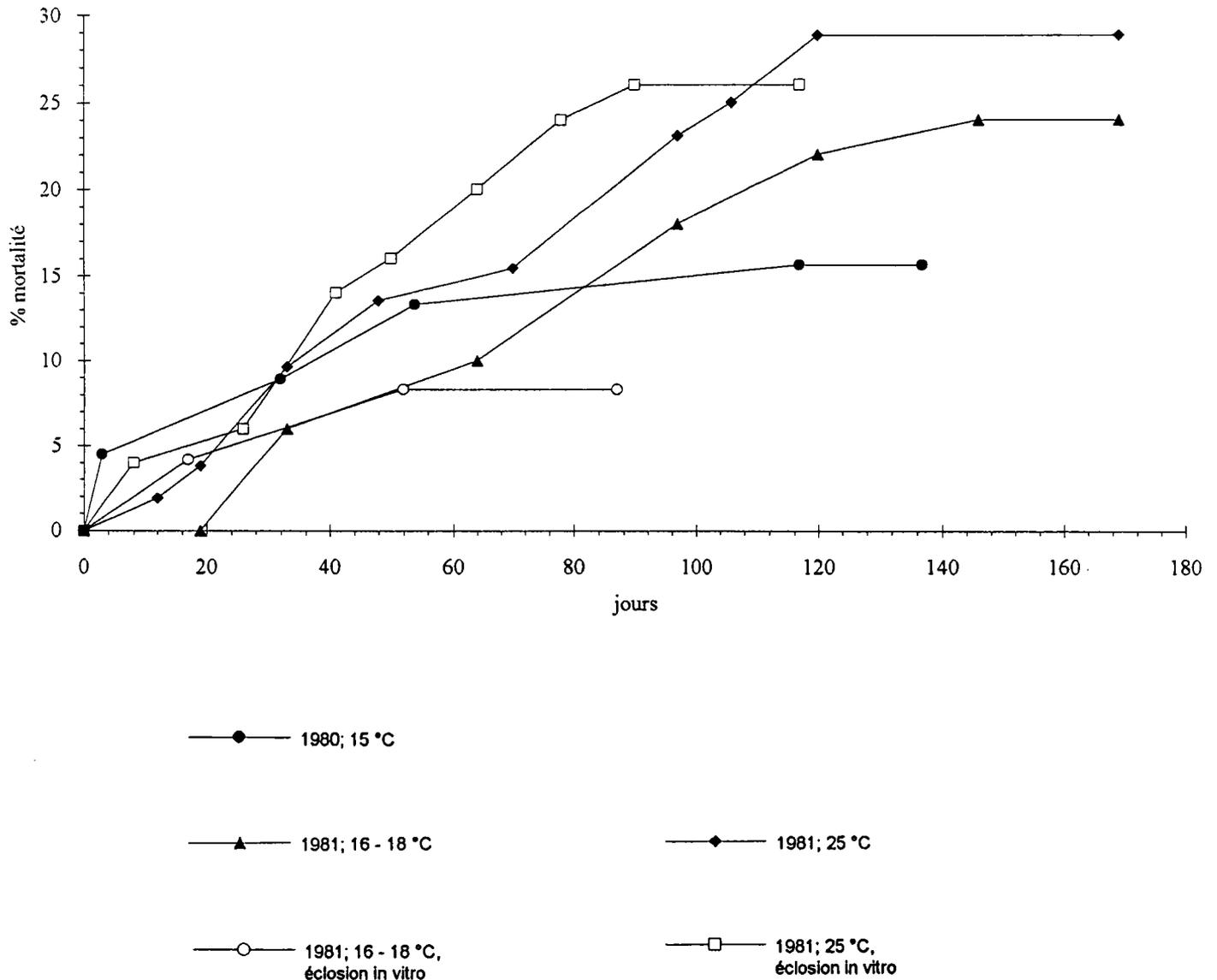
La mortalité est évaluée en élevage sur des lots constitués d'animaux ayant au départ une taille supérieure à 1,5/2 mm. Ils ont donc déjà réalisé leur phase de croissance initiale, de l'éclosion à cette taille qui leur donne un aspect comparable à l'adulte.

Les taux de mortalité (et donc de survivance par différences) sont représentés sur la figure 34 (page 125) (il n'y a pas de résultats représentés pour 20°C: cf § 4.3.2.3. et 5.2.7.).

Les taux de mortalité en laboratoire à une température inférieure à 20°C sont régulièrement plus faibles que ceux observés en milieu nettement plus chaud (température supérieure à 25°C). Ce résultat correspond aux remarques de LAMBERT (1990) pour *Lymnaea peregra*.

Les individus issus d'éclosions en laboratoire semblent mieux résister à des températures modérées que ceux provenant du milieu naturel, mais c'est le contraire que l'on observe à 25°C. Au-delà de 50 à 100 jours d'élevage, selon les températures, le taux de mortalité semble se stabiliser à des valeurs qui restent toujours inférieures à 30%, ce qui est conforme aux données générales de la bibliographie. On peut donc considérer que les protocoles appliqués sont convenables à défaut d'être optimum. Naturellement, l'essai de passage rapide de 15°C à 28°C en 1980 entraînant 75% de mortalité en moins de 6 jours n'est pas inclus dans cette analyse et relève plus vraisemblablement des effets des chocs thermiques.

**Figure 34:** Pourcentage de mortalité en fonction du temps à 17°C ± 1 et 25°C (animaux en croissance de 1,5/2 mm vers la taille adulte)



#### 5.2.2.2. Vitesse de croissance

La période initiale de croissance comprise entre 0,8 mm, taille d'éclosion (MATTICE 1972), et 1,5-2 mm, taille où la coquille prend un aspect coloré semblable à celle de l'adulte, a déjà été traitée au paragraphe 4.3.2.5.. Au cours de cette étape, le métabolisme de l'animal permet la croissance et l'élaboration de la coquille. Un calcul de vitesse de croissance aboutit aux valeurs du tableau n°24 qui reprennent pour mémoire celles du tableau n°15 page 50.

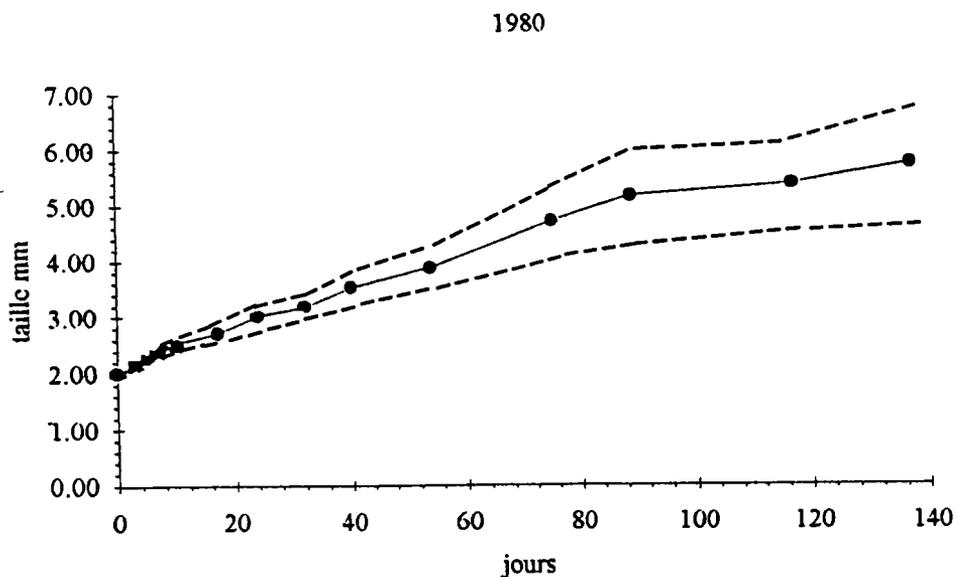
Tableau n°24:

	17°C ± 1	25°C
Taille éclosion (mm)	0,8	0,8
Ecart-type à l'éclosion	~ 0	~ 0
Taille du plus grand (mm)	3,25	2,75
Taille moyenne (mm)	2,21	2,26
Ecart-type	0,47	0,43
Temps de croissance (jours)	41	28
Vitesse (mm/semaine)	0,26	0,37
Vitesse maximale observée	0,33 (pour 12 individus) (0,42 pour 1 individu)	0,49 pour 17 individus

Comme je l'ai déjà mentionné au paragraphe 4.3.2.5., le temps de croissance de 0,8 à 1,5 mm à 25°C est écourté d'environ 33% par rapport à une température de 17°C ± 2 et la dispersion de taille est plus modérée à 25°C.

Pour la suite, de la croissance de l'état "juvénile formé" vers la taille de maturité sexuelle soit 7/7,5 mm environ pour mâles et femelles, les résultats obtenus en laboratoire sont plus variables. Pour la première année de mesure, les résultats sont représentés dans la figure 35 et le tableau n°22.

Figure 35: Croissance à 15°C (et dispersion, appréciée par la variation de l'écart-type) d'une cohorte initialement homogène



La croissance n'est pas régulière, mais elle se fait par paliers. Ce type d'accroissement est fréquent chez les gastéropodes. Par ailleurs, la dispersion très faible à l'origine s'accroît régulièrement très sensiblement. Ainsi l'analyse séquentielle des résultats de 1980 conduit aux résultats du tableau n°25.

Tableau n°25:

Taille (en mm)	Temps (en jours)	Vitesse de croissance (en mm/semaine)
1,99	0	
2,54	10	0,39
3,89	54	0,22
5,18	89	0,26
5,38	117	0,05
5,75	137	0,13

On peut penser que le taux de 0,39 mm/semaine correspond encore à l'influence des conditions *in situ*, les individus se trouvent normalement en début de phase de croissance très active et provenant d'un milieu à 17°C en cours de réchauffement. Comme ils sont soumis en laboratoire à un milieu plus froid (15°C) (température seuil, cf § 4.2.), leur croissance se ralentit et c'est ce que l'on observe sur la période de 44 jours suivant les 10 premiers jours en laboratoire. Cette vitesse de croissance va se maintenir à 0,26 mm/semaine pendant encore 35 jours avant de décroître fortement. Comme les conditions d'élevage n'ont pas été modifiées, on peut penser qu'il s'agit là d'une pause physiologique normale.

On constate qu'à la suite de cette pause, un nouvel accroissement s'amorce. Par ailleurs, il est clair que le maintien d'une température constante sur presque 140 jours est tout à fait artificiel et peut générer des réponses originales. Dans la nature, presque cinq mois de stabilité complète est une situation fort peu probable. Ainsi ROSSETI *et al* (1990) indique que l'absence de variations de température sur de longues périodes induit une disparition des cycles d'activités chez *Lymnaea* et *Semisulcospira*.

La deuxième année de mesure en laboratoire m'a permis d'obtenir deux séries de résultats présentés sur les figures 36 (page 132) et 37 (page 133).

La figure 36 retrace la croissance en laboratoire d'individus prélevés au mois de mai dans le secteur échauffé, alors à 25°C. Les conditions thermiques de laboratoire sont bien régulières à 25°C alors qu'il y a une oscillation de  $\pm 2^\circ\text{C}$  à 17°C. Ces conditions ne sont donc pas exactement comparables à celles de la série de l'année précédente. Cela dit, les résultats sont néanmoins intéressants. A  $17^\circ\text{C} \pm 2$  (figure 36), comme l'année précédente, j'observe une succession de phases de croissance séparées par des paliers de croissance quasiment nulle (tableau n°26).

Figure 36: Croissance de *Bithynia* en élevage en laboratoire (individus provenant du site de La Maxe)

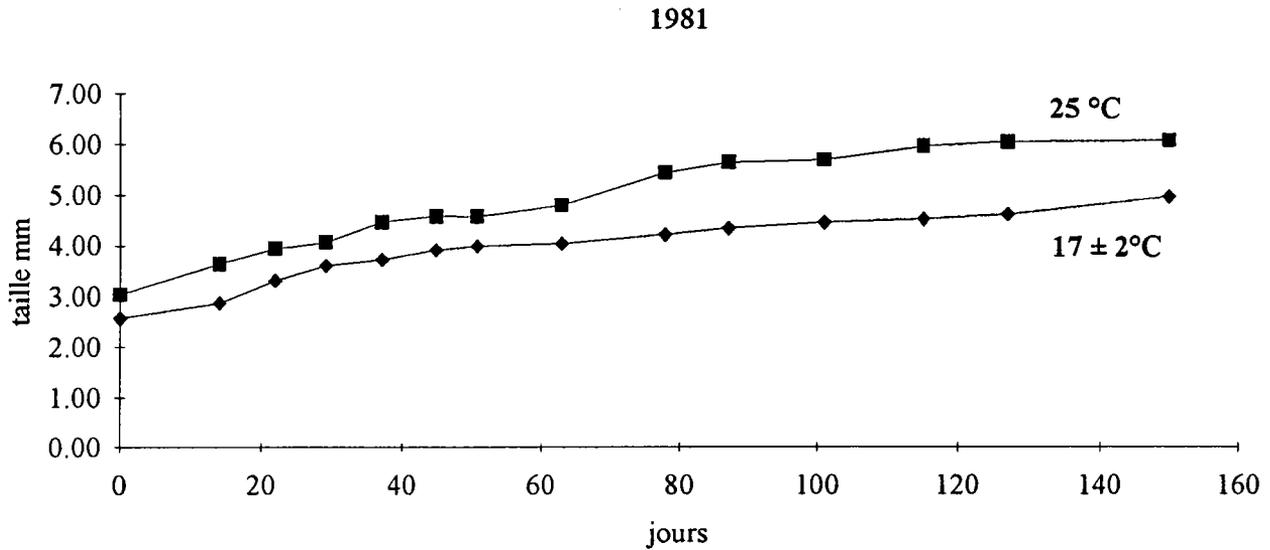


Tableau n°26: (Température d'élevage: 17°C ± 2)

Taille (en mm)	Temps (en jours)	Vitesse de croissance (en mm/semaine)
2,58	0	
2,87	14	0,15
3,61	29	0,35
4,33	87	0,09
4,59	127	0,05
4,95	150	0,11

Ces résultats sont globalement équivalents à ceux obtenus l'année précédente à une température constante de 15°C. Il y a une croissance assez rapide au départ, mais qui décroît ensuite, tendant même vers zéro, après quoi une certaine reprise de croissance s'amorce à nouveau.

A 25°C (figure 36), les résultats sont les suivants (tableau n°27):

Tableau n°27: (Température d'élevage: 25°C)

Taille (en mm)	Temps (en jours)	Vitesse de croissance (en mm/semaine)
3,04	0	
3,65	14	0,31
4,06	29	0,19
4,45	37	0,34
4,79	63	0,09
5,43	78	0,30
6,05	150	0,06

A 25°C, une suite de phases de croissance et de paliers s'observe comme à 17°C ± 2, mais la succession de ces étapes se déroule avec une cadence plus rapide à 25°C. Toutefois, les vitesses de croissance calculées au cours des phases actives de croissance ne sont pas sensiblement différentes, quelque soit les températures.

Si l'on compare les gains de taille en fonction de la température, toutes les autres conditions étant identiques par ailleurs, on obtient (tableau n°28):

Tableau n°28:

	17°C ± 2	25°C
Taille initiale (mm)	2,58	3,04
Taille finale (mm)	4,95	6,05
Durée de croissance (jours)	150	150
Gain de taille (mm)	2,37	3,01
Accroissement d'écart-type	+ 0,585	+0,345

A 25°C, on constate que pour un même temps de croissance, il y a un gain de taille de 27% et une moindre dispersion de la cohorte comme l'indique la variation d'écart-type.

J'ai réalisé une autre série de mesures à partir de pontes obtenues en laboratoire. Les jeunes issus des éclosions m'ont permis d'obtenir des résultats qui sont totalement indépendants du milieu naturel, à la différence des mesures précédentes où les lots étaient constitués à partir d'individus prélevés sur le terrain. Ce protocole supprime un facteur difficile à estimer et qualifié de "passé thermique" par LAMBERT (1990) pour *Lymnaea peregra*. Cet auteur indique par ce concept que les réponses en laboratoire peuvent être influencées par les conditions antérieures du milieu dans lequel l'animal est prélevé. Ce phénomène est également évoqué par BLUZAT et SEUGE pour *Lymnaea stagnalis* (1979). Les résultats sont consignés sur la figure 37 ainsi que dans les tableaux 29 et 30.

Figure 37: Croissance de *Bithynia* en laboratoire (individus éclos en laboratoire)

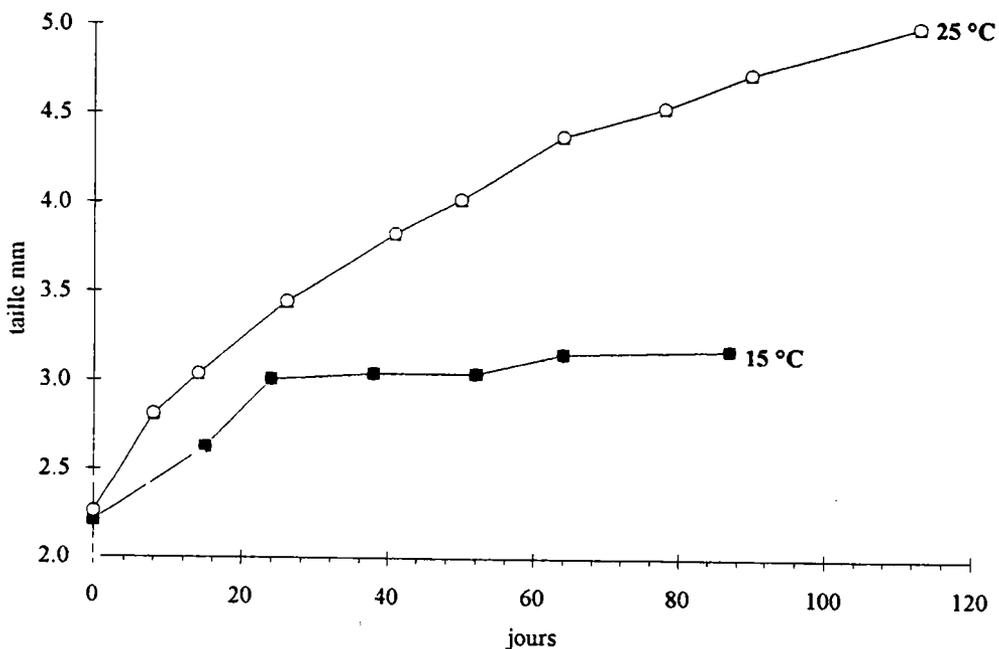


Tableau n°29: Croissance à  $17^{\circ}\text{C} \pm 2$ 

Taille (en mm)	Durée (en jours)	Vitesse de croissance (en mm/semaine)	Température
2,21	0		19°C décroissance jusqu'à 14,5°C
2,63	15	0,2	
3,01	24	0,3	
3,18	87	0,02	

Si une vitesse de croissance de 0,2-0,3 mm/semaine est constatée à  $17^{\circ}\text{C} \pm 2$ , il semble que la décroissance de la température vers  $15^{\circ}\text{C}$  et même un peu moins soit responsable de l'arrêt de croissance qui se produit. C'est une des remarques de YOUNG (1975) sur le sens de variation du gradient thermique.

A  $25^{\circ}\text{C}$ , les résultats sont les suivants (tableau n°30):

Tableau n°30: Croissance à  $25^{\circ}\text{C}$ 

Taille (en mm)	Durée (en jours)	Vitesse (en mm/semaine)
2,26	0	
2,82	8	0,5
4,03	50	0,2
4,38	64	0,18
5,01	113	0,1

On note une baisse régulière et continue de la vitesse de croissance à mesure que la taille s'approche de la taille à laquelle commence la maturation des gonades (cf § 4.4.). Par ailleurs, la dispersion qui s'accroît assez sensiblement en cours de croissance se réduit à nouveau après 70 jours d'élevage.

Tableau n°31:

	$17^{\circ}\text{C} \pm 2$	$25^{\circ}\text{C}$
Taille initiale (mm)	2,21	2,26
Taille finale (mm)	3,18	4,74
Gain de taille (mm)	0,97	2,75
Durée de croissance (jours)	87	113
Accroissement d'écart-type	0,075	0,48

La comparaison de la croissance de ces deux lots, tous deux issus de pontes et éclosions en laboratoire (tableau n°31), montre que le gain de taille à  $25^{\circ}\text{C}$  est considérable, mais que la dispersion augmente également. Cette différence de dispersion est néanmoins peu significative puisqu'à  $17^{\circ}\text{C} \pm 2$ , il y a pratiquement arrêt de croissance, ce qui induit inévitablement un arrêt de la dispersion.

En conclusion, la vitesse de croissance calculée au cours des phases d'accroissement n'est pas très différente quelque soit la température pour les lots issus du milieu naturel. Par contre, à une température plus élevée, les phases de croissance en laboratoire sont plus nombreuses pour une même durée d'expérience, ce qui permet d'atteindre une taille importante plus rapidement. Il y a donc un effort de croissance plus soutenu et surtout plus fréquent lorsque la température est plus élevée. Les résultats observés avec les individus éclos en laboratoire vont dans le même sens, à la différence qu'à 25°C, la croissance est quasiment continue, ce qui accroît la différence de réponse observée entre 17°C et 25°C.

#### 5.2.2.3. Croissance individuelle ou croissance moyenne collective

Selon GILBERT *et al* (1986), la vitesse de croissance peut subir de grandes variations individuelles. Ce fait est vérifié par la dispersion croissante de tailles au sein d'une cohorte en élevage en laboratoire (cf § 5.3.2.). Les mesures réalisées concernent des lots d'individus, et ne correspondent pas à un suivi individuel de chaque animal. Ainsi, au sein d'une cohorte, il n'est pas exclu que le plus petit à une date  $t_1$  ne devienne un des plus grands à la date  $t_2$  ou  $t_3$ . Aucun indice ne permet de l'affirmer ni de le récuser. En conséquence, il faut rester prudent quant à l'interprétation des résultats moyens obtenus lorsqu'on veut les intégrer dans l'étude d'un cycle biologique qui s'applique à un animal "théorique", qui peut-être n'existe pas ou qu'exceptionnellement dans la nature.

### 5.3. EFFETS DE L'ECHAUFFEMENT REGULIER DU MILIEU SUR LA CROISSANCE EN LABORATOIRE: CONCLUSIONS

GILBERT *et al* (1986) ont montré que la densité et la nourriture disponible sont deux facteurs importants intervenant sur la croissance. Dans mes expérimentations, ces deux paramètres sont identiques pour les diverses températures testées. Les différences que j'ai observées sont donc bien liées aux conditions thermiques imposées et il est clair que des températures sensiblement supérieures à 15°C permettent une croissance active. En-dessous et au voisinage de 15°C, la croissance est réduite voire nulle, bien que VINCENT *et al* (1981) évoquent une reprise de croissance dès 8°C. Les conditions artificielles du laboratoire, anormalement stables sur de longues périodes (température, nyctémère, absence de courant, nutrition), peuvent être à l'origine d'artéfacts qui expliquent que les résultats absolus obtenus en laboratoire concernant les vitesses et rythmes de croissance sont sensiblement inférieurs à ceux déterminés dans le milieu naturel (ils sont pratiquement réduit de moitié).

Les résultats obtenus par KRUATRACHUE (1982) pour les croissances de trois espèces de *Bithynia* en laboratoire indiquent des valeurs du même ordre de grandeur que celles que j'ai obtenues. Les données de cet auteur après 112 jours de croissance à 27-28°C sont reportées dans le tableau n°32.

Tableau n°32:

	Taille maximale des adultes dans la nature (mm)	Taille atteinte en laboratoire (mm)	Vitesse de croissance (mm/semaine)
<i>B. funiculata</i>	15	10,5	0,6
<i>B. siamensis goniomphalus</i>	12	6,5	0,3
<i>B. siamensis siamensis</i>	10	6,5	0,3

Les tailles atteintes sont encore bien éloignées de la taille maximale possible dans la nature, bien que les conditions d'élevage semblent optimales. C'est à ce même résultat que j'aboutis.

Les conclusions de cette étude comparative des réponses de *Bithynia* à l'échauffement régulier du milieu en laboratoire en absence de rythmes naturels sont:

- une croissance active sur une centaine de jours à 25°C, avec une suite de phases d'accroissement plus nombreuses qu'à 17°C. Au-delà de cette durée, la croissance semble se réduire sensiblement malgré le maintien des conditions d'élevage. La vitesse de croissance n'est pas plus élevée par unité de temps lors des phases d'accroissement lorsque la température est plus élevée, mais les phases de croissance rapide sont plus fréquentes, permettant un accroissement de taille plus rapide. Il y a donc un effort global de croissance plus important.
- Une croissance réduite voire très réduite à 15°C.
- La dispersion de taille qui s'installe dans une cohorte semble dépendre de la vitesse de croissance des juvéniles et des conditions thermiques permettant la maturation sexuelle lorsque la taille de maturité est proche.
- La taille de 5 mm semble être un palier à partir duquel le métabolisme de l'animal intègre à la fois les activités de croissance et les activités de maturation gonadique, ce qui induit une diminution de la vitesse de croissance en laboratoire (et de manière moins brutale *in situ*, semble-t-il).
- Si DAGUZAN (1982) indique que la dispersion de taille est fréquente dans les élevages de *Helix aspersa*, il semble que chez *Bithynia*, une température de l'ordre de 25°C puisse

parfois limiter une dispersion trop marquée, conduisant ainsi à une cohorte reproductrice homogène.

- En laboratoire, la mortalité semble augmenter avec la température; c'est peut-être une des conséquences d'un métabolisme plus actif soutenant une croissance plus importante. Cette mortalité accrue avec des conditions thermiques plus élevées est également signalée par DAGUZAN (1982) pour *Helix aspersa* et par LAMBERT (1990) pour *Lymnaea peregra*.

Définir les conditions optimales d'élevage en laboratoire est un exercice délicat. En 1980, j'ai utilisé de l'eau de Moselle stabulée, ce qui assurait une alimentation "naturelle" et variée avec les différents approvisionnements, mais présentait l'inconvénient d'une turbidité gênante pour l'observation. En 1981, j'ai utilisé une eau physico-chimiquement voisine de l'eau de Moselle mais claire, nécessitant l'ajout de matières nutritives. La comparaison des résultats reportés dans le tableau n°33 est intéressante.

Tableau n°33: Vitesse de croissance en fonction de la qualité de l'eau

	Eau de Moselle 15°C	Eau de source calcaire + chlorelles 16-19°C
Vitesse moyenne	0,19 mm/semaine	0,11 mm/semaine
Vitesse maximum	0,39 mm/semaine	0,37 mm/semaine

On observe une croissance un peu plus soutenue avec l'eau du milieu naturel. Une part des résultats de croissance plus faibles en laboratoire est donc à mettre indiscutablement sur le compte du protocole d'élevage, et notamment de la qualité de l'eau utilisée, mais cela ne suffit pas pour expliquer une telle différence. Le dépôt des chlorelles plus ou moins important oblige peut-être l'animal à brouter plus qu'à filtrer et ce mode de nutrition est peut-être moins performant.

Le mode de croissance discontinue est fréquent en biologie, notamment chez les gastéropodes; il est possible alors de poser plusieurs questions concernant les élevages en laboratoire:

- Après une période de croissance imposée plus ou moins longue et rapide nécessitant un investissement énergétique d'autant plus important que la croissance est rapide, y a-t-il une phase que l'on peut qualifier de pause indispensable?
- La croissance en laboratoire est-elle influencée par la taille initiale des individus mis en élevage, et les phases de croissance sont-elles génétiquement déterminées ?
- Quels sont les effets du maintien artificiel de condition stables sur des périodes anormalement longues?

- La cohorte naturelle à partir de laquelle le lot d'élevage est constitué a-t-elle une incidence sur les potentialités de croissance en laboratoire? (notion de passé thermique en particulier (LAMBERT, 1990) et de passé écologique plus généralement en liaison avec une éventuelle sélection génétique)

Tous ces paramètres peuvent se superposer, s'annuler ou s'additionner et donc interférer avec les conditions d'élevage pour expliquer les divers résultats observés.

Malgré toutes ces restrictions, le bilan de la croissance observée en laboratoire indique un effet très sensible de la température sur la croissance. Les éléments de croissance ainsi déterminés sont repris dans le tableau n°34.

Tableau n°34: Durée de croissance observée (en jours) en fonction de la température

	17°C ± 2	25°C
Croissance initiale de 0,8 à 1,5-2 mm	23 ± 4	17 ± 1,5
Croissance de 1,5-2 à 5-5,5 mm (valeurs moyennes)	130 ± 20	95 ± 15
TOTAL	153 ± 24	112 ± 16,5

Il y a un gain de temps de 25 à 30% pour passer de la taille d'éclosion à une taille de 5-5,5 mm qui précède la période de croissance s'accompagnant alors de maturation sexuelle.

#### 5.4. COMPARAISON DE LA CROISSANCE *IN SITU* ET EN LABORATOIRE

Il n'a pas été possible en laboratoire de reproduire intégralement les phénomènes naturels de croissance et d'atteindre l'objectif initial, à savoir suivre le développement complet d'animaux nés en laboratoire jusqu'à la taille de maturité sexuelle. La comparaison des résultats obtenus *in situ* et de ceux obtenus en laboratoire ne peut donc être que partielle. Cette limitation étant admise, les différences de rythme de croissance *in situ* perçues à travers les histogrammes, en secteur échauffé ou non, et celles observées en laboratoire en conditions contrôlées sont parfaitement cohérentes. Pour un même accroissement de taille, en milieu échauffé, il y a un gain de temps de l'ordre de 30%, quel que soit le cadre d'étude. En laboratoire, un certain nombre de facteurs, limitant l'accroissement, ne permettent pas de reproduire une croissance identique à celle observée *in situ*. La mise en évidence et la neutralisation des facteurs limitants en élevage de laboratoire se révèlent être extrêmement délicate.

**6. CYCLE BIOLOGIQUE DE  
*BITHYNIA TENTACULATA*:  
SYNTHESE DES OBSERVATIONS  
ET DISCUSSION**

## 6.1. REPRODUCTION ET CROISSANCE: SYNTHESE DES RESULTATS

6.1.1. Données personnelles

Afin de regrouper l'ensemble des acquis de cette étude, les tableaux n°35 et 36 présentent de façon synoptique les résultats concernant la reproduction et la croissance obtenus au cours des observations et expérimentations, aussi bien en laboratoire que sur le terrain (*in situ*).

Tableau n°35: Temps de croissance et éléments biologiques du cycle vital

	<i>in situ</i>		en laboratoire	
	15-20°C	20-25°C	17-19°C	25°C
Durée d'incubation des oeufs			39 ± 2 jours (39-41 jours)	25,5 ± 1,5 j. (24-27 jours) (§ 4.3.3.)
Croissance de la taille d'éclosion jusqu'au stade de coquille juvénile (0,8 à 1,5-2 mm)	55 ± 10 jours (50-60 jours)	30 ± 10 jours (§ 4.3.3.)	23 ± 4 jours	17 ± 1,5 jours (§ 4.3.3.)
Croissance de 1,5-2 à 7,5 mm <i>in situ</i> ou 5 mm en laboratoire	49 jours (7 semaines)	31,5 ± 3,5 j. (4-5 semaines) (§ 5.1.5.1.)	130 ± 20 jours	95 ± 15 jours (§ 5.4.)
Temps écoulé depuis l'incubation de la ponte à la taille de 7,5 mm ( <i>in situ</i> ) et de 5 mm (en labo.)	104 ± 5 jours	61,5 ± 13,5 j.	192 ± 26 jours	137,5 ± 18 j.
Gain de temps de la ponte à la reproduction entre 15 et 25°C	40 %		30 %	
Taille de maturité sexuelle	mâle: 7 ± 0,5 mm femelle: 8 ± 1 mm			
Fécondité (sur 35 jours) (§ 4.3.2.2.) (nb oeufs/individu)			6,7 / individus	8,6 / individus
Éclosion (§ 4.3.2.3.)			50,7%	100%
Survie de 0,8 à 1,5-2 mm			72%	100% (§ 4.3.2.3.)
de 1,5-2 à 5-5,5 mm			75-90%	70-75% (§ 5.3.1.)
Parasitisme	faible	un peu plus important?		

Tableau n°36: Comparaison des vitesses de croissance observées

Température	Vitesse de croissance (en mm/semaine)	<i>in situ</i>		en laboratoire
		croissance maximum	phase de ralentissement	
19°C ± 4	1 <sup>ère</sup> cohorte de l'année	1,4-1,8	0,1	0,25 pour le passage de 0,8 à 2 mm et de 0,05 à 0,39 pour le passage de 2 à 5,5 mm
	cohortes suivantes	0,7-0,9	0,15	
26°C ± 3	1 <sup>ère</sup> cohorte de l'année	1,4-1,8	0,1	de 0,37 à 0,49 pour le passage de 0,8 à 2 mm et de 0,06 à 0,5 pour le passage de 2 à 5,5 mm
	cohortes suivantes	0,8-1	0,1	

6.1.2. Données bibliographiques

Les estimations de vitesse de croissance indiquées par les divers auteurs qui ont étudié *Bithynia* sont regroupées dans le tableau n°37.

Tableau n°37: Vitesses de croissance de *Bithynia* et de deux autres prosobranches

- *Bithynia tentaculata*:

Auteurs	Année	Estimations de la vitesse de croissance en mm/semaine	Conditions thermiques	Lieux
LILLY	1953	0,11 (de 5 mm en janvier à 8 mm en septembre)	non précisées mais importance du courant	Grande-Bretagne quart S-E
PINEL-ALLOUL	1971	0,5 en été 0,8 au printemps	glace de décembre à mai 23°C à 26°C en été	Canada Saint-Laurent (lac Saint-Louis)
YOUNG	1975	0,04 en hiver (1 mm/6 mois) 0,33 en été (4 mm/3 mois)	1°C ≤ θ < 20°C sans autre précision	Grande-Bretagne
VAILLANCOURT <i>et al</i>	1975	0,08 (+ 1,3 mm de juillet à octobre)	0°C ≤ θ < 20°C (+ 7 à 10°C en aval centrale réchauffée)	Canada Saint-Laurent (Gentilly)
DUSSART	1979	5 mm la 1 <sup>è</sup> année (croiss lente) 10 mm la 2 <sup>è</sup> année en mai	9,3°C ≤ θ < 10,8°C	Grande-Bretagne
VINCENT <i>et al</i>	1981	0,05 à 0,7 (0,017 à 0,1 mm/jour)	2°C ≤ θ < 19°C	Canada Saint-Laurent (estuaire)
KRUATRACHUE	1982	0,33: <i>B. siamensis</i> 0,61: <i>B. funiculata</i>	17°C ≤ θ < 28°C	<i>in vitro</i>
LEVINA	1984	1,1 (de 2,4 à 8,6 mm en 39 jours)	20-24°C	URSS réservoir Kremenchung
GILBERT <i>et al</i>	1986	très variables	de mai à août 1984	Canada Saint-Laurent (haut estuaire supérieur)

- Genres voisins:

*Amnicola limosa*

VAN DER SCHALIE	1973	optimum à 24°C vitesse de croissance non indiquée	gamme par 6°C de 6 à 36°C	Etats-Unis
PINEL-ALLOUL	1969	0,1 mm/semaine au printemps 0,23 mm/semaine en été	glace de décembre à mai 23°C à 26°C en été	Canada Saint-Laurent (Lac Saint Louis)

*Littorina littorea*

COUSIN	1971	0,5 au printemps 0,1 à 0,28 en été	8°C (février) à 18°C (septembre)	France (Manche)
--------	------	---------------------------------------	----------------------------------	-----------------

### 6.1.3. Analyse de la vitesse de croissance

La grande diversité de présentation et d'expression des résultats propre à chaque auteur fait que la comparaison des données bibliographiques entre elles d'une part et de mes propres observations d'autre part n'est pas des plus aisées.

La comparaison des vitesses d'accroissement exprimées en millimètres par semaine est à priori une démarche intéressante, mais pour que toutes ces valeurs soient comparables, il faut les corrélérer avec une durée pendant laquelle ces valeurs relativement constantes s'appliquent. Or les calculs de vitesse moyenne sur 5 ou 6 mois n'ont pas de signification compte-tenu du mode de croissance des gastéropodes. Aussi ce type d'analyse perd beaucoup de son intérêt dans la mesure où il se trouve toujours une donnée bibliographique qui corrobore ses propres résultats, puisque les valeurs indiquées varient de 0,05 mm/semaine à 1,1 mm/semaine. Personnellement, j'estime la vitesse de croissance maximum à plus de 1,7 mm/semaine dans certaines conditions sur le site de La Maxe, valeur qui n'est pas mentionnée dans la bibliographie.

Cela dit, la vitesse de croissance chez *B. tentaculata* subit incontestablement de très grandes variations selon l'âge des individus, selon les milieux, et ceci d'une année à l'autre dans un même milieu. La croissance présente des phases de croissance forte et des phases de croissance faible voire nulle. Cette très grande variation est constatée par tous les auteurs qui ont traité de la question, et ceci aussi bien *in situ* qu'en laboratoire. Si l'on essaie de corrélérer cette variabilité de croissance avec les diverses conditions des milieux étudiés, l'hypothèse d'une réponse adaptative très performante de *Bithynia* semble séduisante. De même, en laboratoire, les variations sont également très importantes, mais l'analyse fait ressortir des constantes corrélables directement à la température, que ce soit dans la nature ou en laboratoire. Si d'autres facteurs interviennent, comme cela est probable, dont la nourriture, les densités (GILBERT et VINCENT, 1986), ou les phases de développement de l'animal (VINCENT *et al*, 1981), la température est un facteur clé qui marque fortement les événements biologiques.

A la lumière des résultats obtenus sur près de 4300 individus récoltés sur 3 années, toutes générations confondues, toutes périodes de croissance et de repos confondues, la croissance moyenne est optimale entre 20 et 25°C. C'est ce qu'avait déjà annoncé VAN DER SCHALIE (1973) pour *Amnicola*. Cette vitesse se réduit d'autant plus que l'on s'éloigne de cette plage optimale thermique, que ce soit en abaissant ou en élevant les températures. En-dessous de 15°C, les activités biologiques sont fortement réduites, et au-dessus de 30°C, la mortalité devient importante. Selon MANN (1965 *in* PACKA-TCHISSAMBOU, 1979) et VAILANCOURT et COUTURE, 1975a), à partir de 30°C, on aborde les températures létales pour la majeure parties des organismes aquatiques en zone tempérée.

En laboratoire, j'obtiens les mêmes différences mais avec des vitesses de croissance moindres. Les températures testées (15°C et 25°C) correspondent aux limites de la zone thermique optimale pour la croissance; les températures ont été maintenues constantes sur des

périodes de 120 à 160 jours. Dans la nature, une telle stabilité sur une période aussi longue est tout à fait improbable. Malgré cette stabilité, on retrouve en laboratoire une grande fluctuation des résultats, comme cela est signalé déjà dans la nature par tous les auteurs. La vitesse de croissance individuelle peut être très différente selon les individus d'une même cohorte, tous les paramètres d'élevage étant constants. Cela ressort nettement de l'examen des écarts-types (tableau n°38).

Tableau n°38: Valeurs des écarts-types *in vitro* pour la croissance de 2 mm vers 7,5 mm

	Année	15°C	25°C
Individus issus du milieu naturel	1980	de 0,02 à 0,99 en 137 jours	de 0,27 à 0,615 en 150 jours
	1981	de 0,20 à 0,79 en 150 jours	
Individus issus de pontes et d'éclosions <i>in vitro</i>	1981	de 0,215 à 0,290 en 87 jours (croissance réduite)	de 0,18 à 0,48 en 113 jours

Si on se limite uniquement à la croissance des très jeunes individus, entre l'éclosion et 2 mm, on constate que cette variabilité est sensiblement plus réduite. En effet, *in vitro*, la croissance des très jeunes individus ( $T \leq 2$  mm) est nettement favorisée de façon assez homogène en milieu échauffé ( $\theta = 25^\circ\text{C}$ ) par rapport à un milieu plus tempéré ( $\theta = 15^\circ\text{C}$ ). Si l'on tient pour exacte la valeur de 0,8 mm de taille à l'éclosion (MATTICE, 1972) (KRUATRACHUE, 1982: 0,5 à 0,8 pour *B. siamensis*, *B. funiculata*), on constate qu'à  $15^\circ\text{C}$ , 44% de la population étudiée (total = 48 individus) atteignent 2-2,5 mm en 41 jours alors qu'à  $25^\circ\text{C}$ , 38% de la population (50 individus) atteignent cette taille en 28 jours, tous les autres paramètres étant identiques (§ 4.3.2.5.).

Il y a donc, lorsque l'on passe d'un domaine thermique compris entre  $15$  et  $20^\circ\text{C}$  à une plage comprise entre  $20$  et  $25^\circ\text{C}$ , une réduction de la durée de cette phase de croissance initiale permettant d'atteindre plus rapidement la taille juvénile avec une coquille formée complètement. Le gain de temps total (tableau n°35) permettant de passer de l'incubation des oeufs à l'animal sexuellement mature est de l'ordre de 40% selon mes observations *in situ*, et un peu moins, soit 30%, en laboratoire.

Enfin, on remarque qu'au cours de ces diverses phases de croissance, la mortalité ne dépasse pas 25%, mais avec une incidence variable selon les phases de croissance (tableau n°32), les températures inférieures à  $20^\circ\text{C}$  étant globalement plus favorables à la survie que celles supérieures à  $25^\circ\text{C}$ .

#### 6.1.4. Dynamique de la population et température du milieu

Les références bibliographiques concernant la dynamique de population de *Bithynia tentaculata* sont essentiellement dues à six auteurs:

- YOUNG (1975) : dans le canal de Birmingham-Worcester (Ouest Angleterre)  
à Stoke Works (près de Bromsgrove)  
 $1^{\circ}\text{C} \leq \theta \leq 20^{\circ}\text{C}$
- LODGE (1985) : dans le Lac Radley au Sud de l'Angleterre - lac eutrophe
- MATTICE (1972) : dans le Lac Oneida (Etat de New York, USA)  
(région climatique tempéré - lac eutrophe)
- DUSSART (1979) : sur 61 sites du N-O de l'Angleterre  
( $\theta$  moyenne:  $9,3^{\circ}\text{C}$  à  $10,8^{\circ}\text{C}$ )
- PINEL-ALLOUL (1971) : dans le Lac St Louis (sur le Saint Laurent)  
(amont de Montréal)
- VINCENT *et al* (1981) : dans le Haut estuaire du Saint Laurent - Centrale nucléaire  
de Gentilly : Québec (entre Montréal et Québec)  
 $2^{\circ}\text{C} \leq \theta \leq 19^{\circ}\text{C}$

Les résultats obtenus par ces auteurs indiquent que pour des milieux comparables au secteur non échauffé de la Maxe, les résultats sont équivalents, sans être strictement superposables. Le flux principal de jeunes s'observe de juillet à octobre. DUSSART (1979) et YOUNG (1975) en Angleterre, MATTICE (1972) aux USA et VINCENT *et al* (1981) au Canada, signalent un épisode de petits individus au courant du 1er trimestre de l'année en février ou mars, ce que j'ai observé également mais une seule fois sur trois années d'observations.

Par contre, en milieu échauffé à la Maxe, la venue de petits individus s'observe sporadiquement pendant tout le trimestre normalement hivernal, de janvier à mars, et le maximum de jeunes s'observe dès avril-mai. Ce phénomène est également signalé par VINCENT *et al* (1981) en aval de la centrale de Gentilly où le milieu aquatique subit un échauffement dû aux rejets.

## 6.2. PROPOSITION DE CYCLE VITAL DE *BITHYNIA TENTACULATA* SUR LE SITE DE LA MAXE

### 6.2.1. En secteur non échauffé

Les résultats que j'ai obtenu sur le site de La Maxe en milieu non échauffé me permettent d'appuyer les conclusions de PINEL-ALLOUL (1971). La maturité sexuelle est possible dès l'âge de 5-6 mois pour les individus nés en mai et capables éventuellement de reproduction dès le courant de l'été suivant (ponte et éclosion). Il y a une population de *Bithynia* constituée de deux cohortes d'individus reproducteurs induisant un épisode reproducteur printanier et un épisode estival. La discontinuité entre ces deux épisodes est plus ou moins accentuée selon les particularités climatiques caractéristiques des années successives.

La cohorte reproductrice printanière provient des individus qui ont atteint leur maturité soit au cours de l'année précédente, soit dès le début du printemps de l'année en cours pour les individus âgés de moins d'un an.

La cohorte estivale qui s'étend de mai à septembre est constituée par les survivants de la cohorte précédente, complétée progressivement par des individus plus jeunes nés au printemps et qui atteignent leur maturité sexuelle dans le courant de l'année.

En se référant aux diverses figures du paragraphe 5.1.4., il ne semble pas que sur le site de la Maxe, la mortalité soit particulièrement élevée après la période de reproduction en 1977. En juin et juillet 1978 par contre, on note une disparition importante des adultes. En 1979, la mortalité semble à nouveau régresser chez les grands individus. Ce fait pourrait indiquer que chez *Bithynia* l'espérance de vie est effectivement de l'ordre de 2 ans, comme le suggèrent de nombreux auteurs, même si parfois certains évoquent une possibilité de 3 voire 4 ans. Ce point particulier est repris au paragraphe 6.2.3..

#### 6.2.2. En secteur échauffé

Les caractéristiques thermiques de ce milieu le rendent très favorable au développement de *Bithynia* en hiver (températures minimales de 13°C) et au printemps, où la température de l'eau évolue de 14-15°C à 22-24°C. En été et au début de l'automne, selon les aléas climatiques, les conditions thermiques comprises entre 25 et 30°C (voire plus) font que l'évolution biologique est alors incertaine et perturbée.

Le fait qu'en plein hiver, les conditions thermiques minimales soient de l'ordre de 13-15°C, permet le maintien d'une activité biologique, conduisant à un flux de reproducteurs actifs dès la fin de l'hiver. La vitesse de croissance soutenue des jeunes leur permet rapidement d'atteindre la taille de maturation sexuelle et, dès le mois de mai puis en août, on observe de nouveaux flux de jeunes individus (figures 44 à 46).

Il y a donc deux, voire trois épisodes, d'éclosion sur une année grâce à une première reproduction précoce dans l'année, à un temps d'incubation réduit et à une croissance stimulée, Comme je l'observe pour le milieu naturel en 1977. Il semblerait à priori que le taux de survie dans une cohorte de géniteurs puisse rester assez élevé; il n'y a pas de période remarquable de disparition massive d'adultes.

En 1978, alors que la mortalité est assez importante en juillet en milieu naturel, cela ne semble pas être le cas en milieu échauffé où les grands individus persistent. Par contre, en 1979, au mois de mai, on constate la quasi-disparition des individus de taille supérieure à 5 mm. La présence presque permanente de grands individus ne permet pas de conclure pour autant à une survie améliorée en milieu échauffé. En effet, la présence importante de grands individus tout au long de l'année peut correspondre simplement à un remplacement rapide de ceux qui disparaissent

par de jeunes individus à croissance rapide, masquant ainsi le phénomène de mortalité.

Enfin, la fécondité (estimée à partir des données de laboratoire) est en baisse en milieu échauffé, et les estimations de densité de population accusent également un déficit. Ces résultats sont en accord avec ceux de VAILLANCOURT (1975) et de LAMBERT (1990).

Il y a donc en milieu échauffé suppression de la période hivernale défavorable, à l'origine de ce que l'on nomme communément "repos hivernal". La suppression de cette pause hivernale permet l'apparition très précoce d'une nouvelle génération. Toutefois, les effectifs des populations ainsi que le rendement des géniteurs semblent amoindris par rapport à ce que l'on peut observer en milieu naturel, où l'hiver assure une période de vie ralentie. De plus, ce secteur échauffé est le lieu d'hivernage pour de nombreux oiseaux et poissons qui trouvent là un endroit tempéré. Il est logique de penser que la prédation, due à leur présence accrue, doit également évoluer dans le même sens. Enfin, ce secteur échauffé subit de nombreux épisodes estivaux à plus de 30°C, et, dans ce cas, c'est cette saison qui devient très défavorable.

### 6.2.3. Durée de vie de *Bithynia tentaculata* L

Les évaluations de la durée de vie de *Bithynia tentaculata* sont très variables; elles sont présentées dans le tableau n°39.

Tableau n°39: Durée de vie de *Bithynia* telle qu'elle ressort de la bibliographie

<i>Auteurs</i>	<i>Durée de vie</i>
PINEL-ALLOUL (1971)	6 mois à 1 an
VINCENT <i>et al</i> (1981)	48 à 51 mois exceptionnellement 39 mois = moins de 7% d'une population 24 mois = plus de 10% jusqu'en mars
YOUNG (1975)	24 mois
MATTICE (1971)	16-18 mois
SCHÄFER (1952)	24 mois
BOYCOTT (1936) <i>in</i> LILLY (1953)	24-36 mois

La plupart des auteurs s'accordent donc pour des durées comprises entre 12 et 24 mois et cette longévité dépendrait:

- du taux de croissance, surtout la première année (un taux élevé serait défavorable à une longue vie) (VINCENT et LETOURNEAU 1985)
- de l'âge de la première reproduction (une reproduction précoce induirait une mort précoce) (YOUNG 1975)
- de la taille au premier hiver (une taille réduite le premier hiver serait favorisante) (VINCENT et LETOURNEAU 1985).

Seuls BOYCOTT (1936 *in* LILLY 1953) et LILLY (1953) avancent pour toute une population des valeurs plus élevées, de l'ordre de 2 à 3 ans. A l'inverse, PINEL-ALLOUL (1971) propose le chiffre de 6 mois et observe en laboratoire la mort des femelles après la ponte, lorsque celles-ci sont nées dans l'année avec maturation sexuelle rapide.

D'après mes observations, il ressort de l'analyse des divers histogrammes que la durée de vie n'excède pas un an à la Maxe en milieu échauffé. L'analyse par strie d'accroissement (VINCENT et VAILLANCOURT, 1981) n'est pas utilisable, la température hivernale de l'eau restant au minimum au voisinage de 15°C. Les remarques et suggestions de VINCENT et LETOURNEAU (1985), qui indiquent que l'âge de la première reproduction conditionne l'espérance de vie, semblent se vérifier sur le site de la Maxe. Ils notent par ailleurs que le taux de mortalité augmente avec le taux de croissance en première année. Cela se vérifie également sur le site de la Maxe.

VINCENT et LETOURNEAU (1985) affirment que l'espérance de vie diminue avec l'augmentation de la taille au cours du premier hiver. Ces observations corroborent parfaitement mes estimations en secteur échauffé où la croissance, réduite certes, se poursuit sans véritable interruption en hiver, et où la durée de vie de la majorité des individus doit être comprise entre 5 mois (environ 80%) et 1 an (environ 20%).

Les conclusions de PINEL-ALLOUL (1971), indiquant la mort des femelles après la ponte si la naissance, la maturation sexuelle et la reproduction interviennent au cours de la même saison (entre le printemps et l'automne) sont également acceptables sans pouvoir toutefois être vérifiées *in situ*. Tout ceci indique clairement que l'intensité de l'activité physiologique conditionnent l'espérance de vie. Beaucoup d'auteurs avaient évoqué l'importance de la température sans pouvoir vérifier facilement dans la nature ses diverses incidences. Mes observations confirment le bien-fondé de ces hypothèses. Toutefois il persiste une incertitude quant à la durée de vie la plus brève possible après avoir assuré une reproduction. Je suggère que 6 mois, hypothèse avancée par PINEL-ALLOUL (1971) ne soit pas un minimum, et que 4 mois et demi à 5 mois sont des valeurs possibles pour la durée de vie minimale dans un milieu où la température hivernale ne descend pas sous 13-15°C. Cette estimation minimaliste de la durée de vie est tout à fait conforme aux observations réalisées en secteur échauffé.

### 6.3. TAILLE ET ÂGE ET DE MATURITE SEXUELLE

Il est évident que la température n'est pas le seul paramètre qui influence la maturité sexuelle. CALOW (1978) a montré qu'une alimentation réduite restreint le développement gonadique. De même, VINCENT et GAUCHER (1983) indiquent une taille de maturité sexuelle des femelles à 6 mm en milieu riche en Ca<sup>++</sup> et de 8,5 mm en milieu plus pauvre en Ca<sup>++</sup>, alors que MC KILLOP et HARRISON (1972, *in* VINCENT et LETOURNEAU, 1985) considèrent que la taille de maturité sexuelle lors de la première reproduction reste constante. Tous les auteurs sont d'accord

pour attribuer à la température un rôle de premier plan dans la maturation gonadique. Ils s'accordent également sur l'influence de la durée des températures hivernales et printanières dans la succession des diverses étapes des cycles biologiques.

PINEL-ALLOUL (1971) estime à 7 mm pour les mâles et 8-9 mm pour les femelles la taille de maturité sexuelle dans le Saint Laurent, cette taille pouvant être atteinte en 6 mois ou 1 an selon le moment de l'année où se situe l'éclosion et la période de croissance.

VINCENT et GAUCHER (1983) estiment une reproduction possible à partir de 6 mois, ceci à partir d'élevages en tubes individuels dans la nature et en laboratoire.

KRUATRACHUE, pour *B. siamensis*, à 27-29°C, indique que la taille de 6,5-7 mm est atteinte à 18-19 semaines soit 4-5 mois. LILLY donne des chiffres équivalents soit 6-7 mm, mais cette taille n'est atteinte qu'au printemps qui suit la ponte; LATCHFORD (1925), SCHÄFER (1953a) et LODGE (1985) proposent même des âges évoluant de 18 mois à 3 ans pour atteindre la maturité sexuelle. Ce sont les conditions du milieu propres à chaque étude qui ne sont pas équivalentes et qui expliquent ces divergences.

En revanche, VAILLANCOURT et COUTURE (1975a), reprenant PINEL-ALLOUL (1971) et VAN DER SCHALIE (1973), avancent que des températures comprises entre 6 et 18°C provoquent la latence gonadique, les températures optimales se situeraient entre 18 et 24°C. Pour ces auteurs, au-delà de 24°C plus les températures sont élevées et plus les risques de désordres de la reproduction sont importants. Les mêmes remarques sont formulées par COUSIN (1971) pour *Littorina littorea*. On peut donc admettre comme taille tout à fait minimale de maturité sexuelle ; 6 mm, aucun auteur ne signalant des cas de maturité sexuelle plus précoce, et c'est également ma conclusion suite aux diverses investigations histologiques que j'ai menées (§ 4.4.).

Concernant l'âge correspondant à cette taille, les avis sont donc très divergents (de 6 mois à 3 ans). Mes observations me conduisent à penser que le facteur thermique est un des facteurs essentiels de ces divergences, une élévation de température permettant d'atteindre la taille de maturité sexuelle plus rapidement, notamment grâce à l'accélération sensible des premières étapes du cycle vital.

Il faut néanmoins rester prudent. Des observations indiquent que l'augmentation de température a un effet positif sur la croissance, mais s'accompagne d'une réduction du développement gonadique (VAN DER SCHALIE, 1973). C'est un phénomène que je n'ai pas observé.

La connaissance d'éléments de physiologie nous apprend également (MATTICE, 1972 ; TASHIRO, 1982 et VINCENT et GAUCHER, 1983) que la première année, le métabolisme énergétique assure essentiellement la croissance, alors que chez les femelles de deux et trois ans, après la ponte, les apports alimentaires couvrent le coût de la reproduction (TASHIRO, 1982). Les études de TASHIRO (1982) dans le lac Oneïda révèlent en outre qu'il existe un comportement alimentaire saisonnier en fonction de l'âge, du sexe et des substrats alimentaires disponibles. Chez les femelles, l'assimilation d'azote est accrue pour assurer la reproduction. *Bithynia* n'est brouteur

qu'avant le pic algal de printemps et tardivement en automne quand les matières en suspension sont réduites. TASHIRO (1982) et MATTICE (1970, *in* TASHIRO, 1982) notent que *Bithynia* passe la majeure partie du temps de la période active de manière sédentaire, filtrant l'eau, en restant fixée sous les cailloux. Néanmoins, les essais *in vitro* sur 8 mois montrent une survie et une reproduction, même si le broutage sans filtration est la seule source alimentaire (TASHIRO, 1982).

Il existe donc un régime alimentaire suffisamment plastique dans ses sources d'approvisionnement, mais bien établi dans son usage en fonction de l'âge et des dominantes physiologiques : croissance au début du cycle vital, puis reproduction.

Enfin, VINCENT et GAUCHER (1983) notent que les mâles sont plus grands que les femelles à âges identiques et qu'ils atteignent des tailles supérieures aux femelles. Ils investissent moins dans le métabolisme reproducteur (gamétogenèse) que les femelles (gamétogenèse et ponte), l'écart de taille mâle-femelle se creusant avec l'âge. En tenant compte de toutes ces remarques, il est possible à partir des histogrammes et des études histologiques des gonades d'évaluer l'âge de la taille de maturité sexuelle de *Bithynia* sur le site de La Maxe.

Dans le secteur naturel non échauffé (prise d'eau de Moselle), la taille de maturité sexuelle est comprise entre 6,5 mm et 7,5 mm; elle est atteinte vers l'âge de 5-6 mois, alors qu'en milieu échauffé (rejet), cette même taille peut être atteinte vers l'âge de 3-3,5 mois en période printanière et de 3,5-4 mois en période estivale où la température de l'eau atteint et dépasse même les 30°C.

Sans trancher définitivement la question de la maturité sexuelle qui dépend soit d'une taille fixe (MC KILLOP et HARRISON 1972 *in* VINCENT et LETOURNEAU, 1985) soit d'un âge déterminé (VINCENT et GAUCHER, 1983), avec taille variable, il semble bien que ce soit l'âge de maturité sexuelle qui soit affecté par le coefficient thermique et non la taille minimale de maturité de reproduction qui reste invariable. Mes observations histologiques ne m'ont pas montré d'individus arrivés à maturité avec des tailles de coquille nettement inférieures à ce qui est connu. Par contre, dans tous les cas, l'âge des individus arrivés à maturité est inférieur à l'âge le plus précoce, soit six mois, des données bibliographiques (PINEL-ALLOUL, 1971).

L'âge de 4 à 5 mois pour la maturité en Moselle se rapproche de celui indiqué par cet auteur, les conditions physico-chimiques, dureté et température en particulier, étant voisines ou légèrement plus élevées en Moselle. En milieu échauffé, l'âge de 3 mois pour atteindre la maturité sexuelle est un élément nouveau. C'est lui qui explique la succession plus ou moins marquée de 2 ou 3 flux de populations plus ou moins continus ou discontinus, le premier s'observant dès le mois de mars. Cette donnée étant considérée comme admise, les éléments de physiologie indiquant un métabolisme orienté vers la croissance la première année et vers la reproduction les années suivantes deviennent caduques. Sur le site de La Maxe, *Bithynia* a un investissement métabolique considérable simultané ou à court intervalle pour les animaux du secteur naturel et encore plus pour ceux du secteur échauffé, où il y a en outre dysharmonie entre le stock alimentaire et les conditions thermiques.

#### 6.4. LES TYPES DE CYCLES BIOLOGIQUES DE *BITHYNIA TENTACULATA* L.

Si l'on se réfère aux conclusions des travaux de VINCENT et HARVEY (1985), il y aurait chez *B. tentaculata* deux types de cycles correspondant à deux stratégies reproductrices, un cycle qualifié de long et un autre de court.

Dans le cycle reproducteur dit long, la maturité sexuelle est atteinte à 2 ans se traduisant par une distribution de population unimodale avec période de ponte plutôt courte. Toutes les générations ne se reproduisent pas au printemps, seuls les individus âgés de 2 et 3 ans sont géniteurs, ceux de 1 an ont une taille insuffisante.

Dans le cycle court, la maturité sexuelle est atteinte à 1 an et toutes les générations présentes au printemps se reproduisent. L'hétérogénéité de cette population reproductrice se traduit par une période de ponte étalée sur plusieurs mois, avec deux flux et constitution d'une distribution de population bimodale. Les jeunes de la cohorte de tailles supérieures proviennent de femelles ayant atteint la taille de maturité sexuelle (7 mm) au début de la saison de reproduction, alors que les jeunes de la cohorte de tailles inférieures sont issus de femelles plus petites qui atteignent leur maturité sexuelle plus tard et pondent de juin à août (VINCENT et HARVEY, 1985). Ce type de cycle reproducteur ne serait possible que si les jeunes nés l'année précédente atteignaient au moins 5 mm à la sortie de l'hiver. Dans cette stratégie, il est admis que la taille de maturité sexuelle est une donnée stable.

Si cette taille est atteinte par des vitesses de croissance différentes, les âges de maturité sexuelle sont forcément différents, et ce sont soit des facteurs abiotiques, soit des facteurs biologiques propres au genre qui sont en cause.

Comme cela a déjà été indiqué (§ 5.1.5.1., page 113), en secteur naturel, j'observe une alternance d'années montrant plutôt des populations bimodales (1977, 1979) et des populations unimodales (1978). Selon la proposition de VINCENT et HARVEY (1985), cela correspondrait à une alternance de cycles reproducteurs de type court et de cycles de type long. Cette situation est mentionnée par VINCENT (1984) dans certains secteurs du Saint Laurent au Canada; elle correspondrait à une alternance d'accroissement et de déclin dans la population. Le passage d'un type de cycle à l'autre résulterait des variations du taux de croissance et d'une forte mortalité des oeufs et des nouveaux-nés (VINCENT et GAUCHER, 1983). Dans le cycle court, VINCENT et HARVEY (1985) placent la maturité sexuelle à un an, alors que je pense qu'elle peut être atteinte à La Maxe en secteur naturel en six mois environ, quelque soit le type de cycle auquel on se réfère. En secteur échauffé, le seul paramètre différent du milieu naturel voisin non échauffé est la température. Cet échauffement se traduit dans ce secteur par des périodes de pontes plus précoces et plus actives, des phases de croissance plus importantes, mais avec des effectifs observés de population plus réduits.

L'examen des histogrammes de 1977 en secteur échauffé montre une alternance de bimodalité (mai-août), d'unimodalité (juin-septembre), et des cas intermédiaires moins nets (mars-

avril / juin- juillet et même octobre).

En 1978, on retrouve une situation comparable quoique moins perturbée, avec bimodalité en mars-mai-juin et septembre, et unimodalité réduite en août seulement.

En 1979, la bimodalité semble plus stable de mai à août, période étudiée. En milieu échauffé, on observe donc une sorte de condensé annuel où il y aurait une succession des deux types de cycles, conduisant à une dynamique de population particulière. Dans ce cas, l'âge de maturité sexuelle se référant à un type de cycle n'a plus de signification réelle, et la notion même de type de cycle devient extrêmement délicate à manier. En milieu échauffé, toutes mes observations et mesures m'amènent à proposer une durée du cycle reproducteur très inférieure à 1 an; je l'estime à 4 mois voire moins, c'est-à-dire moins que les propositions de la bibliographie, y compris les plus courtes, soit 6 mois (PINEL-ALLOUL, 1971). Ce cycle reproducteur très court n'aboutit pas à une distribution telle qu'elle est prévue par VINCENT et HARVEY (1985).

VINCENT (1984) indique que le type de cycle long semble une stratégie reproductrice en liaison avec une population en accroissement (stratégie de type K), alors que le cycle court correspondrait à des phases de déclin de population (stratégie de type r).

Les modèles démographiques ainsi proposés par PIANKA (1970, 1978 *in* VINCENT, 1984) [stratégies de type K (vie longue, développement lent, aptitude à la compétition en milieu stable) et stratégies de type r (vie courte, reproduction précoce, colonisation pionnière de milieux instables)] ne permettent pas d'expliquer la dynamique de population résultant d'un échauffement régulier qui respecte les variations saisonnières. Le milieu échauffé étudié n'est pas particulièrement plus instable que le milieu naturel non échauffé. Le modèle de PIANKA prévoit un fort accroissement d'effectifs en liaison avec une reproduction précoce; cela ne se vérifie pas sur le site de La Maxe (prédation hivernale?; mortalité estivale?), c'est même le phénomène inverse qui se réalise confortant les critiques de BELL à l'égard de des propositions de PIANKA (1978, *in* VINCENT et HARVEY, 1985). Les remarques de VINCENT et HARVEY (1985) corrélant un cycle long avec de forts effectifs ne se vérifient pas non plus ici, puisqu'en secteur naturel le cycle plutôt de type court permet le développement d'une population très importante numériquement. En secteur échauffé l'effectif numériquement réduit de presque 50% par rapport au secteur naturel ne correspond à aucun des modèles démographiques proposés.

C'est l'absence de froidure hivernale et la présence de chaleurs excessives estivales qui sont les facteurs "perturbants" des cycles naturels. Ce transfert de périodes défavorables dans le déroulement annuel aboutit à une chronologie de reproduction et à des vitesses d'accroissement de taille des individus tout à fait originaux. Cela indique une grande plasticité de l'espèce mais avec une limite qui se traduit par une démographie numériquement déprimée.

La discrimination des individus d'âges différents devient impossible ; les stries d'accroissement annuelles, si tant est qu'elles le soient, ne se visualisent pas (VINCENT et VAILLANCOURT, 1981).

Les modifications du régime thermique indépendamment de tous les autres facteurs du

milieu obligent à se poser la question concernant les autres paramètres qui demeurent, eux, synchrones des saisons. La température seule n'induit pas toutes les perturbations mentionnées, puisque les autres paramètres saisonniers du milieu deviennent, de fait, des facteurs limitants potentiels (nutrition, prédation, hyperthermie, photopériode).

## 6.5. CYCLES COMPENSES

La notion de cycle reproducteur est sensée décrire au mieux, si ce n'est parfaitement, la vie d'un individu "modèle". En réalité, ce concept qui doit caractériser un individu découle de l'observation d'une population, et il est donc vain d'espérer expliquer tous les aspects de la démographie *in situ*, à partir de ce seul cycle reproducteur, fut-il élaboré avec un maximum de soin.

GILBERT *et al* (1986) signalent les interactions entre densité de population et nourriture disponible qui peuvent ne pas modifier sensiblement la physiologie reproductrice d'un seul individu, mais par effet sur l'ensemble des individus d'une population, harmoniser la vitesse de croissance et ainsi augmenter la fécondité d'une population en augmentant le nombre d'individus aptes simultanément à la reproduction.

De même, HUNTER (1961) signale qu'une ponte plus tardive au printemps ou en été peut être compensée par une vitesse de croissance plus rapide, aboutissant à une synchronisation de la période de reproduction, notamment chez *Lymnaea*. La structure du peuplement à La Maxe avant ou après l'hiver en milieu échauffé et non échauffé (cf § 5.1.6.) indique qu'il peut exister de telles compensations, mais aussi que les variations individuelles de réaction à l'intérieur d'une cohorte sont importantes aussi bien *in situ* qu'en laboratoire. On peut émettre dans cette optique l'hypothèse qu'il peut y avoir compensation de la baisse des effectifs par une maturité précoce assortie d'une augmentation significative de la fécondité; en laboratoire, il y a effectivement une fécondité accrue à 25°C par rapport à 15°C avec un optimum (qui reste à 20°C).

L'optimum de température de 20-23°C évoqué par de nombreux auteurs permet le développement efficace de l'individu et du peuplement en phase avec les autres caractéristiques saisonnières du milieu. Lorsqu'il y a dysharmonie comme dans le secteur échauffé, il apparaît un ensemble de réponses (croissance, fécondité, densité, ...) de la part de *Bithynia* mais également de toute la zoocénose visant à compenser les contraintes d'autres paramètres qui deviennent alors limitants, bien que l'optimum thermique soit atteint.

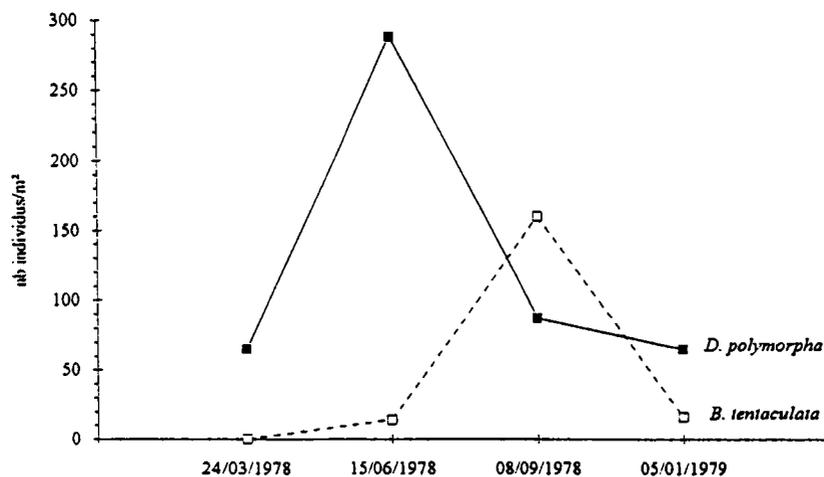
## 6.6. POTENTIALITES ECOLOGIQUES DU GENRE *BITHYNIA* : CAS DU SITE DE CATTENOM

Le centre électronucléaire de Cattenom (4 x 1300 MgW) est en service depuis 1987. Le plan d'eau du Mirgenbach, d'une surface de 95 ha, qui se trouve à proximité de la centrale, sert de réservoir de sécurité ainsi que de tampon thermique recevant les eaux de purge des réfrigérants. Ce réservoir est formé par un barrage dressé sur le Mirgenbach, affluent en rive gauche de la Moselle. Ses caractéristiques thermiques et morphologiques ne permettent pas une comparaison directe et sans réserve avec la Maxe. Les biotopes colonisables par *Bithynia* ne sont pas équivalents à ceux de La Maxe et les accroissements de température observés dans ce plan d'eau sont un peu plus réduits que ceux mesurés dans le canal de rejet à la Maxe.

La cinétique de colonisation de ce nouveau plan d'eau échauffé fait apparaître un développement de *Bithynia* mais avec un retard par rapport à *Dreissena polymorpha*. Le mode de dissémination par larve planctonique pour *D. polymorpha* à partir de la Moselle peut expliquer l'avantage initial pour ce bivalve dans la conquête des biotopes nouveaux. *Bithynia tentaculata* est abondante dans la Moselle à ce niveau et parvient donc à coloniser ce nouveau milieu, mais plus lentement semble-t-il.

La courbe de colonisation, aussi bien en nombre d'individus qu'en biomasse, indique que *D. polymorpha* et *B. tentaculata* réalisent 99,3% de la biomasse macrobenthique totale récoltée (Université de METZ, laboratoire d'écologie, 1988). La cinétique de colonisation de *B. tentaculata* indique un taux de pénétration très fort après un retard relatif initial. A l'issue de cinq années de prospection sur ce site (1988-1993) par le centre de recherches en écologie de l'Université de METZ (document en cours de publication), il s'avère que la colonisation par les gastéropodes en général, et *Bithynia* en particulier, reste assez limitée. Les biotopes disponibles pour *Bithynia* sont occupés en premier par *Dreissena* et seuls les secteurs peu propices à *Dreissena* montrent des colonies de *Bithynia*. L'absence de courants contrairement au site de La Maxe est peut-être un élément qui participe à la limitation du développement de *Bithynia* dans ce plan d'eau.

**Figure 38:** Evolution de la colonisation de la retenue du MIRGENBACH (centrale électronucléaire de CATTENOM) par *Dreissena polymorpha* et *Bithynia tentaculata*



## **7. CONCLUSIONS**

Mes observations, études et expériences menées sur le site de La Maxe pendant trois années, complétées par deux années de vérifications en laboratoire, font apparaître qu'une augmentation régulière de 7 à 10°C de la température de l'eau par rapport aux valeurs saisonnières aboutit:

- à une fécondité plus importante (au moins en laboratoire) tant que la température n'excède pas 25-27°C,
- à une diminution très sensible (30%) du temps de maturation des pontes,
- à une croissance rapide après l'éclosion jusqu'à une taille de 1,5-2 mm où l'animal perd son aspect juvénile pour prendre la "livrée" d'adulte,
- à une croissance de la taille de 2 mm à celle de 7 mm, qui est la taille de maturité sexuelle, qui se fait plus rapidement grâce à des phases de croissance plus soutenues et plus fréquentes, mais les vitesses de croissance observées au cours des phases d'accroissement de taille ne sont pas sensiblement modifiées par la température.

L'ensemble de ces paramètres permet à un animal d'atteindre sa taille de maturité sexuelle en moins de quatre mois lorsque l'évolution des températures se fait dans l'intervalle 15°C-25°C. C'est ce qui s'observe en secteur échauffé dès la fin de l'hiver. Par contre, je n'ai pas observé de modification de la taille de maturité sexuelle en réponse à une augmentation de température.

L'absence de froidure hivernale induit une reproduction post-hivernale et pré-printanière extrêmement précoce. Cette reproduction précoce active induit une dynamique de population originale en secteur échauffé, marquée:

- par une désynchronisation entre la température et les autres paramètres saisonniers qui ne sont pas modifiés,
- par un risque de prédation potentielle accrue suite à la forte concentration hivernale de poissons et oiseaux qui passent l'hiver sur le secteur échauffé, très tempéré,
- par un risque de mortalité plus important des pontes et des jeunes nouvellement éclos en période estivale où des maxima à 30°C voire 35°C sont possibles sur plusieurs jours,
- par une variation des effectifs récoltés (et observés) qui est plus réduite en secteur échauffé, indiquant qu'il y a un recrutement plus réduit mais plus régulier qui s'appuie sur une reproduction moins marquée par les saisons.

Toutes ces conclusions sont valables pour des températures comprises entre 15°C et 25°C. Celles-ci s'observent dans le milieu échauffé dès les mois de février-mars et persistent jusqu'à l'entrée de l'été. A ce moment, ce sont les maxima thermiques (30-35°C) qui deviennent limitants. Cette stimulation du cycle vital par effet thermique dès février, malgré la désynchronisation des autres paramètres saisonniers (photopériode, phytoplancton), aboutit à l'installation d'un cycle vital qui se déroule en moins de 4 mois. Il permet la constitution de trois épisodes reproducteurs sur une année.

En milieu échauffé, la durée de vie peut être réduite à moins de six mois lorsque les conditions permettent le déroulement optimal du cycle vital.

La place de *Bithynia* au sein du peuplement benthique est favorisée par l'échauffement. Celui-ci élimine ou freine semble-t-il le développement des autres mollusques directement concurrents de *Bithynia* (*Physa*, *Planorbis*, *Valvata*, *Viviparus*, ...) pour les espaces colonisables qui sont plutôt limités dans les secteurs étudiés.

En milieu échauffé, les variations annuelles d'effectifs de population sont moins accentuées qu'en secteur naturel non échauffé, et les pics de populations liés à l'arrivée des cohortes de jeunes s'observent avec une avance qui peut atteindre plus de 2 mois. Toutefois, les anomalies climatiques défavorables observées au printemps 1978 et printemps 1979 se répercutent à la fois sur le secteur naturel et le secteur échauffé. Dans ce cas, la température printanière du secteur échauffé ne s'accroît que très lentement au-delà de 15°C. Bien que théoriquement, les conditions thermiques permettent la mise en place de phases de reproductions actives, on observe dans le secteur échauffé le même retard ou presque en 1978 ou 1979 que celui observé dans le secteur naturel, par rapport à 1977. Le seuil de température de 15°C doit être atteint et dépassé avec une évolution thermique franche vers 20°C pour permettre une reproduction active.

Les différences mentionnées précédemment entre secteur naturel et secteur échauffé sont, à l'évidence, fortement liées aux différences de régimes thermiques. Mais les autres paramètres du milieu, et notamment le mode de variations de la température et la charge solide liée au débit, sont également pris en compte par l'animal pour son développement.

Grâce à sa grande plasticité d'adaptation aussi bien aux conditions thermiques que celles concernant les ressources alimentaires et les surfaces colonisables disponibles, *Bithynia* se développe très bien en réponse à l'échauffement régulier du milieu, milieu qui conserve malgré tout une rythmicité thermique saisonnière.

Cette tolérance aux conditions du milieu déjà signalée pour de nombreux paramètres physico-chimiques et toxicologiques est confirmée pour les facteurs thermiques. Elle fait de *Bithynia tentaculata* une espèce capable de coloniser ou de s'adapter à de nombreux milieux en aval des rejets d'effluents thermiques.

Les paramètres limitants le plus son installation et son extension sont :

- la vitesse du courant qui doit rester modérée mais suffisante,
- un maximum thermique de l'ordre de 30°C ± 2, mais dès 25°C-27°C, des perturbations

sont perceptibles dans la dynamique de population.

Cette tolérance thermique élevée ne rend pas cette espèce gênante pour les installations productrices d'électricité et utilisatrices de d'eau, car à la différence des mollusques bivalves, il n'y a pas de stade larvaire planctonique capable d'assurer la dissémination au sein même des tubes des condenseurs.

Cette absence de larves planctoniques n'a pas empêché la colonisation du canal de rejet à la Maxe. La population du canal d'aménée (canal de prise = milieu naturel) est évidemment issue de la population des berges de Moselle, en continuité directe. Mais le canal de rejet est séparé des berges de Moselle, à l'amont par la centrale qui fait barrage, et à l'aval par une "lagune" sableuse de près de 2,5 km de long.

La colonisation du canal de rejet d'eau échauffée n'a pas pu se faire à travers la centrale (absence de larves planctoniques et taille de 0,8 mm pour les jeunes), mais obligatoirement par "transit" à travers la "lagune" qui est sableuse et mesure 2,5 km de long. Cette colonisation théoriquement est très aléatoire et incertaine, mais c'est une des seules solutions, et les observations de PACKA-TCHISSAMBOU (1976) ainsi que les miennes étayent cette hypothèse.

La dispersion aérienne par les oiseaux (W.J. REES, 1965) est également un facteur important de dissémination des mollusques. Le transport des oeufs d'un large éventail de gastéropodes aquatiques par les oiseaux qui les déposent sur les feuilles des plantes aquatiques est bien connu.

Si le site de La Maxe est un lieu d'hivernage pour de nombreux genres de la faune avicole (foulque, colvert, filigule, milouin) (MICHEL, 1993) facilitant ce type de dissémination, la végétation phanérogamique aquatique est, elle, assez réduite

Transit par reptation à travers la lagune ou dissémination par les oiseaux sont d'ailleurs complémentaires et très probables tous deux. La colonisation du canal de rejet par *Bithynia* s'est parfaitement réalisée et elle témoigne de la vitalité de *Bithynia tentaculata* à occuper tous les sites qui lui sont accessibles, en adaptant sa stratégie de développement aux conditions du milieu, fussent-elles tout à fait atypiques et différentes de celles du milieu d'origine.

# **RESUME**

L'objectif de cette étude est d'apprécier l'effet de l'échauffement du milieu aquatique sur le cycle vital de *Bithynia tentaculata* (Mollusques, Gastéropodes), échauffement consécutif au passage de l'eau dans les tubes des condenseurs de la centrale thermique E.D.F. située à La Maxe.

Le suivi sur le terrain des événements rythmant le cycle vital (pontes, éclosions, croissance, maturité sexuelle et reproduction) a été poursuivi sur trois années. Deux années complémentaires d'études en laboratoire m'ont permis d'affiner les connaissances de paramètres difficiles à maîtriser sur le terrain. Il s'agit de la fécondité, de la durée d'incubation des oeufs et des taux de croissance, qui ont été évalués en réponse à des conditions d'élevage imposées stables. L'approche histologique et caryotypique a permis de confirmer la position systématique de *Bithynia tentaculata* et la taille de maturité sexuelle.

La synthèse des résultats acquis fait apparaître que c'est la durée d'incubation des oeufs, et les premiers stades de croissance en particulier, qui sont les plus sensibles à l'augmentation de température. La réduction de ces deux étapes ainsi que des phases de croissance plus nombreuses permettent à *Bithynia* d'atteindre sa taille de maturité sexuelle plus rapidement en milieu échauffé. L'apparition précoce dans l'année de la première phase de reproduction induit une dynamique de population originale en secteur échauffé caractérisée par un cycle reproducteur qui peut se dérouler en moins de quatre mois, permettant la succession de deux, voire trois, épisodes reproducteurs dans la même saison.

Toutefois, le développement des cohortes successives se trouve limité:

- par une désynchronisation de la température avec les autres paramètres saisonniers qui sont inchangés,
- par un risque de prédation possible de la part de très nombreux poissons et oiseaux qui hivernent sur ce site très tempéré en hiver,
- par un risque de mortalité plus important des pontes et des jeunes *Bithynia* au cours des échauffements estivaux du milieu (températures de 30°C à 35°C).

Enfin, le peuplement du secteur échauffé est marquée par une moindre fluctuation des effectifs tout au long de l'année, alors qu'en secteur naturel non échauffé, la population est caractérisée par un pic estival et un creux hivernal très marqués.

Ces conclusions s'appliquent à la période de fonctionnement régulier de ce site (1971-1982), qui se traduisait par un échauffement régulier de 7-10°C du milieu par rapport aux variations saisonnières naturelles.

**Mots-Clés:** *Bithynia tentaculata*, Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches, cycle reproducteur, température, modèle de croissance, biométrie, dynamique de population.

## **BIBLIOGRAPHIE**

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAM W., 1960. Mollusques. Tome I : Mollusques terrestres et dulcicoles, 402 p.-4 f. de pl.  
In : Faune de Belgique. Bruxelles : Institut royal des sciences naturelles de Belgique.
- ASSOCIATION FRANCAISE POUR L'ETUDE DES EAUX (AFEE), 1980. Les rejets d'eaux chaudes des centrales thermiques. 1<sup>ère</sup> partie : Etudes sur sites des effluents sur la vie aquatique. Etude de synthèse réalisée par L. Levesque. 177 p. Paris : AFEE, CNDIE.
- ANKEL W.E., 1924. Der Spermatozoendimorphismus bei *Bithynia tentaculata* L. und *Viviparus viviparus* L.. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, Abt. B, **1** : 85-166.
- AUPINEL P., 1990. Influence de la photopériode sur l'activité saisonnière de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller) : effet spécifique sur la croissance et la reproduction, pp 182-187. In : Régulation des cycles saisonniers chez les Invertébrés. P. Perron, J. Missonnier, B. Mauchamp (éd.). (Colloques de l'INRA ; 52). Paris : INRA.
- BARROIN G., 1991. La réhabilitation des plans d'eau. *La Recherche*, **22** (238) : 1412-1422
- BAYOMY M.F.F., J. JOOSSE, 1987. Effects of temperature and photoperiod on egg laying, body growth and survival of *Bulinus truncatus*. *Proc. k. ned. Akad. wet.*, C **90** (3) : 243-256.
- BLUZAT R., J. SEUGE, 1979. Etude de la toxicité chronique de deux insecticides (Carbaryl et lindane) à la génération FI de *Lymnaea stagnalis* L. (Mollusque gastéropode pulmoné). I. Croissance des coquilles. *Hydrobiol.*, **65** (3) : 245-255.
- BLUZAT R., J. SEUGE, 1981a. Effets à long terme de 4 détersifs chez le pulmoné d'eau douce *Lymnaea stagnalis* L. : intoxication des adultes. *Hydrobiol.*, **83** : 403-409.
- BLUZAT R., J. SEUGE, 1981b. Effets à long terme de quatre détersifs chez le pulmoné d'eau douce *Lymnaea stagnalis* L. : intoxication des animaux dès l'éclosion. *Environ. pollut.*, Sér. A, **25** : 105-122.
- BODOY A., 1976. Etude de l'influence de la température liée à la pollution thermique sur la survie et la biologie de quelques mollusques des substrats meubles. 109 p. Th. 3<sup>ème</sup> cycle : Océanogr. biol. : Aix-Marseille 2.
- BODOY A., H. MASSE, 1976. Influence de la température sur la ponte et le développement embryonnaire de deux mollusques gastéropodes prosobranches, *Polinices alderi* (Forbes) et *Nassarius pygmaeus* (Lamarck). *Haliotis*, **7** : 63-65.
- BOHLKEN S., J. JOOSSE, 1982. The effect of photoperiod on female reproductive activity and growth of the freshwater pulmonate snail *Lymnaea stagnalis* kept under laboratory breeding conditions. *Int. j. invertebr. reprod.*, **4** : 213-222.
- BOHLKEN S., J. JOOSSE, R. van ELK, W.P.M. GERAERTS, 1986. Interaction of photoperiod and nutritive state in female reproduction of *Lymnaea stagnalis*. *Int. j. invertebr. reprod. dev.*, **10** : 151-157.
- BOHLKEN S., J. JOOSSE, W.P.M. GERAERTS, 1987. Interaction of photoperiod, grouping and isolation in female reproduction of *Lymnaea stagnalis*. *Int. j. invertebr. reprod. dev.*, **11** : 45-58.
- BURCH J.B., 1960. Chromosome studies of aquatic pulmonate snails. *Nucleus*, **3** (2) : 177-208.

- BURCH J.B., 1982. Freshwater snails (Mollusca : Gastropoda) of North America. 213 p. (EPA-600/3-82-026). Cincinnati : U.S. Environmental Protection Agency.
- CALOW P., 1978. The evolution of life-cycle strategies in fresh-water Gastropods. *Malacol.*, **17** (2) : 351-364.
- CHITRAMVONG Y.P., E.S. UPATHAM, N. SUKHAPANTH, 1981. Effects of some physico-chemical factors on the survival of *Bithynia siamensis siamensis*, *Radix rubiginosa* and *Indoplanorbis exustus*. *Malacol. rev.*, **14** : 43-48.
- CHUNG P.R., 1984. A comparative study of three species of Bithyniidae (Mollusca: Prosobranchia) : *Parafossarulus manchouricus*, *Gabbia misella* and *Bithynia tentaculata*. *Malacol. rev.*, **17** : 1-67.
- CHURSKI Z., 1966. Morphométrie et genèse du lac Jeziorak. *Pap. limnol. stn. Ilawa*, (2) : 81-82. Torun : Univ. Kopernika.
- COMBES C., 1980. Le Parasitisme. 32 p. Grenoble : CRDP.
- COMBES C., A. FOURNIER, X. MINGYI, 1987. Les Schistosomes. *Pour la science*, (116) : 80-88.
- COSTIL-FLEURY K., 1991. Données sur les Gastéropodes dulcicoles de l'ouest de la France : mise en évidence de cinq groupes d'espèces. *Haliotis*, (21) : 125-134.
- COUSIN C., 1971. Introduction à l'étude histologique et cytologique de l'organogénèse et du cycle de l'appareil génital chez deux Gastéropodes Prosobranches gonochoriques, *Littorina littorea* (L) et *Littorina saxatilis* (Olivi) : Analyse des populations, Gametogénèse, Reproduction, Cycles. 101 p.-ill. Th. 3ème cycle : Biol. anim. : Caen.
- DAGUZAN J., 1981. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : *Helix aspersa* Müller (Mollusque gastéropode pulmoné stylommatophore). I. - Reproduction et éclosion des jeunes, en bâtiment et en conditions thermohygrométriques contrôlées. *Ann. zootech.*, **30** (2) : 249-272.
- DAGUZAN J., 1982. Contribution à l'élevage de l'escargot Petit-gris : *Helix aspersa* Müller (Mollusque gastéropode pulmoné stylommatophore). II. - Evolution de la population juvénile de l'éclosion à l'âge de 12 semaines, en bâtiment et en conditions d'élevage contrôlées. *Ann. zootech.*, **31** (2) : 87-110.
- DAGUZAN J., 1991. Recherches écophysiologiques sur l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller) en vue de son élevage. *Haliotis*, (21) : 113-123.
- DE BERNARDI R., B. OREGIONI, O. RAVERA, 1976. The demographic structure of gastropod molluscs in lake Alserio (Northern Italy). *J. molluscan stud.*, **42** : 305-309.
- DREGOL'SKAYA I.N., V. KOROTNEVAN, 1988. The cell heat resistance of molluscs inhabiting the thermal discharge area. *Citol.*, **30** (2) : 217-221. (art. en russe).
- DUSSART G.B.J., 1979. Life cycles and distribution of the aquatic gastropod molluscs *Bithynia tentaculata* (L), *Gyraulus albus* (Müller), *Planorbis planorbis* (L.) and *Lymnaea peregra* (Müller) in relation to water chemistry. *Hydrobiol.*, **67** (3) : 223-239.
- ENEE J., R. BONNEFOY-CLAUDET, L. GOMOT, 1982. Effet de la photopériode artificielle sur la reproduction de l'Escargot *Helix aspersa* Müll. *C. r. acad. sci.*, sér. 3, sci. vie, **294** (8) : 357-360.
- FRANCE. Ministère de l'environnement et du cadre de vie. D.P.P.N., 1977. Annuaire de la qualité des eaux. Rivières et Canaux 1977. Vol. II : Bassin Rhin-Meuse. 577 p. Neuilly-sur-Seine : Ministère de l'environnement et du cadre de vie.

- FRANCE. Ministère de l'environnement et du cadre de vie. D.P.P.N., 1978. Annuaire de la qualité des eaux. Rivières et Canaux 1978. Vol. II : Bassin Rhin-Meuse. 577 p. Neuilly-sur-Seine : Ministère de l'environnement et du cadre de vie.
- FRANCE. Ministère de l'environnement et du cadre de vie. D.P.P., 1979. Annuaire de la qualité des eaux. Rivières et Canaux 1979. Vol. II : Bassin Rhin-Meuse. 579 p. Neuilly-sur-Seine : Ministère de l'environnement et du cadre de vie.
- FRETTER V., A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. 755 p. London : Ray Society.
- GERMAIN L., 1931. Mollusques terrestres et fluviatiles. 897 p.-XXVI planches. (Faune de France ; 22). Paris : Librairie de la faculté des Sciences ; Nendeln, Liechtenstein : Kraus Reprint, 1969.
- GIGLEUX M., 1992. Le développement phytoplanctonique dans la Moselle en aval de Metz et dans la Seille : mesure de la production primaire. 147 p. Th. doct. : Sci. vie, Hydrobiol. : Metz.
- GILBERT E., B. VINCENT, L. ROSEBERRY, 1986. Etude expérimentale *in situ* des effets de la densité et de la quantité de nourriture chez le gastéropode *Bithynia tentaculata* (Mollusca : Prosobranchia). *Can. j. zool.*, **64** (8) : 1696-1700.
- GOMOT P., L. GOMOT, B. GRIFFOND, 1988. Interaction photopériode-température sur la ponte de l'Escargot *Helix aspersa* Müller (répercussion sur la glande à albumen). *C. r. soc. biol.*, **182** : 52-60.
- GOMOT P., B. GRIFFOND, L. GOMOT, 1990. Action de la température sur la synthèse d'ADN des cellules mâles et la spermatogénèse d'*Helix aspersa* en hibernation. *J. therm. biol.*, **15** (3-4) : 267-280.
- GRIFFOND B., 1977. Recherches cytologiques et expérimentales sur la différenciation sexuelle et la gamétogenèse de la Paludine *Viviparus viviparus* L. (Mollusque Gastéropode Prosobranchie). 156 p. Th. Etat : Sci. nat. : Besançon.
- HARMAN W.N., 1968. Replacement of Pleurocerids by *Bithynia* in polluted waters of Central New York. *Nautilus*, **81** (3) : 77-83.
- HUNTER W. R., 1961. Life cycles of 4 freshwater snails in limited populations in Loch Lomond with a discussion of infraspecific variation. *Proc. zool. soc. Lond.*, **136**, part 4, : 135-171.
- HUYN THU HOA, 1990. Recherches écotoxicologiques sur les effets de pesticides sur des populations et des peuplements de gastéropodes pulmonés en milieu limnique. 146 p. Th. doct.: Sci. vie : Orsay, Univ. Paris-sud ; 1440.
- JACQUEMIN R., 1982. Etude comparée d'*Asellus aquaticus* (L) de Meuse en amont et en aval de la centrale nucléaire de Tihange. Recherche des températures létales pour *A. aquaticus*, *Dreissena polymorpha* (Pallas) et *Bithynia tentaculata* (L). 110 p. Mém. licence : Sci. nat. appl. : Louvain-la-Neuve, Belgique.
- JOOSSE J., 1984. Photoperiodicity, rhythmicity and endocrinology of reproduction in the snail *Lymnaea stagnalis*, pp 204-220. In : Photoperiodic regulation of insect and molluscan hormones. (Ciba Foundation symposium ; 104). London : Pitman.
- KELLER J.M., 1981. Les Planaires épigées de Lorraine (Turbellariés, Tricladés). 169 p. Th.univ.: Nancy 1.
- KELLY P.M., J.S. CORY, 1987. Operculum closing as a defence against predatory leeches in four British freshwater prosobranch snails. *Hydrobiol.*, **144** : 121-124.

- KOLI L., 1961. Die Molluskenfauna des Brackwassergebietes bei Tvärminne, Südwestfinnland. *Ann. zool. soc. 'Vanamo'*, **22** (5) : 22 p.
- KRUATRACHUE M., S. JANTATAEME, S. RATANATHAM, S. VICHASRI, E.S. UPATHAM, 1982. A culture method for *Bithynia* (Prosobranchia : Bithyniidae), snail hosts for the trematode *Opisthorchis viverrini*. *Malacol. rev.*, **15** : 63-67.
- LACOURSIERE E., G. VAILLANCOURT, R. COUTURE, 1975. Relation entre les plantes aquatiques et les gastéropodes (Mollusca, Gastropoda) dans la région de la centrale nucléaire Gentilly I (Québec). *Can. j. zool.*, **53** : 1868-1874.
- LAMARCHE A., P. LEGENDRE, A. CHODOROWSKI, 1982. Facteurs responsables de la distribution des gastéropodes dulcicoles dans le fleuve Saint-Laurent. *Hydrobiol.*, **89** : 61-76.
- LAMBERT M.C., 1990. Contribution à la biologie et à l'écophysiologie d'un Lymnaeidae armoricain : *Lymnaea peregra* (Müller) (Mollusque, Gastéropode, Pulmoné, Basommatophore). 317 p. Th. doct. : Sci. biol. : Rennes 1.
- LAMBERT M., 1972. Recherches sur la biologie des Trématodes dont *Bithynia tentaculata* (Mollusque Prosobranchie) représente le premier hôte intermédiaire dans la région de Montpellier. 190 p. Th. 3ème cycle : Biol. anim., parasitol. : Montpellier.
- LATCHFORD F.R., 1925. *Bythinia tentaculata* Linn. In : Notes and observations. *Can. field-nat.*, **XXXIX** : 41-43.
- LAURENT J., A. DERAY, A.M. GRIMARD, 1984. Influence de la photopériode, du degré d'hétérogénéité de la population sur la dynamique de croissance et la maturation sexuelle de l'escargot *Helix aspersa*. *C. r. soc. biol.*, **178** (4) : 421-441.
- LE BRETON J., 1979. La sexualité des Mollusques Gastéropodes et les Trématodes parasites. Apport de l'endocrinologie de la sexualité des Gastéropodes à l'étude et à l'interprétation des conséquences du parasitisme. Colloq. int. de Pathologie et parasitologie des Mollusques. Perpignan, 1977. *Haliotis*, **8** : 215-241.
- LE GALLO J.M., J.C. MORETEAU, 1988. Croissance et productivité d'une population du *Sphaerium corneum* (L.) (Bivalvia : Pisidiidae). *Can. j. zool.*, **66** (2) : 439-445.
- LEVINA O.V., 1984. The rate of growth and metabolism of the freshwater snail *Bithynia tentaculata*. *Malacol. rev.*, **17** : 131-132.
- LILLY M.M., 1953. The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.). *Proc. malacol. soc.*, **30** : 87-110.
- LODGE D.M., P. KELLY, 1985. Habitat disturbance and the stability of freshwater gastropod populations. *Oecol.*, **68** : 111-117.
- LORVELEC O., J. DAGUZAN, 1990. Etude en conditions climatiques naturelles, de la variation saisonnière de l'activité locomotrice chez l'escargot *Helix aspersa* Müller, pp 61-64. In : Régulation des cycles saisonniers chez les Invertébrés. P. Perron, J. Missonnier, B. Mauchamp (éd.). (Colloques de l'INRA ; 52). Paris : INRA.
- MACAN T.T., 1949. A key to the British Fresh- and Brackish-water Gastropods. 46 p. (Scientific publication ; 13). Ambleside : Freshwater Biological Association.
- MARTOJA R., M. MARTOJA, 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. 339 p. Paris : Masson.
- MATTICE J.S., 1972. Production of a natural population of *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda, Mollusca). *Ekol. pol.*, **XX** (39) : 525-539.

- MAZLANI S., A. MAAROUF, A. RADA, M. EL MERAY, J.C. PIHAN, 1994. Etude de la contamination par les métaux lourds du champ d'épandage des eaux usées de la ville de Marrakech (Maroc). Etude de la variabilité des teneurs en Zn, Cu et Cd chez un Gastéropode prosobranchie : *Melanopsis praemorsa* L. peuplant un écosystème aquatique souterrain (Khattara). *Rev. sci. eau*, **7** : 77-89.
- McMILLAN N.F., 1948. *Bithynia tentaculata* (L.) in closed ponds. *J. conchyl. Lond.*, **23** (1) : 23.
- MEIER-BROOK C., CHONG HWAN KIM, 1977. Notes on ciliary feeding in two Korean *Bithynia* species. *Malacol.*, **16** (1) : 159-163.
- MICHEL H., 1993. A la découverte des oiseaux de Lorraine. 259 p. Metz : Ligue française de protection des oiseaux ; Ed. Serpenoise.
- MORETEAU J.C., 1985. Croissance et cycle sexuel de deux espèces de Littorines (Mollusques: Gastéropodes: Prosobranches). : *Littorina rudis* (Maton) et *Littorina nigrolineata* (Gray) à Roscoff (Nord-Finistère). 157 p. Th. Etat : Orsay, Univ. Paris-Sud.
- MORETEAU J.C., 1987. Quelques modèles de croissance appliqués à des Mollusques. *Haliotis*, **16** : 439-451.
- NEUHAUS W., 1949. Hungerversuche zur Frage der parasitären Kastration bei *Bithynia tentaculata*. *Z. f. Parasitenkd.*, **14** : 300-319.
- NOURISSON M. (dir. sci.), Univ. Metz. UER Ecologie, 1979. Influence d'un rejet d'eau chaude sur la flore bactérienne et la faune benthique d'un plan d'eau artificiel. Cas particulier du bassin de rejet de la centrale thermique de La Maxe. 41 p. Rapport de contrat à la demande d' EDF. Réf. EDF HE/31-79.19.
- PACKA TCHISSAMBOU B., 1976. Incidences physico-chimiques et biologiques des rejets d'eau chaude dans une rivière. Cas particulier de la centrale thermique de La Maxe. 136 p. Mém. D.E.A. : Ecotoxicol. et chimie environ. : Metz.
- PACKA TCHISSAMBOU B., 1979. Etudes *in situ* des effets de la température sur la biologie de la crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* Millet. Cas particulier du bassin de rejet de la centrale thermique de La Maxe. 91 p. Th. 3<sup>ème</sup> cycle : Metz ; 11.
- PIHAN J.C., E. MORHAIN, F. PIHAN, 1994. Recherche des micropolluants métalliques (cuivre et zinc) dans l'escargot en milieu naturel et en élevage. Evaluation du facteur de contamination par la voie alimentaire (Cu, Zn, Fe, Mn). 10 p. Journée nationale d'Héliciculture, ITAVI. Rennes, 3-4 février.
- PINEL-ALLOUL B., 1969. Quelques aspects de l'anatomie et de la biologie de *Bithynia tentaculata* et d'*Amnicola limosa* du lac Saint-Louis, Québec (Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches). 85 p. Mém. maîtrise : Sci. biol. : Univ. Montréal.
- PINEL-ALLOUL B., E. MAGNIN, 1971. Cycle vital et croissance de *Bithynia tentaculata* L. (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) du lac St-Louis près de Montréal. *Can j. zool.*, **49** (5) : 759-766.
- READER T.A.J., 1973. Histological and ultrastructural studies of the testis of *Bithynia tentaculata* (Mollusca: Gastropoda), and on the effects of *Cercaria helvetica* XII (Trematoda: Digenea) on this host organ. *J. zool. Lond.*, **171** : 541-561.
- REES W.J., 1965. The aerial dispersal of Mollusca. *Proc. malacol. soc. Lond.*, **36** : 269-282.

- ROSSETTI Y., L. ROSSETTI, M. CABANAC, O. SHIDO, T. NAGASAKA, Y. TSUCHIKAWA, 1990. Contrôle thermique et photique du cycle annuel de comportement thermorégulateur chez deux espèces de gastéropodes aquatiques (*Lymnaea auricularia* et *Semisulcospira libertina*) : arguments expérimentaux en faveur d'une oscillation entraînée par la photopériode, pp 195-198. In : Régulation des cycles saisonniers chez les Invertébrés. P. Perron, J. Missonnier, B. Mauchamp (éd.). (Colloques de l'INRA ; 52). Paris : INRA.
- SADROLASCHRAFI D., 1980. Contribution à l'étude des pigments chlorophylliens planctoniques et de la production d'oxygène photosynthétique dans les grands cours d'eau du Nord-Est de la France. 226 p.-17 annexes. Th. doct.-ing. : Metz.
- SCHÄFER H., 1953a. Ein Beitrag zur Ernährungsbiologie von *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda Prosobranchia). *Zool. Anz.*, **148** : 299-303.
- SCHÄFER H., 1953b. Untersuchungen zur Ökologie von *Bithynia tentaculata*. *Arch. Molluskenkd.*, **82** : 67-70.
- SCHÄFER A., 1975. Die Bedeutung der Saarbelastung für die Arealdynamik und Struktur von Molluskenpopulationen. 310 p. Diss. : Philos. : Saarbrücken, Univ. des Saarlandes.
- SEUGE J., R. BLUZAT, 1982. Influence d'une intoxication par le lindane en fonction de la dureté de l'eau chez *Lymnaea stagnalis* (Mollusca pulmonata). *Malacol.*, **22** (1-2) : 15-18.
- SOKOLOVE P.G., E.J. MCCRONE, 1978. Reproductive maturation in the slug, *Limax maximus* and the effects of artificial photoperiod. *J. comp. physiol.*, **125** (4) : 317-325.
- TASHIRO J.S., 1981. Bioenergetic background to reproductive partitioning in an iteroparous population of the freshwater Prosobranch, *Bithynia tentaculata*. *Diss. abstr. int.*, **41** (8) : 2918-B.
- TASHIRO J.S., S.D. COLMAN, 1982. Filter-feeding in freshwater prosobranch snail *Bithynia tentaculata* : bioenergetic partitioning of ingested carbon and nitrogen. *Am. midl. nat.*, **107** (1) : 114-132.
- TAYLOR D.W., 1966. A remarkable snail fauna from Coahuila, Mexico. *Veliger*, **9** (2) : 152-195.
- UNIVERSITE DE METZ. U.E.R. Ecologie, 1976. Incidences physico-chimiques et biologiques d'un rejet d'eau chaude dans une lagune artificielle : cas particulier de la centrale thermique de la Maxe. 136 p. Rapport de contrat à la demande d' EDF.
- UNIVERSITE DE METZ. Laboratoire d'écologie, 1981a. Etude d'écosystèmes aquatiques d'eau douce. 1ère partie : Etude écologique et biologique des populations benthiques de Mollusques : intérêt du point de vue écotoxicologique en étude *in situ*. 180 p. 2ème partie : Ecotoxicologie et écohistopathologie des métaux lourds. 375 p. Rapport de contrat à la demande de la C.E.E., n° 212-77-1 ENVF.
- UNIVERSITE DE METZ. Laboratoire d'écologie, 1981b. Effets des polluants sur les écosystèmes aquatiques d'eau douce. Méthodologie d'étude de la dynamique des polluants. 201 p.-annexes. Rapport de contrat à la demande du Ministère de l'environnement. M.E.R. n° 78139.
- UNIVERSITE DE METZ. Laboratoire d'écologie, 1985. Répartition et passage de polluants métalliques dans divers compartiments inertes et vivants d'un cours d'eau. 2ème partie : Estimation du degré de pollution métallique de l'eau, des matières en suspension et des sédiments du secteur aval de la rivière Moselle, pp 5-10. Rapport de contrat à la demande du Ministère de l'environnement. Convention n° 81 370.

- UNIVERSITE DE METZ. Laboratoire d'écologie, 1988. Etude hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach. 146 p.-annexes B4. Rapport de contrat à la demande d'EDF, CPN Cattenom. (n° K 00471/0).
- VAILLANCOURT G., R. COUTURE, 1975a. Effets des variations de la température de l'eau sur quelques espèces de Physidae, Lymnaeidae, Planorbidae et Hydrobiidae (Gastropoda). *Sterkania* (57) : 18-32.
- VAILLANCOURT G., R. COUTURE, 1975b. Influence de l'apport thermique originaire de la centrale nucléaire Gentilly sur la température de l'eau et sur les gastéropodes, pp 449-459. In : Environmental effects of cooling systems at nuclear power plants. (IAEA-SM-187/51). Vienna : International atomic energy agency.
- VAILLANCOURT G., R. COUTURE, E. LACOURSIERE, J. DUBE, 1976. Effets thermiques de la centrale nucléaire Gentilly 1. 219 p. Montréal : Presse Universitaire du Québec.
- VAN BETHEM JUTTING W.S.S., 1959a. Ecology of brackish water Mollusca in the Netherlands. Introduction. *Basteria*, 23, suppl. : 77-105.
- VAN BETHEM JUTTING W.S.S., 1959b. Ecology of freshwater mollusca in the Netherlands. *Basteria*, 23, suppl. : 106-131.
- VAN DER SCHALIE H., E. BERRY, 1973. Effects of temperature on growth and reproduction of aquatic snails. EPA-R3-73-021. 165 p. (Ecological research series ; PB 221 549). Washington : U.S. Environmental protection agency.
- VINCENT B., 1984. Etude écologique de la faune macrobenthique d'eau douce dans le Saint-Laurent (Québec). 134 p. Th. Etat : Sci. nat. : Grenoble, Univ. sci. et méd.
- VINCENT B., M. GAUCHER, 1983. Variations de la fécondité et de la structure des populations de *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia). *Can. j. zool.*, 61 (11) : 2417-2423.
- VINCENT B., M. HARVEY, 1985. Dynamique de deux populations du Gastéropode *Bithynia tentaculata*. *Verh. int. Verein. Limnol.*, 22 : 3288-3291.
- VINCENT B., C. LETOURNEAU, 1985. Variations inter-populations de la structure d'âge et de la croissance du Prosobranch *Bithynia tentaculata* L. *Can. j. zool.*, 63 (6) : 1345-1353.
- VINCENT B., G. VAILLANCOURT, 1978. Les groupements benthiques du fleuve Saint-Laurent près des centrales nucléaires de Gentilly (Québec). *Can. j. zool.*, 56 : 1585-1592.
- VINCENT B., G. VAILLANCOURT, 1980. Régime thermique de l'eau dans la zone littorale dans le haut estuaire du Saint Laurent. *Eau Qué.*, 13 (2) : 4 p.
- VINCENT B., G. VAILLANCOURT, 1981. Méthode de détermination de l'âge, longévité et croissance annuelle de *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda: Prosobranchia) dans le Saint-Laurent (Québec). *Can. j. zool.*, 59 (6) : 982-985.
- VINCENT B., N. LAFONTAINE, P. CARON, 1982. Facteurs influençant la structure des groupements de macro-invertébrés benthiques et phytophiles dans la zone littorale du Saint-Laurent (Québec). *Hydrobiol.*, 97 : 63-73.
- VINCENT B., G. VAILLANCOURT, M. HARVEY, 1981. Cycle de développement, croissance, effectifs, biomasse et production de *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda: Prosobranchia) dans le Saint-Laurent (Québec). *Can. j. zool.*, 59 (7) : 1237-1250.

- VINCENT B., G. VAILLANCOURT, R. COUTURE, E. LACOURSIERE, 1978. Etudes biologiques réalisées près des installations nucléaires de Gentilly (Québec). *Eau Qué.*, **11** (2) : 6 p.
- VIVARELLI C., P. BELIAKOFF, J.P. BOLIVARD, 1978. Trace des champs de vitesse d'eau, des températures et des concentrations en oxygène dissous au voisinage de prise et de rejet d'eau de la centrale thermique de La Maxe. Rapport E31-78/n° 11. 6 p.-annexes. Chatou : EDF, D.E.R.
- WILLE E., 1988. Etude des populations phytoplanctoniques du secteur Seille-Moselle. 63 p.-annexes. Mém. D.E.S.E. : Arlon, Fondation universitaire luxembourgeoise.
- YOUNG M.R., 1975. The life cycles of six species of freshwater molluscs in the Worcester-Birmingham Canal. *Proc. malacol. soc. Lond.*, **41** : 533-548.

## BIBLIOGRAPHIE

(Références consultées non citées dans le texte)

- ANKEL W.E., 1933. Untersuchungen über Keimzellenbildung und Befruchtung bei *Bythinia tentaculata*. II. Gibt es in der Spermatogenese von *Bythinia tentaculata* eine Polymegalie ?. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.*, **17** : 160-198.
- BERSET DE VAUFLEURY J.P., J. BRIDE, L. GOMOT, 1986. Mise en évidence du rôle endocrine de la gonade dans le développement de l'appareil génital de l'escargot *Helix aspersa*. *C. r. soc. biol. fil.*, **180** (2) : 190-196.
- CERVELLE-ZONCA N., 1987. Bilharziose : quand les parasites se trompent. *La recherche*, **18** (189) : 836-838.
- COMBES C., 1983. Les parasites et leurs cibles vivantes. *Pour la science*, (70) : 64-72
- COMBES C., 1991. Perdrix, impalas et schistosomes : le rôle des parasites dans la faune sauvage. *Pour la science*, (169) : 18-21.
- GOMOT L., A. DERAY, 1987. Les escargots. *La Recherche*, **18** (186) : 302-311.
- GOMOT L., J. ENEE, J. LAURENT, 1982. Influence de la photopériode sur la croissance pondérale de l'Escargot *Helix aspersa* Müller en milieu contrôlé. *C. r. séances acad. sci.*, sér. 3, sci. vie, **294** (15) : 749-752.
- GOMOT P., B. GRIFFOND, L. GOMOT, 1966. Effets de la température sur la spermatogenèse d'Escargots *Helix aspersa* maintenus en repos artificiel. *C. r. acad. sci.*, Sér. 3 sci. vie, **302** (1) : 27-32.
- GOMOT P., L. GOMOT, 1986. Action de la photopériode sur la multiplication spermatogoniale et la reproduction de l'escargot *Helix aspersa*. *Bull. soc. zool. Fr.*, **110** (4) : 445-459.
- GRASSE P.P., A. POISSON, O. TUZET, 1970. Précis de zoologie. Tome 1 - Invertébrés. 2ème éd. rev. 936 p. Paris : Masson.
- GROSSU A.V., 1956. Fauna republicii populare Romîne. Mollusca. Vol. III, fasc. 2 : Gastropoda Prosobranchia si Opisthobranchia. 220 p. Academiei Republicii Populare Romine.
- KOHNERT R., 1980. Zum Spermiendimorphismus der Prosobranchier : Spermiogenese und ultrastruktureller Aufbau der Spermien von *Bithynia tentaculata* (L). *Zool. Anz.*, Jena, **205** (3/4) : 145-161.
- LE GALL S., R. CATANIA, 1974. Etude histologique et ultrastructurale de la neurosécrétion chez les Mollusques Gastéropodes prosobranches. *Haliotis*, **4** (1-2) : 37-46.
- LUCARZ A., L. GOMOT, 1985. Influence de la densité de population sur la croissance diamétrale et pondérale de l'escargot *Helix aspersa* Müller dans différentes conditions d'élevage. *J. molluscan stud.*, **51** (2) : 105-115.
- RODIER J., 1984. L'analyse de l'eau : eaux naturelles, eaux résiduaires, eau de mer. 7ème éd. 1365 p. Paris : Dunod.
- SHIRBHATE R., A. COOK, 1987. Pedal and opercular secretory glands of *Pomatias*, *Bithynia* and *Littorina*. *J. molluscan stud.*, **53** : 79-96.

- TARDY J., 1982. Actions des facteurs externes sur la sexualité des Mollusques Gastéropodes aquatiques. *Bull. soc. zool. Fr.*, **107** : 53-70.
- TOMASSONE R., C. DERVIN, J.P. MASSON, 1993. Biométrie. Modélisation de phénomènes biologiques. 553 p. Paris : Masson.
- VAN DAM W.I., 1986. Embryonic development of *Bithynia tentaculata* L. (Prosobranchia, Gastropoda). I. Cleavage. *J. morphol.*, **188** : 289-302.
- VERMEIJ G.J., 1971. Temperature relationships of some tropical Pacific intertidal gastropods. *Mar. biol.*, **10** : 308-314.
- VERMEIJ G.J., 1973. Morphological patterns in high-intertidal Gastropods : adaptative strategies and their limitations. *Mar. biol.*, **20** : 319-346.
- VINCENT B., 1983. Variations spatiales et saisonnières de la structure de groupements macrobenthiques littoraux en climat froid. *Hydrobiol.*, **102** : 175-186.
- VINCENT B., 1986. Variations mensuelles de la structure de communautés benthiques littorales d'eau douce en climat froid. *Hydrobiol.*, **133** : 259-270.
- VOYELLE J., 1993. Les biomatériaux naturels de la coquille et des pièces squelettiques chez les Mollusques et leur actualité. *Bull. soc. zool. Fr.*, **118** (3) : 321-334.
- WANG Y.C., P.C. FAN, 1972. Permoplast method for sexing *Oncomelania* snails. *J. parasitol.*, **58** : 33.

**Auteur:** Jean-François STRYJAK

**Année:** 1994

---

**Titre:** Recherches sur la biologie de *Bithynia tentaculata* Linne 1758: effets de l'échauffement régulier du milieu aquatique sur le cycle biologique de ce Mollusque Gastéropode Prosobranché.

---

**Résumé:**

L'objectif de cette étude est d'apprécier l'effet de l'échauffement du milieu aquatique sur le cycle vital de *Bithynia tentaculata* (Mollusques, Gastéropodes), échauffement consécutif au passage de l'eau dans les tubes des condenseurs de la centrale thermique E.D.F. située à La Maxe.

Le suivi sur le terrain des événements rythmant le cycle vital (pontes, éclosions, croissance, maturité sexuelle et reproduction) a été poursuivi sur trois années. Deux années complémentaires d'études en laboratoire m'ont permis d'affiner les connaissances de paramètres difficiles à maîtriser sur le terrain. Il s'agit de la fécondité, de la durée d'incubation des oeufs et des taux de croissance, qui ont été évalués en réponse à des conditions d'élevage imposées stables. L'approche histologique et caryotypique a permis de confirmer la position systématique de *Bithynia tentaculata* et la taille de maturité sexuelle.

La synthèse des résultats acquis fait apparaître que c'est la durée d'incubation des oeufs, et les premiers stades de croissance en particulier, qui sont les plus sensibles à l'augmentation de température. La réduction de ces deux étapes ainsi que des phases de croissance plus nombreuses permettent à *Bithynia* d'atteindre sa taille de maturité sexuelle plus rapidement en milieu échauffé. L'apparition précoce dans l'année de la première phase de reproduction induit une dynamique de population originale en secteur échauffé caractérisée par un cycle reproducteur qui peut se dérouler en moins de quatre mois, permettant la succession de deux, voire trois, épisodes reproducteurs dans la même saison.

Toutefois, le développement des cohortes successives se trouve limité:

- par une désynchronisation de la température avec les autres paramètres saisonniers qui sont inchangés,
- par un risque de prédation possible de la part de très nombreux poissons et oiseaux qui hivernent sur ce site très tempéré en hiver,
- par un risque de mortalité plus important des pontes et des jeunes *Bithynia* au cours des échauffements estivaux du milieu (températures de 30°C à 35°C).

Enfin, le peuplement du secteur échauffé est marquée par une moindre fluctuation des effectifs tout au long de l'année, alors qu'en secteur naturel non échauffé, la population est caractérisée par un pic estival et un creux hivernal très marqués.

Ces conclusions s'appliquent à la période de fonctionnement régulier de ce site (1971-1982), qui se traduisait par un échauffement régulier de 7-10°C du milieu par rapport aux variations saisonnières naturelles.

---

**Mots-Clés:** *Bithynia tentaculata*, Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches, cycle reproducteur, température, modèle de croissance, biométrie, dynamique de population.