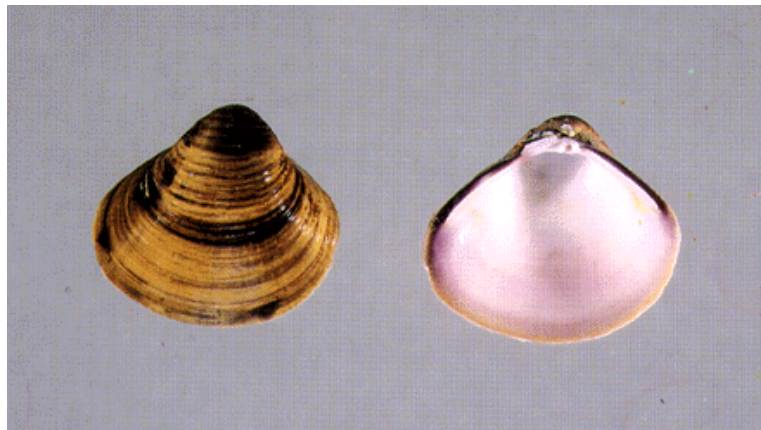




# **Evolution et impacts des bivalves *Corbicula fluminea* et *Corbicula fluminalis* le long de trois grands fleuves français et leurs affluents : la Loire, la Garonne et le Rhône**



Cédric MORENO

PROJET PERSONNEL

**Tuteur : Nina Dieu**

**DESS Ingénierie des Hydrosystèmes  
Continents en Europe**

**2003/2004**

# SOMMAIRE

<b>I. INTRODUCTION.....</b>	<b>3</b>
<b>II. LES INTRODUCTIONS D'ESPECES DANS LES MILIEUX AQUATIQUES CONTINENTAUX.....</b>	<b>4</b>
1. Les espèces exotiques : définition et généralités.....	4
2. Le cas particulier des espèces exotiques proliférantes : les espèces invasives .....	5
<b>III. PRESENTATION DES ESPECES ETUDIEES.....</b>	<b>6</b>
1. Systématique .....	6
2. Répartition géographique .....	8
2.1. Sur le continent américain.....	8
2.2. En Europe de l'Ouest .....	9
3. Morphologie.....	10
4. Caractéristiques biologiques .....	11
4.1. Mode et cycle de reproduction .....	11
4.1.1. <i>C. fluminea</i> .....	11
4.1.2. <i>C. fluminalis</i> .....	13
4.2. Croissance et longévité.....	13
4.3. Densité.....	14
4.4. Résistance à la dessiccation, au gel, tolérance à la salinité .....	14
4.5. Mode de dispersion .....	15
5. Caractéristiques écologiques .....	15
5.1. Régime alimentaire .....	15
5.2. Habitats.....	16
5.3. Prédateurs et parasites .....	17
6. Traits biologiques potentiellement liés à un caractère invasif .....	17
<b>IV. EVOLUTION DE LA COLONISATION DU GENRE CORBICULA EN FRANCE .....</b>	<b>18</b>
1. Rôle majeur des canaux de navigation .....	18
2. Le bassin de la Garonne .....	20
3. Le bassin de la Loire .....	20
4. Le bassin du Rhône .....	21
5. Comparaison des caractéristiques biologiques des populations de <i>Corbicula fluminea</i> installées sur la Garonne et le Haut-Rhône. ....	23
<b>V. CONSEQUENCES ECOLOGIQUES ET INDUSTRIELLES.....</b>	<b>24</b>
1. Conséquences écologiques.....	24
1.1. Impact sur la production biologique et les nutriments .....	24
1.2. Impact sur la qualité de l'eau .....	24
1.3. Impact sur la qualité de l'habitat.....	25
1.4. Impact sur le benthos.....	25
2. Conséquences industrielles .....	26
2.1. Généralités.....	26
2.2. Le contrôle des salissures biologiques : un enjeu économique .....	27

2.2.1.	<i>En Amérique du Nord</i> .....	27
2.2.2.	<i>En France</i> .....	27
2.3.	Les moyens de lutte.....	28
2.3.1.	<i>Les filtres</i> .....	28
2.3.2.	<i>Nettoyage mécanique</i> .....	28
2.3.3.	<i>Conception des circuits</i> .....	28
2.3.4.	<i>Traitements physiques</i> .....	29
2.3.5.	<i>Traitements chimiques</i> .....	29
<b>VI. CONCLUSION</b> .....		<b>30</b>
<b>TABLE DES ILLUSTRATIONS</b> .....		<b>32</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....		<b>33</b>

# I. INTRODUCTION

Le genre *Corbicula* (Mollusca : bivalvia) uniquement présent à l'état de fossile dans certaines régions de l'Europe occidentale (Chevalier in litt.), fut récemment introduit dans des cours d'eau de ce continent : la première population a été observée en 1980 dans l'embouchure de la Dordogne (Mouthon, 1981).

Aujourd'hui son expansion est signalée dans de nombreux fleuves et rivières français. Deux espèces originaires du sud-ouest asiatique sont présentes, *Corbicula fluminea* et *Corbicula fluminalis*. *Corbicula fluminea* a tout d'abord été introduite aux Etats-Unis, au début du 20ème siècle, où elle fait suite à l'arrivée de *Dreissena polymorpha* un autre bivalve invasif qui a causé des dommages économiques considérables. L'introduction de la Corbicule aux Etats-Unis a donc fait l'objet de nombreux travaux et son expansion a été suivie à travers les différents états. En France, *Corbicula* cause des problèmes de salissures (colmatage de canalisations) dans les tuyaux d'irrigation des agriculteurs du Sud-ouest de la France et dans les circuits d'eaux des centrales électriques mais peu d'études ont été menées sur le bivalve.

A l'heure actuelle, il existe de nombreuses informations divergentes concernant les bivalves du genre *Corbicula*. Il existe une variabilité interpopulationnelle importante vis à vis des caractères allométriques et démographiques. Cette plasticité se répercute au niveau de la morphologie de la coquille, généralement utilisée comme critère de distinction, si bien que des problèmes de classification taxonomiques se sont posés. Ce travail permet de faire une synthèse des connaissances sur la systématique, la biologie et l'écologie de cet organisme mais également de suivre son évolution dans les cours d'eau de l'hexagone depuis une vingtaine d'année.

Après quelques généralités sur les introductions d'espèces et notamment sur la notion de nuisances liées à ces introductions, nous allons présenter les deux espèces étudiées. Les caractéristiques biologiques et écologiques des deux Corbicules seront particulièrement détaillées afin de comprendre les traits biologiques favorisant le caractère invasif de ces espèces. Un état de la répartition actuelle du mollusque sera dressé en se focalisant principalement sur les trois grands bassins hydrographiques de la Garonne où il est apparu, de la Loire et du Rhône. Sans établir une cartographie précise de la distribution du bivalve, nous donnerons un aperçu général de son extension, vingt ans après son arrivée sur le territoire. Nous mettrons en évidence le rôle majeur des canaux de navigation dans la propagation des *Corbicula*.

Nous aborderons ensuite le problème des répercussions tant économiques qu'écologiques de l'introduction d'espèces exotiques comme *Corbicula*. Nous analyserons l'ensemble des impacts sur les différents compartiments de l'écosystème et nous exposerons les différents moyens de lutte existant à l'heure actuelle pour limiter le développement du bivalve.

## II. LES INTRODUCTIONS D'ESPECES DANS LES MILIEUX AQUATIQUES CONTINENTAUX

Le milieu des eaux continentales est divisé en bassins hydrographiques distincts qui aboutissent indépendamment à la mer. Selon la théorie biogéographique des îles (Mac Arthur et Wilson, 1967), les bassins hydrographiques peuvent être assimilés à des « îles continentales ». La colonisation d'un bassin par des espèces aquatiques, animales ou végétales, implique donc le franchissement de barrières terrestres ou marines. Les possibilités de franchissement sont inversement proportionnelles à la distance à parcourir et dépendent également des exigences écologiques de chaque organisme (inféodation plus ou moins stricte à l'eau, salinité, température, vitesse de courant, substrat...).

Le franchissement naturel des barrières terrestres a donc eu lieu de tout temps et se poursuit encore de nos jours (Haury & Patte, 1997). Si des cas d'introductions naturelles sont connus, en milieu insulaire notamment, mais aussi en milieu continental, par le biais des fleuves qui ont joué et jouent encore le rôle de couloir de pénétration d'espèces nouvelles, la plupart des introductions actuelles sont le produit, volontaire ou non, de l'action de l'homme (Barbault, 1994). Elles induisent dans certains cas de graves perturbations dont les conséquences peuvent se situer tant au niveau écologique qu'économique. La disparition de certaines espèces autochtones, à laquelle ces introductions peuvent parfois conduire, a fait progressivement prendre conscience des risques pour la biodiversité et de la nécessité d'une « gestion » de cette biodiversité. Des mesures concrètes de protection, concernant notamment les écosystèmes aquatiques, ont été prises d'abord sur le plan national (Etats-Unis, « Non Indigenous Species Control Act », voir Chap. ) puis au niveau international (Convention internationale mise en vigueur en 1993 suite au sommet de la Terre de Rio en juin 1992). Certaines espèces aquatiques introduites sont donc apparues comme « nuisible » ; le terme étant employé pour faire référence aux conséquences, non seulement écologiques, mais aussi relatives à toutes les activités dépendantes de l'usage de l'eau au sens large.

### 1. Les espèces exotiques : définition et généralités

Une invasion biologique peut-être définie comme l'expansion de l'aire de répartition géographique d'une espèce végétale ou animale vers une région jusqu'alors inoccupée par celle-ci. Une espèce nouvellement présente est appelée néozoaire, exotique ou encore non-indigène. Une invasion se constitue de différentes phases :

**1<sup>ère</sup> phase** : Arrivée d'une espèce immigrée.

Qu'elle soit d'origine naturelle ou liée à des activités humaines, plusieurs cas de figures sont possibles :

1. disparition à terme des espèces immigrées
2. maintien de l'espèce sans qu'il y ait possibilité de reproduction : c'est l'acclimatation, le maintien de l'espèce dépend alors de l'arrivée de nouveaux arrivants.
3. maintien de l'espèce avec possibilité de reproduction : c'est la naturalisation.

### **2<sup>ème</sup> phase : Installation.**

La persistance d'une population immigrée par une reproduction et un recrutement effectif permet de définir la phase d'installation.

### **3<sup>ème</sup> phase : L'intégration écologique.**

La nouvelle population va s'intégrer à l'écosystème du milieu récepteur. Des liens entre espèces immigrées et autochtones vont s'établir (chaînes et réseaux trophiques, interactions hôtes/parasites, compétition pour la ressource...).

Les caractéristiques biologiques des espèces exotiques déterminent la suite d'une invasion. Ainsi, certaines espèces exotiques seront susceptibles d'avoir des effets écologiques importants alors que d'autres pourront n'avoir que peu ou pas d'effet (mesurable ou visible) sur l'écosystème récepteur. Ce sont les effets seulement de quelques-unes de ces espèces qui explique que l'usage ait consacré le terme d'invasion, dorénavant associé aux idées de nuisance et de prolifération. Aujourd'hui, le terme « introduction » est plus largement employé, y compris pour les propagations naturelles d'espèces.

## **2. Le cas particulier des espèces exotiques proliférantes : les espèces invasives**

---

L'installation des espèces est le phénomène majeur qui détermine les « nuisances » éventuelles liées aux introductions. De façon générale, dans la population de l'espèce introduite, on observe une phase de prolifération suivie d'une certaine stabilisation (Ramade, 1984), voire d'une disparition. Cette « explosion » démographique peut s'expliquer par l'absence de contraintes écologiques qui contrôlent normalement l'espèce dans son aire d'origine (ex : compétition, prédation...).

Le succès d'installation de certaines espèces dépend de l'ensemble de leurs caractéristiques biologiques. Les organismes dits « opportunistes » ont généralement des préadaptations d'ordre morphologique (forme du corps), comportementale (mode de vie, cycle sexuel) ou encore physiologique (tolérance à la température ou la salinité). On observe également que les stratégies adaptatives de ces organismes sont le plus souvent de type « r », à forte capacité reproductrice, ce qui leur donne la faculté de coloniser rapidement des milieux neufs ou des niches inoccupées.

Ricciardi et Rasmussen (1998) proposent une synthèse des caractéristiques qu'il semble possible d'attribuer aux espèces aquatiques invasives (Tableau I), particulièrement pour les macro-invertébrés benthiques. Bien que ces généralisations n'aient été confirmées par des études expérimentales et statistiques sérieuses, elles s'appliquent bien à une majorité d'organismes invasifs, fournissant ainsi une base utile à la prédiction de futures invasions (Bachmann, 2000).

**Tableau I :** Hypothèses sur les caractéristiques générales pouvant être attribuées aux espèces invasives aquatiques d'après Ricciardi & Rasmussen (1998) (in Bachmann, 2000).

- 
- 1 Abondante et large distribution géographique
  - 2 Tolérance vis-à-vis de nombreux facteurs environnementaux
  - 3 Grande variabilité génétique
  - 4 Temps de génération court
  - 5 Croissance rapide
  - 6 Maturité sexuelle précoce
  - 7 Fécondité élevée
  - 8 Faible spécialisation du régime alimentaire
  - 9 Mode de vie agrégatif
  - 10 Possédant des mécanismes naturels de dispersion rapide
  - 11 Commensal des activités humaines (par exemple le transport fluvial)
- 

Après avoir exposé les modalités générales des introductions d'espèces dans les milieux aquatiques continentaux, nous allons présenter les deux espèces de bivalves *Corbicula fluminalis* et *Corbicula fluminea*. Leurs caractéristiques biologiques et écologiques seront particulièrement détaillées afin de comprendre leur expansion si rapide dans les cours d'eau français.

### III. PRESENTATION DES ESPECES ETUDIEES

#### 1. Systématique

Les bivalves du genre *Corbicula* sont originaires d'Asie, d'Afrique et d'Australie où ils constituent une part importante des communautés benthiques (Mac Mahon, 1982). La taxonomie du genre *Corbicula* débute en 1774 avec Muller qui décrit 3 espèces du genre *Tellina* Linné, 1758 :

- *T. fluminalis*
- *T. fluminea*
- *T. fluviatilis*

A partir de ce moment, de nombreuses espèces de *Corbicula* (Mühlfeldt, 1811), synonyme de *Tellina*, ont été décrites en eaux courantes et en milieu estuarien sur divers continents (Mac Mahon, 1983). La détermination des *Corbicules* au niveau spécifique a posé aux spécialistes de grandes difficultés et reste encore aujourd'hui très incertaine.

Plus de 200 espèces ont d'abord été décrites pour l'Asie uniquement (Morton, 1979); la détermination ne reposait que sur des critères morphologiques (forme et couleur de la coquille) qui présentent une grande variabilité intraspécifique. Puis, des travaux basés sur des

données bio-écologiques et physiologiques ont montré l'existence de seulement deux espèces : *C. fluminea* (Müller, 1774) et *C. fluminalis* (Müller, 1774). Cependant, aux Etats-Unis, où de nombreuses études ont été menées sur le genre *Corbicula*, des doutes subsistent encore concernant le nombre d'espèces. Deux formes de *Corbicula* ont été distinguées dans les populations (Hillis & Patton, 1982) :

- la forme blanche (la plus fréquente) à périostracum de couleur jaune à brune et à nacre blanche ornée de reflets bleus clairs, roses ou pourpres.
- une forme pourpre ou foncée à périostracum vert sombre à noir et à nacre uniformément bleue sombre à pourpre.

D'après Britton et Morton (1986), il ne s'agirait que de deux écomorphes de *C. fluminea* dont les différences seraient d'origine environnementale : la forme foncée étant majoritairement trouvée dans les milieux à faible pH et riches en Calcium. Sur cette base, d'incontestables différences physiologiques ont été mises en évidence entre les deux formes (Cleland et al., 1986) mais une étude du polymorphisme enzymatique de ces populations a montré qu'il n'existait pas de différenciation génétique entre la forme blanche et la forme pourpre (Tsoi et al, 1991). A l'heure actuelle, la forme claire est dénommée *C. fluminea* et la forme foncée *Corbicula* sp. a toujours un statut taxonomique incertain. Il est donc établi que le genre *Corbicula* se caractérise par une plasticité phénotypique importante.

En Europe, il apparaît une certaine confusion dans la taxonomie des *Corbicula*. A partir d'études géologiques, il a été montré que l'espèce *C. fluminalis* originaire d'Asie avait étendu son aire de répartition vers l'Ouest durant le Pléistocène puis s'était éteinte (Mouthon, 1981). Le genre *Corbicula* est à nouveau recensé par Mouthon en 1980, dans la Dordogne (France) et dans le Tage (Portugal). Les individus trouvés sont morphologiquement semblables aux *C. fluminea* décrites aux Etats-Unis (forme claire).

Une forme de *Corbicula* (taille plus petite et striations externes de la coquille plus nombreuses et moins profondes que chez *C. fluminea*) est ensuite identifiée dans le Rhin (Alf, 1992) et dans la Moselle (Bachmann et al, 1995). Selon une récente étude (Renard & al., 2000) il s'agirait de l'espèce *C. fluminalis*. En effet, grâce à une analyse génétique et morphométrique de différentes populations de *Corbicula* présentes dans la Moselle et le Rhin, les auteurs démontrent la coexistence de deux espèces distinctes *C. fluminea* et *C. fluminalis* dans les cours d'eau.

Nous retiendrons donc que les deux espèces présentes en Europe sont à l'heure actuelle *C. fluminalis* et *C. fluminea*. La systématique et les critères distinctifs du genre *Corbicula* sont présentés dans le tableau II. Les caractéristiques morphologiques, biologiques et écologiques propres à chaque espèce seront plus particulièrement détaillées dans les Chapitres suivants.



**Tableau II** : Systématique et critères de distinction du genre *Corbicula*

<b>Embranchement</b>	Mollusca	
<b>Classe</b>	Bivalvia	
<b>Ordre</b>	Eulamellibranchiata	
<b>Sous-Ordre</b>	Heterondata	
<b>Super Famille</b>	Spaeriacea (=Corbiculacea) Coquille trigone, ovale ou quadrangulaire, charnière munie de dents cardinales et latérales (Mouthon, 1982)	
<b>Famille</b>	Corbiculidae Ligament de la charnière formant une protubérance saillante, valves munies chacune de 3 dents cardinales et de dents latérales fortement crénelées (Mouthon, 1982)	
<b>Genre</b>	Corbicula Coquille ovale ou triangulaire avec une large région umbonale (Zhadin, 1965)	
<b>Espèces</b>	<i>fluminea</i>	<i>fluminalis</i>

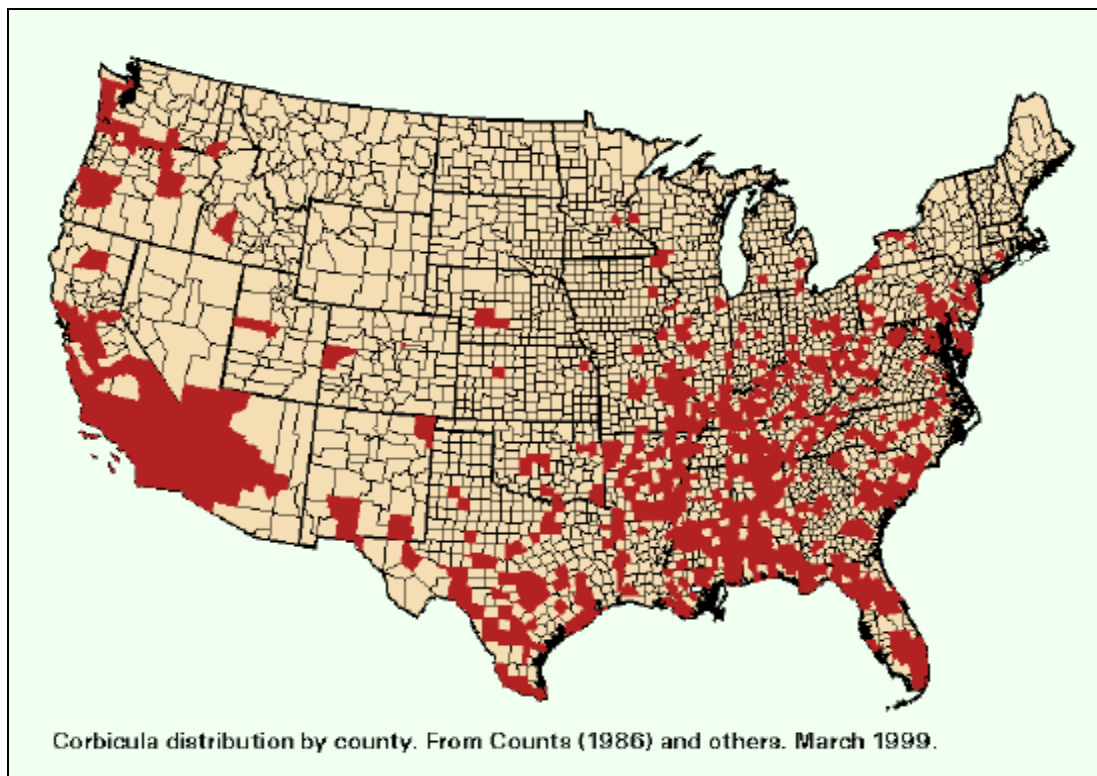
## 2. Répartition géographique

---

Le genre *Corbicula* était présent en Europe occidentale aux ères tertiaires et quaternaires. Dans la période actuelle, il occupe les régions tropicales et sub-tropicales d'Asie. Sa distribution naturelle s'étend également au continent africain et australien. Suite à différentes introductions, le continent américain et l'Europe de l'Ouest ont été rapidement colonisés.

### 2.1. Sur le continent américain

Dans les années 1920, des spécimens de *C.fluminea* furent découverts en Colombie britannique, située au Nord de la côte Ouest des Etats-Unis. Cette espèce aurait été introduite par les immigrants asiatiques qui le consomment. Depuis, le bivalve s'est largement répandu sur le Continent Nord Américain : on le retrouve dans 35 états des Etats-Unis et ce, jusqu'au niveau des Grands Lacs (carte n°1).



(Source : [http://nas.er.usgs.gov/mollusks/docs/co\\_flumi.html](http://nas.er.usgs.gov/mollusks/docs/co_flumi.html))

**Carte n° 1** : Distribution du genre *Corbicula* aux Etats-Unis en mars 1999.

Sa progression s'est ensuite étendue en Amérique du Sud : le Mexique, l'Argentine et le Venezuela ont été plus récemment colonisés.

## 2.2. En Europe de l'Ouest

Des *Corbicula* ont été découvertes dans des dépôts tertiaires et quaternaires de l'Angleterre à l'Italie. Au cours de ces périodes, le genre était très largement répandu en Europe occidentale mais après les dernières glaciations du Würm, il y a 12 000 ans, les *Corbicula* ont totalement disparues.

Ce n'est qu'en 1980, que *C. fluminea* est à nouveau recensée en Europe. Mouthon (1981) signale des individus de cette espèce en France et en Espagne dans les estuaires de la Dordogne et du Tage. En 20 ans, l'espèce est présente aux Pays-Bas, en Espagne (dans la rivière Miño, Araujo & al, 1993), en Belgique et au Royaume-Uni. *C. fluminalis* apparaît en 1984 en Allemagne, dans l'estuaire de la Weser. On la retrouve aujourd'hui essentiellement au Nord de l'Europe (Belgique, Pays-bas, Allemagne, France) dans les bassins de la Meuse, la Moselle et du Rhin.

### 3. Morphologie

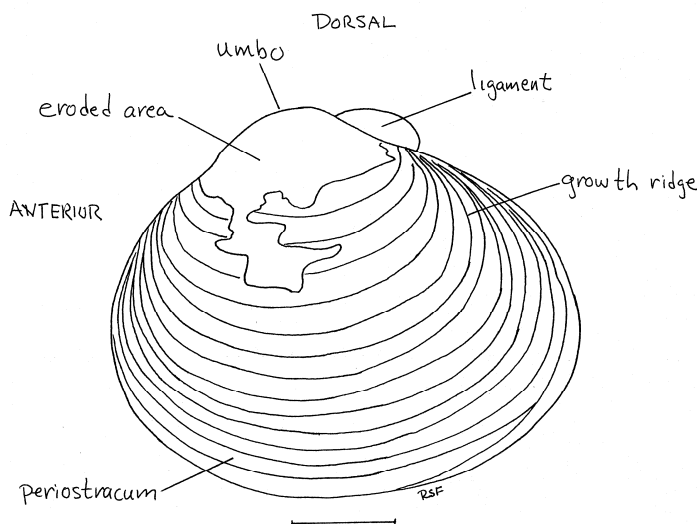
Les coquilles des Corbicules européennes sont équilatérales ou presque équilatérales, épaisses et lourdes. La forme est ovale chez les juvéniles et devient presque triangulaire chez les individus adultes (Araujo et al, 1993). Selon Zhadin (1965), la coquille de *C. fluminalis* est en forme de triangle haut à base arrondie ne dépassant pas 25mm de longueur. Celle de *C. fluminea* est plutôt en forme de triangle « ovale » et sa longueur est supérieure à 30mm. Notons que des Corbicules de taille supérieure à 60mm ont déjà été observées aux Etats-Unis et en Asie.



**Photo n° 1 :** Vue de l'intérieur et l'extérieur d'une coquille de *Corbicula fluminea*

Chez les deux espèces, le periostracum (surface extérieure de la coquille) est brillant, de couleur jaune-brunâtre et marqué par des stries concentriques qui sont espacées et profondes chez *C. fluminea* (photo n°1). Elles sont plus denses et moins profondes chez *C. fluminalis* (photo n°2 et 3). La charnière, dont le ligament forme une protubérance saillante est typiquement hétérodonte avec :

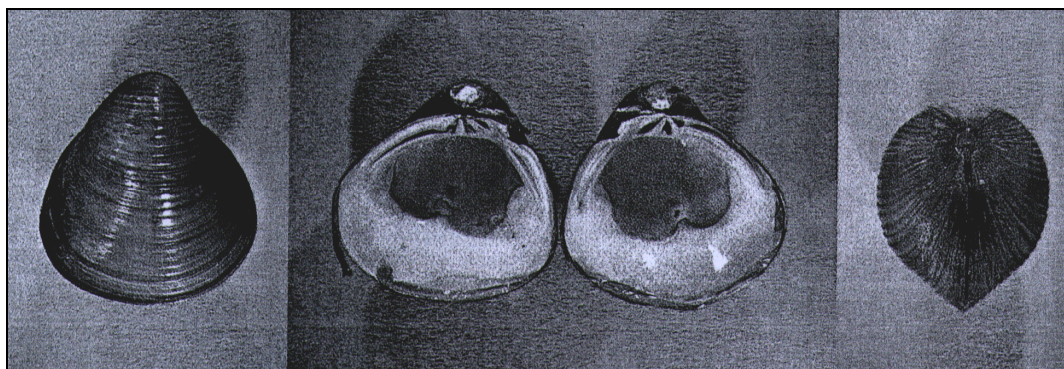
- 3 dents cardinales sur chaque valve
- 2 dents latérales fortement crénelées sur la valve de gauche
- 4 dents latérales fortement crénelées sur la valve de droite



La fonction de ces dents est d'assurer l'alignement des valves pendant la fermeture ou l'ouverture de celles-ci. La surface interne de la coquille est à nacre blanche avec plus ou moins de reflets violets. La protubérance près de la marge dorsale de la valve est appelée l'umbo (figure 1).

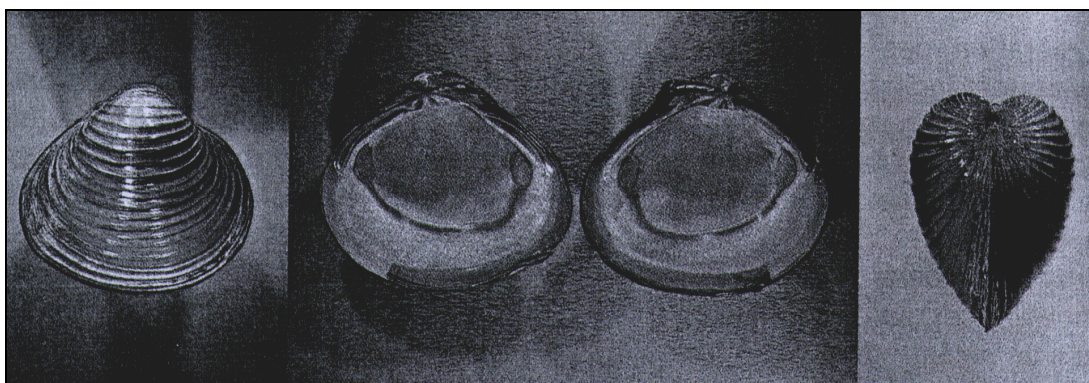
**Figure n° 1 :** Valve dorsale de *Corbicula fluminea*

(Source : [www.lander.edu/rsfox/corbicula.html](http://www.lander.edu/rsfox/corbicula.html))



(Source : Mouthon, 2000)

**Photo n° 2** : Vue externe, interne et profil de *Corbicula fluminalis* (Canal de Roanne)



(Source : Mouthon, 2000)

**Photo n° 3** : Vue externe, interne et profil de *Corbicula fluminea* (Haut-Rhône)

Chacune des espèces possède un pied musculueux très développé ce qui leur permet de se déplacer ou de s'enfouir rapidement dans le sol. Ce pied leur sert également à prélever directement les nutriments dans les sédiments. Les bords du manteau sont soudés avec une ouverture pédieuse et deux ouvertures pour les siphons (Britton et Morton, 1982).

## **4. Caractéristiques biologiques**

---

### **4.1. Mode et cycle de reproduction**

#### **4.1.1. *C. fluminea***

L'espèce *C. fluminea* serait hermaphrodite ou gonochorique avec une tendance à la protandrie (jeunes individus mâles, individus âgés femelles). Le pourcentage d'individus hermaphrodite peut varier en fonction du caractère lotique ou lentique de la rivière.

La maturation des gamètes est décalée : l'ovogénèse a lieu avant la spermatogénèse. De plus, l'ovogénèse est continue tout au long de la vie de l'animal alors que la spermatogénèse est périodique et semble être favorisée par une augmentation de la température de l'eau (entre le printemps et la fin de l'été). Malgré ce décalage dans la maturation des gamètes, l'espèce est hermaphrodite simultanée. Les spermatozoïdes sont émis

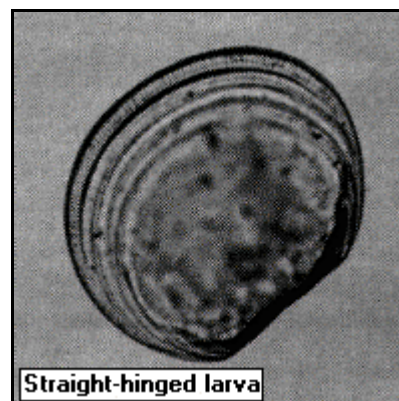
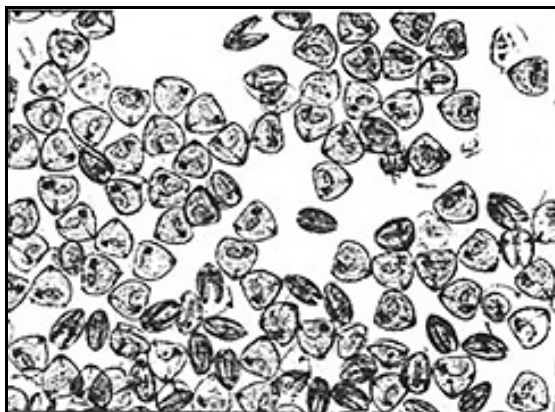


dans le milieu aquatique mais la fécondation a lieu dans les hémibranchies internes, lieu de stockage des ovules. C'est un des principaux critères de différenciation des deux espèces. La fécondation se déroule au hasard mais l'autofécondation est possible. Dans ce cas, il n'y a pas libération de gamètes mâles dans le milieu aquatique.

L'importance de la reproduction peut être reliée à la température. En effet, les populations de *C. fluminea* dans le Sud-Ouest de la France se reproduisent au printemps (Dubois, 1995) alors que celle du Nord-Est n'incubent pas au maximum de leur capacité avant mi-septembre (Bachmann, 2000). La température annuelle moyenne de la Moselle étant de 14°C, il est probable que les conditions thermiques dans cette rivière au printemps ne permettent pas à la majorité des individus de se reproduire tôt dans l'année.

Cependant, même si pour la plupart des populations étudiées on observe deux périodes de reproduction par an, des travaux dénombrant 3 périodes suggèrent que la température de l'eau, bien que prépondérante, ne doit pas induire seule la spermatogénèse.

Les larves, dont le nombre peut varier entre  $10^3$  et  $10^5$ , sont incubées jusqu'à une taille d'environ 220 à 250µm. Contrairement aux autres Bivalves incubant leur larves (les Sphaeriidae n'incubent qu'une centaine de juvéniles par an), la fécondité de *C. fluminea* est très élevée. Les autres familles communes de Bivalves démontrant un fort potentiel biotique n'incubent pas leurs œufs (ou durant une très courte période) : chez *Dreissena polymorpha*, entre 30 000 et 40 000 larves véligères (libres, planctoniques) sont libérées par femelle et par an. Chez les Uniodidae, entre 200 000 et  $17.10^6$  larves glochidium (parasites obligatoires, en général les branchies des Poissons) sont libérées par femelle et par an.



**Photo n° 4 et Photo n° 5** : Larves de *Corbicula fluminea*

Cependant, chez ces espèces « non incubatrices », la mortalité des jeunes stades est très élevée, contrairement au Sphaeriidae : chez *D. polymorpha*, la mortalité durant la phase planctonique est d'au moins 99%. Chez *C. fluminea*, la mortalité juvénile, également très élevée, est estimée à 99.9% durant les premières semaines de vie libre au niveau de la zone profonde, ce qui rapproche ce bivalve des formes non-incubatrices. Quel est alors l'avantage de l'incubation des larves ?

Contrairement à *D. polymorpha*, et surtout aux Uniodidae, *C. fluminea* colonise toute sorte d'habitats lentiques, lotiques, et ne présente pas d'adaptations particulières : c'est une espèce « conservatrice » et opportuniste. En Chine, son aire d'origine, elle est rencontrée

dans des cours d'eau soumis à d'importantes variations hydrodynamiques dues à la mousson : les fortes crues déciment les populations mais les habitats touchés sont rapidement colonisés. L'hermaphrodisme, avec la possibilité d'autofécondation, mais aussi l'incubation des larves (préservées lors d'éventuels délogement des parents durant les crues) représentent alors un avantage. Contrairement aux Sphaeriidae, *C. fluminea*, de par son caractère opportuniste, peut évoluer dans des milieux instables et non prédictibles (Dubois, 1995).

#### 4.1.2. *C. fluminalis*

Morton (1983), à partir de travaux réalisés sur la rivière Pearl en Chine, indique que l'espèce *C. fluminalis* serait gonochorique avec une tendance à la protogynie (jeunes individus femelles, individus âgés mâles). Elle ne présenterait qu'une seule période de reproduction par an, en hiver et posséderait un stade larvaire planctonique.

De récentes études ont montré que les populations de *C. fluminalis* présentes en Europe (sur le Rhin et la Moselle) pouvaient, comme *C. fluminea*, incuber leurs oeufs au niveau des hémibranchies internes (Rajagopal, 2000 ; Renard, 2000). Ainsi, Renard (2000) montre que les populations de *C. fluminalis* dans la Moselle amorcent l'incubation des larves en mai mais le taux d'incubation le plus fort est observé mi-septembre (environ 17 000 individus). De plus, il met en évidence différentes périodes de reproduction pour les 2 espèces.

Ces résultats contradictoires sur la reproduction de *C. fluminalis* remettent en cause la systématique. En effet, s'il s'agit des mêmes espèces, il reste donc à expliquer pourquoi et comment les populations de *Corbicula fluminalis* qui se reproduisent à l'aide de larves planctoniques en Asie ont choisi, en Europe, d'incuber leurs oeufs dans leurs branchies internes comme *C. fluminea*. Il serait donc intéressant de réaliser une analyse génétique comparée des populations de *C. fluminalis* européenne et asiatique afin de déterminer s'il s'agit soit, de deux espèces différentes, soit d'une adaptation ou d'un changement de stratégie reproductive de la part des populations européennes.

#### 4.2. Croissance et longévité

La croissance chez les bivalves n'est pas uniforme et s'effectue généralement selon une courbe sigmoïde ; forte au printemps et en été, elle se poursuit après la ponte, décroît en automne et peut devenir pratiquement nulle en hiver (Mouthon, 1980). Les jeunes *C. fluminea* croissent rapidement pendant la première année et atteignent 16 à 30mm de longueur. La maturité sexuelle peut être observée au bout de trois à 6 mois pour des tailles de 6 à 14mm. La vitesse maximale de croissance pour la première année de vie d'un individu est de 2 à 6.5 mm.mois<sup>-1</sup>. Dans la Moselle, où les 2 espèces coexistent, *C. fluminea* croît 2 fois plus vite que *C. fluminalis*. (Bachmann, 2000).

L'intensité de la croissance dépend étroitement de l'environnement, principalement de la température et des conditions trophiques et peut varier d'une espèce à l'autre. Bachmann (2000) met en évidence un lien entre perte de poids, incubation des larves et diminution accrue de la croissance à la fin de l'été. En effet, la période de prise de poids coïncide avec la période de croissance chez *C. fluminea* et *C. fluminalis* au début de l'été. Puis, la perte de poids (en relation avec l'activité incubatrice) commence en début juillet et se poursuit

jusqu'en septembre. La perte de poids pourrait être due au fait que les larves puisent dans les réserves de la mère grâce à des cellules sécrétrices hémibranchiales maternelles.

#### 4.3. Densité

Les Corbicules sont souvent très abondantes et la densité des populations peut atteindre jusqu'à 150 000 ind./m<sup>2</sup>, valeur observée pour une population de *C. fluminea* au niveau d'effluents de centrales électriques aux Etats-Unis (Mac Mahon, 1983 in Bachmann, 2000).



**Photo n° 6 :** Poignées de Corbicules ramassées sur une rivière anglaise

(Source : [www.zoo.cam.ac.uk/zoostaff/aldridge/corbicula.html](http://www.zoo.cam.ac.uk/zoostaff/aldridge/corbicula.html))

Comme le montre Bachmann (2000), le facteur densité est susceptible de faire varier la croissance des individus de *C. fluminalis*. Ce phénomène pourrait limiter le développement des populations de cette espèce ayant déjà été recensées plusieurs fois dans la Moselle en des densités atteignant 15 000 ind./m<sup>2</sup>.

Cependant, une grande variabilité de la densité totale au cours du temps a été souvent observée pour des populations de *C. fluminea* : elle est généralement attribuée au recrutement saisonnier des juvéniles. Elle peut aussi résulter de l'instabilité du milieu. Ceci fut observé, par exemple, pour des populations subissant chroniquement une perturbation thermique ou pour des populations colonisant des fleuves naturels dont le régime hydraulique est très variable.

Sur la Garonne (canal latéral), la densité moyenne des individus adultes est relativement constante et s'élève à 80 ind./m<sup>2</sup>. Celle des juvéniles est variable, le maximum enregistré est de 712 ind./m<sup>2</sup>.

#### 4.4. Résistance à la dessiccation, au gel, tolérance à la salinité

Les 2 espèces se distinguent par leur tolérance à la salinité. *C. fluminea* se trouve plutôt dans des milieux lotiques à teneur en sel <0.2‰ alors que *C. fluminalis* supporte des eaux saumâtres (jusqu'à 24‰). Cette espèce est qualifiée d'estuarienne.

La température est un facteur qui conditionne le développement des Corbicules. Il existe peu de données sur l'espèce *C. fluminalis* mais on connaît assez bien les effets de la température sur *C. fluminea* même si les données varient en fonction des auteurs. Bachmann (2000) propose une synthèse des effets de la température sur le développement de cette espèce à partir de données de la littérature (tableau I).

**Tableau III :** Synthèse des effets de la température sur le développement de *C. fluminea* à partir de données de la littérature (in Bachmann, 2000).

Température	Effets
2°C	Température létale inférieure
~ 25°C	Maximum de fécondité observé
De 26°C à 30°C	Réduction de la filtration et de la fécondité
> 30°C	Arrêt de la production de juvéniles, inhibition de la croissance
35-40°C	Température létale supérieure

La température à laquelle on observe un maximum de croissance chez *C. fluminea* est très variable selon les études. La plupart des auteurs considèrent que l'optimum de croissance est atteint vers les 24-25°C (Mattice & Dye, 1979 ; Joy, 1985 ; Mattice & Wright, 1986 ; in Mouthon, 2000) mais Foe & Knight (1985) contestent cet optimum et concluent d'après une étude en laboratoire que « les Corbicules sont plus adaptés dans des milieux où la température est d'environ 20°C ». Pour ces auteurs, « la croissance dynamique des Corbicules est probablement aussi déterminée en grande partie par la quantité de nourriture disponible et pas seulement par la température ».

#### 4.5. Mode de dispersion

A l'échelle d'un bassin hydrographique, le phénomène de dévalaison, ou dérive, représente un des processus majeurs de dissémination des espèces benthiques. Parmi les bivalves d'eau douce, seule *Dreissena Polymorpha* possède un stade larvaire planctonique (véligère libre) permettant la dissémination rapide de l'espèce sur de longues distances.

Cependant, il a été montré que certains individus de *C. fluminea* (1.5 à 14mm) ont la capacité de sécréter un filament muqueux par des mucocytes branchiaux, évacué par le siphon et leur permettant de flotter en pleine eau en été.

Les juvéniles de *C. fluminea* et *C. fluminalis* sont également capables de sécréter un autre type de filament muqueux, présentant des propriétés adhésives grâce à des cellules sécrétrices situées à la base du pied. Ce filament, utilisé pour fixer un substrat (grain de sable par exemple) peut limiter la dérive passive de l'individu. Mais, fixé sur un vecteur naturel (poisson, oiseau...) ou non (bateau) il pourrait permettre la remontée de la rivière. Le rôle des poissons dans le processus de colonisation vers l'amont d'une rivière a notamment été démontré pour *C. fluminea*.

## 5. Caractéristiques écologiques

### 5.1. Régime alimentaire

Comme tous les bivalves, les Corbicules filtrent les particules nutritives en suspension dans l'eau : phytoplancton, détritus organique et bactéries associées. *C. fluminea* se nourrit principalement de phytoplancton comme les diatomées (algues unicellulaires à coquille siliceuse). Le régime alimentaire de cette espèce est peu spécialisé : elle ne s'alimente pas de



façon sélective vis-à-vis de certains groupes taxonomiques ou de classes de tailles de plancton. En effet, Boltovskoy (1995) montre que l'abondance relative des espèces algales est la même dans le milieu et dans le contenu stomacal des mollusques, la majeure partie du plancton consommé comprenant des diatomées. Le taux de filtration sur le phytoplancton est d'environ 50ml/ind./h.

*C. fluminea* présente, outre la possibilité de filtration, la capacité de se nourrir de fins débris organiques prélevés directement sur, ou dans le sédiment, par l'intermédiaire de leur pied musculeux : une ciliature appropriée permet de conduire les particules nutritives le long du pied jusqu'aux branchies puis aux palpes labiaux de l'animal (Hakenkamp, 1999). D'après les travaux de Hakenkamp & Palmer (1999), ce mode de nutrition (« pedal-feeding ») combiné à l'activité de filtration, accélère significativement la croissance des individus. Les spécimens peuvent ainsi ingérer des particules de taille supérieure à 100 µm. Aucune référence ne fait allusion à un type similaire d'alimentation chez *C. fluminalis*.

## 5.2. Habitats

Les données dans la littérature indiquent que *C. fluminea* préfère des substrats sableux (taille des particules 0.25 à 0.7mm) peu riches en matière organique et bien oxygénés. Cependant, on peut trouver cette espèce aussi bien sur des plages de graviers que sur des substrats rocheux.



**Photo n° 7** : *Corbiucla fluminea*  
dans son habitat naturel

En étudiant des données faunistiques et mésologiques sur la Moselle, Bachmann (2000) met en évidence une différence de répartition de *C. fluminea* et *C. fluminalis* sur la mosaïque fluviale. Bien que ces deux espèces soient souvent rencontrées ensemble sur cette rivière, *C. fluminea* est plutôt inféodée à des substrats de fine granulométrie (conforme aux données de la littérature) alors que *C. fluminalis* occupe des substrats à dominance de graviers moyens et grossiers. Les préférences de *C. fluminea* pour les sédiments fins pourraient s'expliquer par le mode de nutrition particulier de cette espèce (voir § 5.1).

### 5.3. Prédateurs et parasites

Les prédateurs du mollusque sont principalement les rongeurs (rats musqués), les oiseaux et les écrevisses qui préfèrent les individus de taille inférieure à 6 mm ou les organismes morts récemment (Dubois, 1995). Il peut également être consommé par des poissons (Mouthon, 1980). Ces prédateurs (surtout les rats musqués) peuvent avoir une influence négative sur les densités de *Corbicula* sans pour autant être à l'origine de leur disparition.



Aucune information sur d'éventuels parasites du genre *Corbicula* n'a été trouvée dans la littérature.

**Photo n° 8 :** Coquilles vides de *Corbicula fluminea* consommées par des rats musqués (canal latéral à la Garonne)

Source : Dubois, 1995

## **6. Traits biologiques potentiellement liés à un caractère invasif**

Les caractéristiques biologiques et écologiques du genre *Corbicula* correspondent pour la plupart aux différents critères généraux définissant les espèces invasives selon Ricciardi (1998). L'aire de répartition du bivalve est importante, il possède une maturité précoce, une croissance rapide et une fécondité élevée (hermaphrodisme). Son régime alimentaire est également peu spécialisé ce qui lui donne la capacité d'éviter les stress alimentaires, et ceci d'autant plus qu'il a la possibilité de se nourrir soit par filtration dans la masse d'eau, soit par prélèvements directs dans le sédiment grâce à son pied cilié.

De plus, le bivalve possède des caractères adaptatifs particuliers pouvant aussi expliquer ce phénomène invasif. Il a été montré que *C. fluminea* peut se déplacer activement en cas de stress environnemental localisé grâce à son pied musculeux bien développé. Il peut, en outre, sécréter un pseudo byssus grâce auquel il se fixe aux coques des bateaux ou à des particules en suspension.

De plus, comme la majorité des bivalves dont *D. polymorpha*, *C. fluminea* est particulièrement résistante à des stress chimiques, tels que des biocides, du fait de sa possibilité à s'enfouir dans le sédiment et de pouvoir clore ses valves pendant un laps de temps très long. Divers mécanismes physiologiques lui permettent de s'isoler du milieu extérieur, ce qui lui confère une importante résistance à l'exondation.

On ne lui connaît pas à l'heure actuelle de parasite ni de prédateurs pouvant stopper sa croissance. Il a également été montré que *C. fluminea* pouvait s'accommoder de températures froides, ce qui pourrait lui permettre d'étendre son aire de répartition notamment en Europe du Nord et dans le Nord du Continent Américain.

## IV. EVOLUTION DE LA COLONISATION DU GENRE CORBICULA EN FRANCE

*Corbicula fluminea* a été découverte pour la première fois en France en 1980 dans l'estuaire de la Dordogne. Aujourd'hui, on retrouve cette espèce dans un grand nombre de cours d'eau français sur les 4 grands bassins hydrographiques de la Garonne, du Rhône de la Loire, de la Seine ainsi que sur la partie française du bassin Rhénan. L'espèce *Corbicula fluminalis* apparaît en Allemagne dans la Weser en 1984. A l'heure actuelle, elle est moins représentée que *C. fluminea*. Elle colonise essentiellement les cours d'eau du Nord de L'Europe. En France, elle a été repérée à partir de 1994 dans la Moselle où elle coexiste avec *C. fluminea* mais domine largement (75%) le peuplement (Bachmann, 1995). Elle est également présente dans la Meuse et le Rhin.

Le genre *Corbicula* a pénétré en France par au moins sept axes différents, parmi lesquels le Rhin joue un rôle prépondérant. Nous allons voir l'importance des canaux de navigation dans la propagation du mollusque, d'une part par la mise en connexion des bassins versants, mais aussi par l'existence d'un milieu particulièrement favorable à la biologie de l'espèce. Nous allons ensuite particulièrement détailler les principales étapes de la colonisation de *C. fluminea* sur les 3 grands bassins hydrographiques français que sont la Garonne, le plus anciennement colonisé, la Loire et le Rhône. L'analyse des sites d'observation du mollusque sera nécessaire afin de comprendre comment le bivalve s'est répandu sur le réseau hydrographique français.

### 1. Rôle majeur des canaux de navigation

En vingt ans, *Corbicula* a colonisé la totalité des bassins hydrographiques français. L'espèce est présente dans la majorité des cours d'eau, dans certains lacs, ainsi que dans de nombreux canaux de navigation. Sa présence dans les canaux et la densité importante que l'espèce peut atteindre (200 à 400 individus/m<sup>2</sup> dans le canal latéral à la Garonne, d'après Dubois, 1995b ; 80 à 100 ind./m<sup>2</sup> à Melun sur la Seine, d'après Brancotte et Vincent, 2000) laissent supposer que ce type de milieu convient particulièrement aux exigences de ce bivalve.

Les canaux français présentent un certain nombre de points communs malgré une grande hétérogénéité de gabarits. Leur profil artificiel, rectangulaire ou trapézoïdal, et leurs berges abruptes induisent des milieux d'une grande pauvreté qui augmente avec l'intensité de la navigation et la fréquence des dragages. Les eaux présentent épisodiquement une forte pollution minérale due aux rejets industriels et urbains. Une eutrophisation élevée en été est liée, d'une part à l'apport de produits fertilisants par lessivage des terres agricoles et, d'autre part, à la faiblesse du courant. Les fonds sont constitués de sédiments fins ou, dans le cas de canaux bordés d'arbres, de débris organiques dont la décomposition, par action bactérienne, génère parfois une chute de l'oxygène dissous.

La prédation des mollusques par les oiseaux et les rats musqués est limitée par les berges souvent abruptes et l'absence de plages. L'impact des écrevisses et des poissons peut néanmoins être notable (Dubois, 1995b). Une turbidité importante par le lessivage des terres agricoles, une eutrophisation fréquente en période estivale et une pollution parfois chronique sont des facteurs limitant la présence d'un cortège malacologique aquatique diversifié.

Le milieu offert par la plupart des canaux présente donc une grande pauvreté écologique qui ne permet pas aux espèces fluviatiles locales de survivre. En revanche, *Corbicula* s'adapte bien à ce type de milieu où il trouve une source abondante de nourriture (algues planctoniques, bactéries et matières en suspension), des substrats meubles qui lui permettent de s'enterrer, une faible compétition spécifique ainsi qu'une relative tranquillité vis-à-vis des prédateurs. La mise en connexion des bassins versants par les canaux est, comme nous allons le voir, un des facteurs principaux de la rapidité de propagation du mollusque dans les cours d'eau français (carte 2).



**Carte n° 2** : Réseau des voies navigables françaises. Les 4 grands bassins hydrographiques français sont en connexion par l'intermédiaire des canaux.

## 2. Le bassin de la Garonne

---

Le premier recensement de *Corbicula* en France concerne la basse Dordogne. C'est au cours d'une campagne d'échantillonnage de la faune de cette rivière, en 1980, que des *Corbicula* furent découverts pour la première fois par Mouthon. D'après Fontan & Meny (1995), l'introduction de *Corbicula* dans la Dordogne serait due à des bateaux provenant d'Asie ou d'Amérique. Depuis cette date, le bivalve a progressivement colonisé la plupart des cours d'eau du Sud Ouest. *C. fluminea* occupe en 1997 la quasi totalité des bassins versants de la Garonne et de la Dordogne (carte 3)

En effet, *C. fluminea* est présent dans la Dordogne et ses affluents l'Isle, la Dronne, la Vézère mais également dans la Garonne et ses affluents le Dropt, l'Aveyron, le Lot, le Gers, la Séoune, le Tarn, l'Agout et la Save. En 1989, l'espèce est signalée dans le canal du midi, à Grisolles, et huit ans après, en 1997, à Agde sur les bords de la Méditerranée. *Corbicula fluminea* s'est également installé dans les plans d'eau aquitains, lacs de Cazaux et Sanguinet, de Biscarosse et Parentis ainsi que dans plusieurs réservoirs (Chevallier, 2000).

## 3. Le bassin de la Loire

---

La première découverte de *Corbicula* dans l'estuaire de la Loire date de 1990 (Gruet, 1992). L'espèce avait alors été identifiée comme étant *C. fluminalis*. Lors d'une étude, Brancotte & Vincent (2002) réexaminent les échantillons prélevés à l'époque et concluent, d'après la taxonomie récente (voir § III.1) qu'il s'agirait plutôt de *C. fluminea*. Cette espèce est ensuite décrite en Loire inférieure (carte 4) jusqu'à Saumur, en 1997 (Carre et Berger, 2000) et en Loire moyenne en août 2000 (Brancotte & Vincent, 2002).

*Corbicula* sp. est signalée par J.L. Senotier (in Brancotte & Vincent, 2002) à partir de septembre 2001 de Orléans jusqu'à Beaulieu (quelques kilomètres en amont de Châtillon-sur-Loire). Sa présence est donc continue en Loire inférieure et moyenne, depuis l'estuaire, au moins jusqu'à Beaulieu.

Parmi les affluents de la rive gauche, la Vienne et le Cher sont colonisés sur une grande partie de leur cours. Il est découvert dans la Vienne en novembre 1999 par Khalanski (in Brancotte & Vincent, 2002). En revanche, *C. fluminea* est absent de l'Indre. En rive droite, on le trouve dans la Maine et de rares exemplaires ont été trouvés en octobre 2000 dans le cours inférieur de la Mayenne (à Montreuil-Jugné) et de la Sarthe (amont d'Ecouflant). En revanche, les recherches effectuées dans le Loir se sont, jusqu'ici, révélées négatives.

Les canaux qui bordent le cours moyen de la Loire (canal de Roanne à Digoin et canal latéral à la Loire) sont en communication avec les bassins de la Saône et du Rhône via le canal du centre qui les rejoint à Digoin. Ces canaux sont largement envahis par les *Corbicula* et en communication avec la Loire par l'intermédiaire de déversoirs. Cette partie du fleuve, jusque là épargnée, est envahie par le mollusque. En 1997, quelques spécimens sont déjà trouvés en aval de Digoin et en aval de Roanne (Mouton), en 2001, ce sont des centaines de *Corbicules* qui sont récoltés à Digoin.

L'apparition du mollusque dans l'estuaire ligérien est sans doute liée aux bateaux en provenance d'Amérique ou d'Asie, comme ce fût le cas de la Dordogne. La Loire subit alors l'expansion de *Corbicula* de l'aval vers l'amont. La colonisation à contre-courant ne semble pas être une barrière à l'expansion de *Corbicula*. On peut supposer que l'espèce utilise son filament muqueux fixé à un vecteur naturel (les poissons) comme mode de dispersion (la navigation étant très réduite sur la Loire).

## 4. Le bassin du Rhône

Le bassin du Rhône est relié à de nombreux autres bassins hydrographiques par l'intermédiaire de multiples canaux. Les premiers spécimens sont découverts dans la Saône puis dans le Rhône en amont de Lyon au début des années 90 (figure 1). On ne trouve des *C. fluminea* en aval de Lyon qu'à partir de 1992 à l'occasion du suivi hydrobiologique de la centrale nucléaire de St-Alban (in Mouthon, 2000).

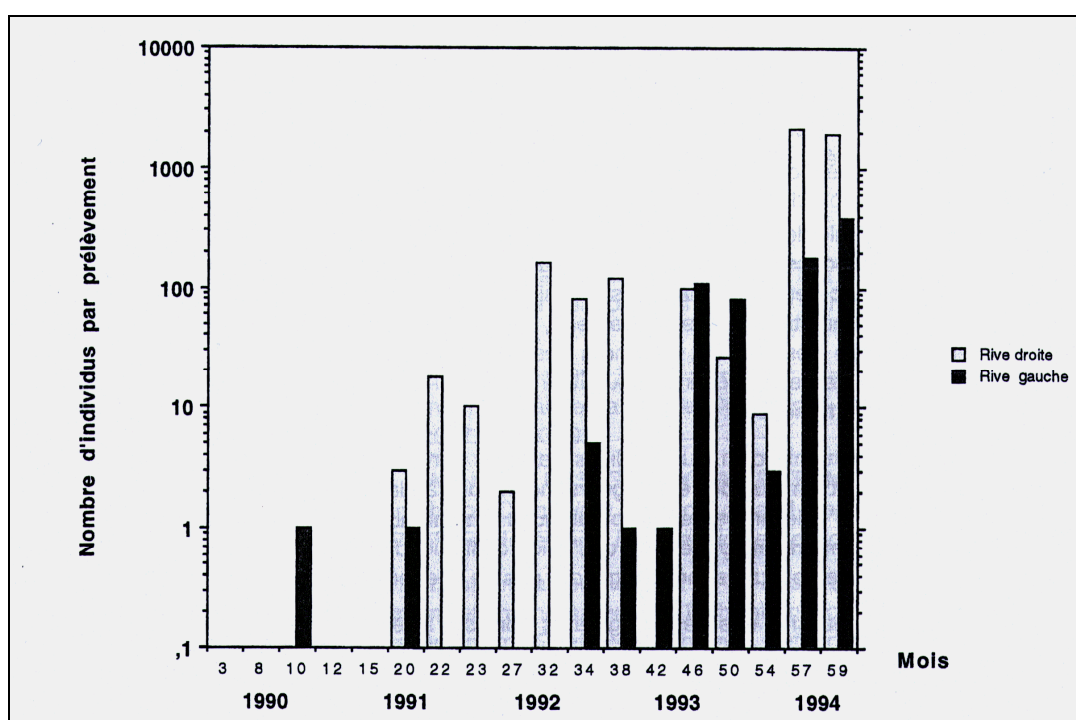


Figure 1 : Abondance de *Corbicula* sp. dans le Rhône en amont de Lyon (centrale du Bugey), d'après les relevés du CEMAGREF (Khalanski, 1997)

Selon Mouthon (2000), la colonisation du Haut-Rhône a été grandement facilitée par les travaux d'aménagements du fleuve. En effet, la création de plans d'eau notamment, comme la retenue de Villebois nécessaires aux besoins de la centrale de Creys-Malville est plus propice au développement de *Corbicula* que dans le Rhône avant son endiguement et son exploitation hydroélectrique.

Pour Brancotte et Vincent (2002), la colonisation du Rhône et de la Saône par les populations séquanienne (via le canal de Bourgogne) et ligérienne (via le canal latéral à la Loire et le canal du centre) ne constitue pas l'hypothèse la plus plausible. Le canal du Rhône au Rhin (branche sud) est en contact avec la basse Saône où *C. fluminea* est signalée en 1994 (Mouthon, 1994). Pour ces auteurs, il est possible que l'espèce n'ait été découverte dans le canal du Rhône au Rhin que plusieurs années après son installation. La population de *Corbicula* dans le Rhône et la Saône serait issue de la population du Rhin.

Cependant, l'expansion de *Corbicula* dans le Rhône à partir de l'estuaire semble une hypothèse intéressante :

- d'une part *Corbicula fluminea* a été découverte dans le delta, sur la plage de Piemanson, à Salin-de-Giraud en novembre 1997. Ceci constitue la première mention de cette espèce en milieu marin méditerranéen. Une autre population développée de *C. fluminea* a également été observée dans le lit du fleuve au débouché du Rhône au niveau de Port-Saint-Louis (Brancotte & Vincent, 2002).
- d'autre part, une étude récente (Renard et al., 2000) basée sur l'analyse morphométrique et génétique de différentes populations de *C. fluminea* et *C. fluminalis* collectées en France suggère la présence de trois taxons. En effet, les auteurs montrent que la population du Rhône est différenciée des populations du Rhin, de la Moselle, de la Loire et de la Garonne. La singularité génétique de cette population serait due à la possibilité de colonisation du Rhône par une population ancienne de *Corbicula* ou par une population d'origine eurasiennne introduite grâce au trafic maritime via la Méditerranée.

Si les spécimens de *Corbicula* collectés dans le Rhône en amont de Lyon s'avéraient génétiquement différents de ceux du Delta, on aurait alors affaire à une double colonisation dans ce fleuve. Une expansion par simple dévalaison d'une population ancienne (1990) issue du Rhin et une colonisation d'aval en amont (comme sur la Loire) d'une population deltaïque plus récente (1997). Plusieurs affluents du Bas-Rhône ont depuis été colonisés notamment les cours inférieurs de l'Ardèche et du Gard en 1998, de la Durance en 1999 et de l'Eyreux en 2000.

## **5. Comparaison des caractéristiques biologiques des populations de *Corbicula fluminea* installées sur la Garonne et le Haut-Rhône.**

---

Bien qu'il existe une grande variabilité des caractéristiques biologiques de *C. fluminea*, la plupart des populations étudiées ont « 2 périodes de reproduction marquées par deux pics de juvéniles survenant en été et à l'automne » (Mac Mahon, 1983) et une durée de vie comprise entre 1.5 et 3 ans (Morton, 1977).

La durée de vie des populations de *Corbicula* dans la Garonne a été estimée à environ 3 ans et la présence de deux pics dans la courbe de densité de population des juvéniles indique l'existence de deux périodes de reproduction (Dubois, 1995) ; ce qui est conforme aux données de la littérature.

En revanche, Mouthon montre que les populations de *C. fluminea* sur le Haut-Rhône au niveau du réservoir de Villebois (voir carte) sont univoltines (une période de reproduction par an) et ont une durée de vie de 5 ans. De plus, leur croissance est lente : durant la première année de vie, les individus atteignent seulement une taille moyenne de 7.4 à 8.7 mm et la maturité sexuelle n'apparaît que lorsqu'ils ont atteint une taille de 10.7 mm (voir § III.4.2).

De si faibles taux de croissance ont déjà été observés aux Etats-Unis par Hornbach (1992) et par Stites & al. (1995) dans des rivières à faible teneur en minéraux (conductivité = 50-85  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ), ou à pH légèrement acide ( $\text{pH} = 6.6-7.2$ ) avec une faible alcalinité ( $\text{CaCO}_3 = 23\text{mg}/\text{L}$ ) ce qui n'est pas favorable au développement des mollusques. Or, sur le Rhône amont, le pH est alcalin, les eaux riches en substances inorganiques et en carbonates. D'après Mouthon, les facteurs limitant la croissance des populations de *C. fluminea* sur le Rhône seraient plutôt le régime hydrologique, la température de l'eau et la quantité de nourriture disponible. En effet, les brusques variations hydrologiques dues à la fonte des neiges et aux opérations de vidanges des barrages Suisses constituent un environnement stressant pour les populations de *Corbicula*. Bien que cette espèce soit capable, dans des conditions favorables, de recoloniser rapidement un milieu (grâce à un taux de croissance élevée), elle semble être ici limitée par la quantité de phytoplancton disponible.



## V. CONSEQUENCES ECOLOGIQUES ET INDUSTRIELLES

### 1. Conséquences écologiques

La question des introductions pose, de façon immédiate, celle de leurs répercussions écologiques. De nombreux travaux ont été effectués ayant pour objectif de mieux appréhender les divers facteurs impliqués dans l'invasion des espèces au sein d'écosystèmes aquatiques. Des effets écologiques très variés sont décrits mettant en évidence la nécessité d'examiner à la fois : la biologie des espèces et, le fonctionnement de l'écosystème récepteur. Nous considérons dans ce paragraphe les données recueillies dans la littérature concernant *Corbicula fluminea* dont l'impact sur les écosystèmes a fait l'objet de nombreux travaux.

#### 1.1. Impact sur la production biologique et les nutriments

L'établissement de nouvelles espèces dans l'écosystème est défini, entre autres par leur insertion dans les réseaux trophiques. De fortes densités d'individus peuvent ainsi exercer une forte pression sur la production biologique et les nutriments. Les Corbicules sont des organismes filtreurs qui se nourrissent de phytoplancton et de seston dans la colonne d'eau. Les diatomées constituent une part importante de leur régime alimentaire mais le bivalve est opportuniste, il semble ne pas se nourrir de façon sélective vis-à-vis de différents groupes taxonomiques ou de classes de tailles de phytoplancton (Boltovskoy, 1995).

Ainsi, dans certaines rivières à substrat sableux, les Corbicules peuvent dominer les communautés d'invertébrés benthiques aussi bien en nombre qu'en biomasse (Lauritsen & Mozley, 1989). Lorsqu'elles se retrouvent en très fortes densités, elles peuvent, par leur activité de filtrations intense, réduire la biomasse totale de phytoplancton (baisse de 20 à 70% du taux de chlorophylle *a* en suspension) tandis que la minéralisation des nutriments (phosphore, azote ammoniacal, silice) et la transparence de l'eau augmentent (Buttner, 1986). L'augmentation de la transparence de l'eau liée à la régression des matières en suspension (particulièrement le phytoplancton), favorise la pénétration de la lumière et donc le développement des macrophytes. L'activité de filtration du mollusque a donc un impact significatif sur la productivité primaire (généralement à la période estivale). Cependant, il a été montré que les populations de *C. fluminea* pouvaient quelquefois réguler leur propre densité pour contrôler la quantité de nourriture disponible (Foe & Knight, 1985).

#### 1.2. Impact sur la qualité de l'eau

*C. fluminea* est un composant important de la communauté aérobie. En effet, le taux respiration du bivalve est considérable et étant donné les densités importantes de *C. fluminea* observées dans beaucoup de cours d'eau, il joue un rôle majeur dans les processus métaboliques benthiques. Ainsi, l'activité respiratoire combinée à l'activité de filtration intense sur le phytoplancton provoque une baisse considérable de l'oxygène dissous.

L'infestation d'un cours d'eau par l'envahisseur s'accompagne alors d'une augmentation du taux de  $\text{NH}_3$  par modification des processus de nitrification (Voir § suivants).

### 1.3. Impact sur la qualité de l'habitat

L'ampleur de la respiration des Corbicules suggère que les bivalve requièrent une quantité considérable de matière organique pour supporter son métabolisme. La capacité de Corbicula à se nourrir directement dans le sédiment avec son pied lui permet de subvenir à ses besoins.

Cette capacité de nutrition directe dans le sédiment est déjà connue chez des Bivalves marins (ex *Nucula proxima*) et joue un rôle dans la modification de la dynamique benthique. En effet, leur capacité à s'enfouir dans le sol peut créer une bioturbation du sédiment et leur mode de nutrition par leur pied peut perturber les bactéries benthiques.

La bioturbation représente l'ensemble des activités des organismes benthiques qui ont des conséquences sur les mécanismes et processus au sein de la colonne sédimentaire, elle joue un rôle prépondérant sur le fonctionnement des écosystèmes et le devenir de la matière organique (Hielskov & Holmer, 2001).

Dans les écosystèmes d'eau douce, la moule zébrée peut changer le flux de matière entre la masse d'eau et les sédiments uniquement avec l'activité de filtration. *C. fluminea* quant à elle, influe sur la dynamique de la matière organique d'une part par son activité de filtration sur les matières en suspension mais également par l'intermédiaire de son pied qui crée une bioturbation. Le remanie sédimentaire induit par le bivalve entraîne alors des modifications de la structure physique et de la stabilité du sédiment mais il perturbe aussi les processus de dénitrification, les flux d'éléments nutritifs, le devenir des xénobiotiques et la dynamique de population de certains organismes (voir § suivants).

### 1.4. Impact sur le benthos

Sur une période plus ou moins longue suivant l'établissement d'espèces invasives, des interactions inter-spécifiques peuvent avoir lieu et induire des phénomènes d'exclusion compétitive. Les impacts des espèces introduites sur la macrofaune peuvent conduire à la raréfaction de certaines espèces autochtones, voire une perte de biodiversité par disparition de ces espèces.

Ainsi, il a été montré que l'augmentation des densités de *Corbicula fluminea* entraîne la diminution de la croissance de certains mollusques indigènes comme les Unionidae (Belanger, 1990). Sick (1973) remarque que « là où les Corbicules sont les plus denses, on observe pas d'Unionidae même si les habitats sont favorables ». Clark (1988) montre également que sur les rivières de la côte Atlantique, l'extinction de certaines espèces d'Unionidae coïncide avec l'accroissement des population de Corbicules.

L'introduction des Corbicules dans les écosystèmes touche aussi d'autres membres de la communauté benthiques. Ainsi, Hakenkamp et al (2001) ont démontré que dans les rivières sableuses, l'activité nutritive de *C. fluminea* directement dans le sédiment par l'intermédiaire de son pied provoquait une diminution de l'abondance des bactéries et des flagellés. Leur

nombre diminuerait, d'une part, à travers la bioturbation des sédiments mais aussi par arrachage des grains de sédiment.

La modification de la biomasse bactérienne est particulièrement remarquable en période estivale. Les conditions thermiques favorisant de forts développements de *Corbicules* durant l'été, les densités de *Corbicules* sont plus importantes. L'impact sur les communautés bactériennes est alors plus grave. La diminution de l'oxygène dissous couplée à la bioturbation des sédiments provoque une hausse des taux d'ammoniac par réduction des bactéries aérobies impliquées dans les processus de nitrification. Cet apport de nutriments favorise le développement des macrophytes. De plus, l'augmentation de la transparence de l'eau due à l'activité filtratrice des bivalves vient amplifier la croissance des végétaux qui bénéficient d'un meilleur éclaircissement.

Si les impacts de la *Corbicule* sont avérés sur les bactéries, en revanche, le bivalve n'a que peu ou pas d'effet sur la méiofaune et les organismes ciliés (Hakenkamp & al , 2001).

## **2. Conséquences industrielles**

---

### **2.1. Généralités**

Les eaux de surface sont prélevées pour divers usages industriels (réfrigération de machines, irrigation, production d'eau, et de produits alimentaires élaborés...) parmi lesquels la production d'énergie électrique représente une large part. Le développement d'espèces animales ou végétales au sein des circuits peut ainsi entraîner un dysfonctionnement, voire un arrêt forcé, des systèmes de prise d'eau ou de réfrigération. L'élimination des causes de ce dysfonctionnement du point de vue économique représente donc un enjeu important (Khalanski, 1997).

Les espèces comme *C. fluminea* ou *D. polymorpha* sont ainsi à l'origine de nombreux problèmes de colmatage des circuits de prise d'eau de divers industriels tant sur le continent américain que sur le continent européen. Le colmatage des filtres et des échangeurs thermiques peut se produire par l'aspiration aux prises d'eau de grandes quantités d'organismes ou par le développement excessif d'organismes sur les parois des circuits. Ces « salissures biologiques » se détachent et l'entraînement de parties dures (coquilles...) peut les rendre indisponibles. Les coquillages fixés ou déposés dans les conduites produisent en outre des quantités importantes de vase organique, constituée par leurs déjections : fèces et pseudo-fèces, qui se déposent dans les échangeurs thermiques et augmentent la fréquence des lavages. Ces espèces se développant en masse dans les circuits accélèrent également la corrosion des matériaux.

## 2.2. Le contrôle des salissures biologiques : un enjeu économique

### 2.2.1. *En Amérique du Nord*

Les conséquences dommageables de l'introduction de *D. polymorpha* dans les Grands Lacs américains puis de son extension vers le Sud des Etats-Unis sont estimées à cinq milliards de dollars. L'arrivée du clam asiatique *Corbicula fluminea* constitue aussi une menace pour les circuits industriels. Pour assurer la disponibilité des circuits, il faut pouvoir contrôler le développement de ces espèces, ce qui implique une connaissance approfondie de leur biologie et de leur écologie.

Face à la menace identifiée dès 1989, les Etats-Unis et le Canada ont pris des dispositions réglementaires pour limiter l'extension de la moule zébrée dans les eaux intérieures. Le congrès des Etats-Unis a voté, en 1990, une loi visant à éviter et à contrôler l'infestation des eaux intérieures par la Dreissène et d'autres espèces aquatiques nuisibles : le « Non Indigenous Species Control Act » (Public Law 101-646 Nov. 29, 1990). En application de cette loi, une réglementation a été édictée et impose de maintenir une salinité d'au moins 30g/l dans l'eau des ballast des bateaux entrant dans les Grands Lacs.

Sur le plan de la recherche, tant aux Etats-Unis qu'au Canada, la puissance publique finance des travaux universitaires à caractère fondamental sur la biologie des espèces invasives et les méthodes de lutte les mieux appropriées. Le principal programme fait partie du Sea Grant Programm, crée en 1966, il a consacré entre 1991 et 1994 plus de 10 millions de dollars à des recherches sur la moule zébrée. Des groupements industriels, ont d'autre part, développé des recherches appliquées à leur secteur.

Autour des principales espèces invasives comme la moule zébrée et le clam asiatique une intense communication scientifique s'est développée. Des colloques sont régulièrement organisés pour faire le point sur les connaissances acquises dans le domaine de la recherche fondamentale comme celui des applications industrielles à la lutte anti-salissure.

### 2.2.2. *En France*

La mise en route de la première tranche de la Centrale Nucléaire de Production d'Electricité (CNPE) de Cattenom date de 1986. C'est au début des années 90 que s'est produit un colmatage presque total des différents circuits dû à la présence de moules zébrées. Cet incident a entraîné l'arrêt de la première tranche durant un mois afin d'effectuer un nettoyage des conduites. A cette époque, 400 m<sup>3</sup> de coquilles et de vase ont été retirées.

Depuis cet incident, EDF a mis en œuvre des moyens pour mieux connaître le cycle biologique des espèces invasives ainsi que les méthodes permettant de les éliminer.

En ce qui concerne *Corbicula fluminea*, il abonde dans les circuits de distribution d'eau d'irrigation du bassin de la Garonne (DUBOIS, 1995). Il est également présent dans les bassins froids des aéroréfrigérants à la centrale de Golfech. La quantité de *Corbicula* retirée dans les bassins froids, de mai à septembre 1990, a été estimée à environ 10m<sup>3</sup>. Les bivalves se trouvaient dans les zones les moins turbulentes du bassin et sous les tulipes d'arrivées d'eau.

Lors d'un inventaire faunistique réalisé au sein des circuits de prise d'eau brute de la CNPE de Cattenom, Bachmann (2000) met en évidence des quantités importantes de corbicules. La densité de *C. fluminea* a été estimée à environ 6000 ind./m<sup>2</sup>, et seulement 100 ind./m<sup>2</sup> pour *C. fluminalis*. Une telle densité de *C. fluminea* pourrait s'expliquer par le confinement des adultes et des juvéniles à l'intérieur des rus d'eau, sans que ceux-ci n'aient la possibilité de se disperser. De plus, la présence d'une couche sédimentaire de matière organique de plusieurs centimètres à la surface du plancher du ru favoriserait l'activité de nutrition par l'intermédiaire du pied.

### 2.3. Les moyens de lutte

Au cours de ces dernières années, divers moyens de lutte contre les salissures biologiques ont été testés puis ou non, mis en œuvre. Les industriels sont généralement confrontés à la prolifération de divers organismes au sein de leurs circuits et il est très difficile de trouver une méthode qui soit applicable et efficace pour toutes ces espèces. Ainsi, l'expertise des circuits de la CNPE de Cattenom a permis de recenser 19 taxons différents pouvant s'y développer. Les différents procédés exposés ci-après ne sont donc pas spécifiques à la Corbicule mais sont utilisés pour lutter contre un ensemble d'organismes nuisibles.

#### 2.3.1. *Les filtres*

En Europe, les **systèmes de filtres** sont systématiquement employés dans tous les circuits de refroidissement des centrales énergétiques et des industries. L'installation de filtres à débris en amont des échangeurs des circuits auxiliaires de la centrale de Cattenom permet de réduire l'encrassement de ces échangeurs par la moule zébrée. Ces dispositifs n'évitent toutefois pas le nettoyage des conduites en eau.

#### 2.3.2. *Nettoyage mécanique*

En règle générale, les circuits des centrales sont nettoyés hors d'eau, une fois par an, lors des arrêts des tranches. Il s'agit d'un **nettoyage mécanique** pratiqué par décollement des organismes fixés, avec des **jets d'eau à haute pression** ou par **raclage des parois**. Lorsque des circuits communs à deux tranches restent en eau, le nettoyage est effectué par des **plongeurs**. Les systèmes de filtration et les nettoyages mécaniques sont de plus en plus utilisés car ils permettent de réduire les traitements chimiques.

#### 2.3.3. *Conception des circuits*

La lutte contre les bio-salissures s'effectue aujourd'hui dès la **conception des circuits**. Il est généralement recommandé :

- d'éviter les sections carrées et les coudes pour les tuyaux de prise d'eau brute.
- de maintenir (si possible) une vitesse de courant supérieure au seuil critique légal pour les organismes ciblés (ex : > 1m/s pour l'élimination des bryozoaires et des dreissènes).
- de garder les surfaces en béton dans de bonnes conditions ; l'installation d'organismes nuisibles étant facilitée par des surfaces irrégulières

#### 2.3.4. *Traitements physiques*

**L'échauffement des eaux par recirculation** est une manière efficace de contrôler le développement des bio-salissures mais cette méthode nécessite des ouvrages spécifiques. Elle est difficilement mise en œuvre dans des grosses centrales avec des tours réfrigérantes.

**L'échauffement direct des eaux** dans les circuits est techniquement possible mais elle est très coûteuse. De plus, ces procédés de traitement par chaleur n'agissent pas sur les dépôts bactérien ni sur certains pathogènes thermophiles et ils nécessitent des autorisations pour le rejet d'eaux chaudes en milieu naturel. Les zones de rejets d'effluents échauffés dans le cours de la rivière peuvent également avoir un impact négatif car ils peuvent servir de refuge à des espèces introduites dont la répartition serait naturellement limitée par des températures faibles en période hivernale. La colonisation d'une plus grande partie du milieu et l'établissement de ces espèces dès que les conditions thermiques ne sont plus limitantes dans la majorité du cours d'eau sont alors nettement favorisés.

**Les peintures anti-fouling** sont également utilisées car elles facilitent les nettoyages mécaniques des circuits mais elles présentent plusieurs inconvénients. D'une part, elles doivent être appliquées tous les quatre ou cinq ans sur des surfaces propres et sèches mais elles sont aussi très chères.

#### 2.3.5. *Traitements chimiques*

Ils restent les principaux moyens employés contre le développement de salissures biologiques dans les centrales d'énergie mais des pressions croissantes tendent à limiter l'utilisation de tels procédés.

Les seuls traitements chimiques utilisés dans les centrales thermiques exploitées par EDF sont le nettoyage chimique des échangeurs thermiques à plaques et la chloration. Il s'agit dans le premier cas, d'enlever les dépôts organiques et minéraux sur les surfaces d'échange thermique en pratiquant un **nettoyage avec de l'acide oxalique, des dispersants et de la soude**. Ce type de traitement en circuits fermés n'engendre pas de rejets en rivières.

**La chloration massive** des aéroréfrigérants consiste à fermer la purge du circuit et à injecter rapidement de l'eau de javel, pour obtenir une concentration en chlore de quelques mg/l à quelques dizaines de mg/l. La purge n'est réouverte qu'après 6 à 7h, lorsque la teneur en chlore résiduel devient inférieure à 0.1 mg/l. Ce procédé permet de nettoyer le bassin froid et les structures de ruissellement sur lesquelles peuvent se déposer des algues vertes et des cyanobactéries. Ce traitement est actuellement peu pratiqué (une à deux fois par an sur un site). Il constitue cependant, un moyen disponible pour les exploitant en cas d'encrassement biologique important. **La chloration continue** à faibles doses est pratiquée sur les centrales en bord de mer exploitées par EDF mais ce type de traitement est également utilisé pour en Amérique du Nord et en Europe pour contrôler le développement de salissures biologiques.

De nouveaux moyens de lutte contre les salissures biologiques comme les rayonnements ultra-violets, les champs électromagnétiques ou l'utilisation de méthodes biologiques (toxines bactériennes ou biocides naturels) sont actuellement testés mais restent très loin d'être appliqués industriellement.

## VI. CONCLUSION

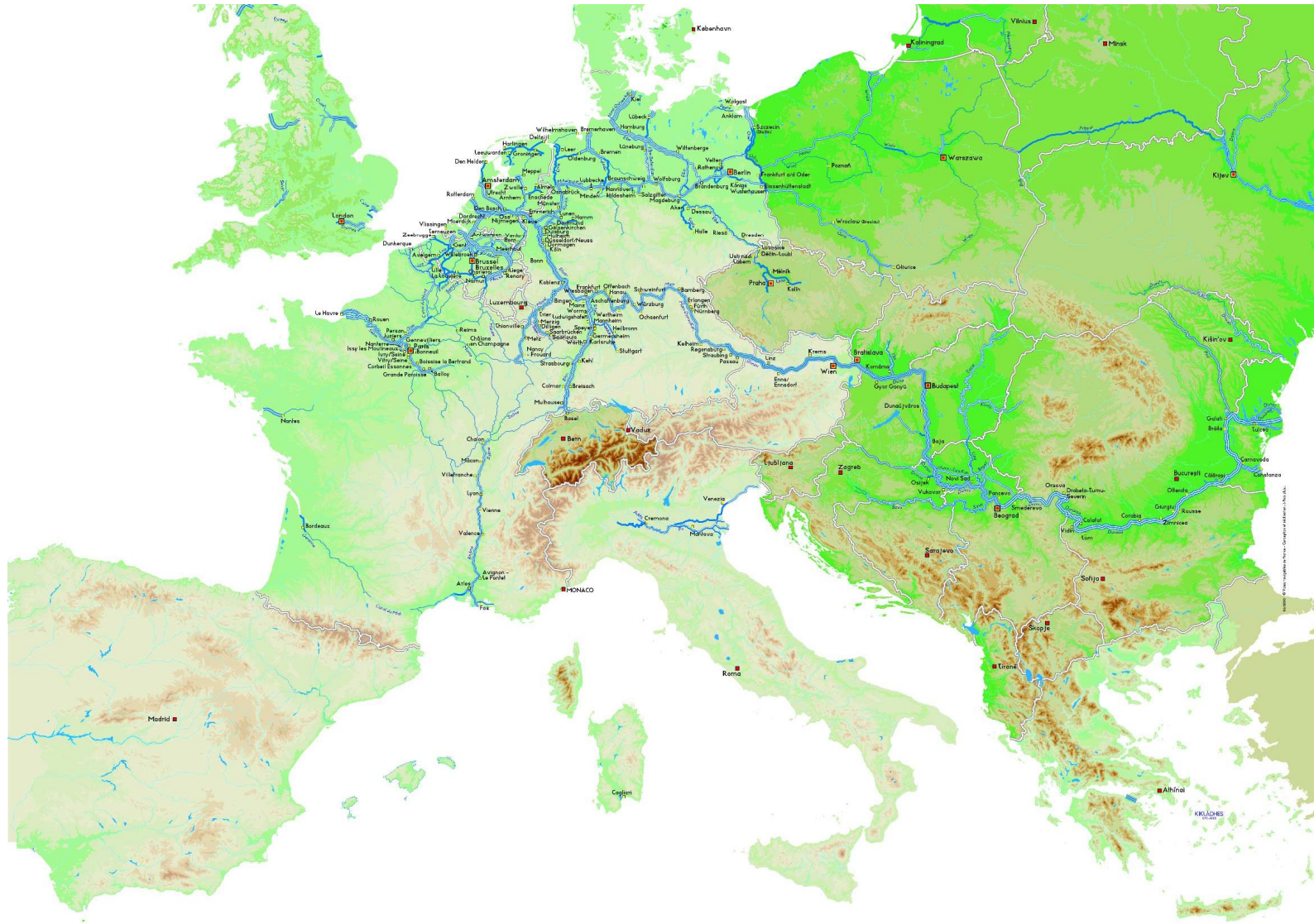
Au cours des vingt dernières années, les *Corbicules* sont parvenues à coloniser les quatre grands bassins hydrographiques français de la Garonne, du Rhône, de la Loire et de la Seine. Ce bivalve est aujourd'hui présents dans 57 des 94 départements de la métropole. Apparue dans le Nord de la France en 1838, puis dans le Rhône en 1852, dans la Loire en 1864 et dans la Garonne en 1866, *Dreissena Polymorpha* a mis un peu moins de trente ans à se propager du nord au sud de la France. Il n'aura fallu qu'une vingtaine d'années à *Corbicula fluminea* pour accomplir le même chemin mais cette fois du sud au nord.

Comme cela avait été observé pour *Dreissena Polymorpha* au XIX<sup>ème</sup> siècle, les canaux de navigation ont joué un rôle essentiel dans la dispersion des *Corbicula* à l'intérieur du pays. La mise en connexion des bassins versants et la pauvreté du milieu de ces canaux favorisent l'expansion d'espèces filtrantes peu exigeantes comme *Corbicula*. Cependant, ce n'est pas la seule voie de propagation utilisée par le mollusque. Nous avons vu qu'il lui était possible de remonter le cours des fleuves lorsque les conditions écologiques lui étaient favorables. La dégradation de la qualité des milieux fluviaux est donc tout aussi propice à sa dispersion.

Il est prévisible que la colonisation des eaux européennes par *Corbicula* aura des conséquences importantes comme ce fut le cas aux Etats-Unis où de nombreux programmes de recherches sont en cours pour lutter contre le mollusque. Il faut craindre d'une part, une compétition avec les autres espèces filtrantes et un développement des prédateurs du mollusques qu'il peut favoriser ; d'autre part, une eutrophisation accrue des rivières en cas de prolifération importante ; enfin, les problèmes d'engorgements des circuits d'eau (irrigation, circuits industriels) qui peuvent causer des problèmes importants au niveau des centrales nucléaires notamment pendant les périodes caniculaires comme nous en avons connu en 2003.

Les espèces invasives ont, comme nous l'avons montré, des conséquences tant économiques qu'écologiques (évolution de la biodiversité des cours d'eau). La réalisation d'inventaires faunistiques dans les rivières et canaux d'Europe est nécessaire au suivi de l'expansion de *Corbicula* et des autres espèces invasives (Comme *Corophium curvispinum*, un crustacé provenant de la région ponto-caspienne et qui colonise le réseau hydrographique français depuis les années 90). La multiplication établie, ou à venir du nombre d'espèces à caractère proliférant nécessite d'améliorer nos connaissances sur la biologie et l'écologie de ces espèces mais également d'établir les relations entre le caractère perturbé des écosystèmes récepteurs et les modalités de leur colonisation par des espèces exotiques. Cela nous permettra d'identifier les causes et d'évaluer les conséquences de l'arrivée de ces espèces dans des biotopes déjà très perturbés.

Etant donné la perméabilité biologique évidente des frontières des différents pays européens (carte 7), il faudrait envisager un réseau de surveillance à l'échelle européenne. La mise en place d'une « veille écologique » permettrait de pratiquer une gestion des risques et d'appliquer un principe de précaution afin d'éviter que des invasions dommageables viennent s'ajouter aux autres atteintes actuelles des systèmes aquatiques.



**Carte n° 7** : Réseau des voies navigables d'Europe et importance de la connexion des bassins hydrographiques par l'intermédiaire des canaux.



# TABLE DES ILLUSTRATIONS

<b>Carte n° 1</b> :Distribution du genre <i>Corbicula</i> aux Etats-Unis en mars 1999.....	9
<b>Carte n° 2</b> : Réseau des voies navigables françaises. Les 4 grands bassins hydrographiques français sont en connexion par l'intermédiaire des canaux.....	19
<b>Carte n°3</b> : Distribution du genre <i>Corbicula</i> dans le bassin de la Garonne .....	20
<b>Carte n°4</b> : Distribution du genre <i>Corbicula</i> dans le bassin de la Loire .....	20
<b>Carte n°5</b> : Distribution du genre <i>Corbicula</i> dans le bassin du Rhône en amont de Lyon .....	22
<b>Carte n°6</b> : Distribution du genre <i>Corbicula</i> dans le bassin du Rhône en aval de Lyon.....	22
<b>Carte n° 7</b> : Réseau des voies navigables d'Europe et importance de la connexion des bassins hydrographiques par l'intermédiaire des canaux. ....	31
 <b>Figure n° 1</b> : Valve dorsale de <i>Corbicula fluminea</i> .....	10
 <b>Photo n° 1</b> : Vue de l'intérieur et l'extérieur d'une coquille de <i>Corbicula fluminea</i> .....	10
<b>Photo n° 2</b> :Vue externe, interne et profil de <i>Corbicula fluminalis</i> (Canal de Roanne).....	11
<b>Photo n° 3</b> : Vue externe, interne et profil de <i>Corbicula fluminea</i> (Haut-Rhône) .....	11
<b>Photo n° 4 et Photo n° 5</b> : Larves de <i>Corbicula fluminea</i> .....	12
<b>Photo n° 6</b> : Poignées de <i>Corbicules</i> ramassées sur une rivière anglaise.....	14
<b>Photo n° 7</b> : <i>Corbiucla fluminea</i> dans son habitat naturel .....	16
<b>Photo n° 8</b> : Coquilles vides de <i>Corbicula fluminea</i> consommées par des rats musqués (canal latéral à la Garonne) .....	17
 <b>Tableau I</b> : Hypothèses sur les caractéristiques générales pouvant être attribuées aux espèces invasives aquatiques d'après Ricciardi & Rasmussen (1998) (in Bachmann, 2000)......	6
<b>Tableau II</b> : Systématique et critères de distinction du genre <i>Corbicula</i> .....	8
<b>Tableau III</b> : Synthèse des effets de la température sur le développement de <i>C. fluminea</i> à partir de données de la littérature (in Bachmann, 2000). ....	15

# BIBLIOGRAPHIE

## Publications

Alf A., 1992. Ein bemerkenswerter Fundort von *Corbicula fluminalis* Müller 1774 im Rhein – mit zur Ökologie und zu weiteren Vorkommen der Art Baden-Württemberg. *Lauterbornia* 9. 65-72.

Araujo R., Moreno D. & Ramos M.A., 1993. The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in Europe. *Am. Malacol. Bull.* 10, 39-49.

Bachmann V., Cegielka E., Usseglio-Polarera P. & Moreteau J.C., 1995. Installation de l'Amphipode *Corophium curvispinum* et la palourde asiatique *Corbicula* sp. Dans la partie française de la Moselle. *Hydroécol. Appli.* 7 (1-2), 185-190.

Bachmann V., 1997. Les introductions d'espèces dans les milieux aquatiques continentaux en métropole. Enjeux, conséquences et recommandations. *Bulletin français de pêche et de pisciculture*, vol 70, n°344-45, pp373-45.

Barbault R., 1994. Des baleines des bactéries et des hommes, Editions Odile Jacob, Paris.

Brancotte V., Vincent T., 2002. L'invasion du réseau hydrographique français par les mollusques *Corbicula* spp. Modalités de colonisation et rôle prépondérant dans les canaux de navigation. *Bulletin français de pêche et de pisciculture*, vol.365-366.

Brancotte V., Vincent T., 2002. Répartition actuelle et mode de progression de *Corbicula* spp. en France. *Bulletin de la Société zoologique de France*, vol.127, n°3, pp.241-252.

Brancotte Virginie & Vincent Thierry, 2001. *Corbicula*, un envahisseur discret mais efficace. *Loire et Nature*, vol. 12, n 6, p. 20-22.

Britton J.C. & Morton B.S., 1982. A dissection guide, field and laboratory manual for the introduced bivalve *Corbicula fluminea*. *Malacol. Rev.* (suppl. 3), 1-82.

Carre F. & Berger A., 2000. Quelques nouvelles malacologiques des pays de la Loire Moyenne (région centre, France). *Vertig* 7, 1997, 35-43.

Chevallier H., 2000. Taxonomie des *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) introduite dans le Sud-Oest de la France. *Vertigo* 7 : 15-21.

Clark, A.H. 1988. Aspects of Corbiculid-Unionid Sympatry in the United States. *Malacology Data Net.* 2(3/4):57-99.

Cleland J.D., MacMahon R.F. & Elick G., 1986. Physiological differences between two morphotypes of the Asiatic clam *Corbicula*. *Am. Zool.* 26, 103A.

Counts, C. L. III. 1985. *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in the state of Washington in 1937, and in Utah in 1975. *Nautilus* 99:18-19.

- Counts, C. L., III. 1986. The zoogeography and history of the invasion of the United States by *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). American Malacological Bulletin, Special Edition No. 2:7-39.
- Counts, C. L. III. 1991. *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae). Tryonia: Miscellaneous Publications of the Department of Malacology, No. 21. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 134pp.
- Dubois C., 1995. Biologie et bio-démécologie d'une espèce invasive, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) originaire d'Asie : étude en milieu naturel (canal latéral à la Garonne) et en canal expérimental. Thèse de doctorat, Université de Paul Sabatier, Toulouse, 147 p.
- Foe C. & Knight A., 1985. The effect of phytoplankton and suspended sediment on the growth of *Corbicula fluminea* (Bivalvia). Hydrobiologia 127, 105-115.
- Fontan B. & Meny J., 1995. Note sur l'invasion de *Corbicula fluminea* dans la région aquitaine et précisions sur son spectre écologique. Vertigo 5 : 31-44.
- Boltovskoy D., Izaguirre I., & Correa N., 1995. Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. Hydrobiol. 321, (3), 171-182.
- Hakemkamp C., Palmer M. A., 1999. Introduced bivalves in freshwater ecosystems: the impact of *Corbicula* on matter dynamics in a sandy stream. Oecologia, vol.119, n°3, pp.445-451.
- Hakenkamp, S. G. Ribblett, M. A. Palmer, C. M. Swan, J. W. Reid and M. R. Goodison, 2001. The impact of an introduced bivalve (*Corbicula fluminea*) on the benthos of a sandy stream. Freshwater Biology 46: 491-501.
- Haury J. & Pattee E., 1997. Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes: essai de synthèse. Bull.Fr.Pêche.Piscic. 344/345, 455-470.
- Hillis, D. M. and J. C. Patton. 1982. Morphological and electrophoretic evidence for two species of *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in North America. American Midland Naturalist 108:74-80.
- Khalanski M., 1997. Conséquences de l'introduction de nouvelles espèces dans les hydrosystèmes continentaux: la moule zébrée et autres espèces invasives. Bull. Fr. Pêche. Piscic. 344/345: 385-404.
- Lauritsen DD. & Mozley, 1989. Nutrien excretion by the Asiatic clam *Corbicula fluminea*. J. N. Am. Bentol. Soc. 8: 134-189.
- Mac Arthur R.H. & Wilson E.O. (1967). The theory of island biogeography, Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- McMahon, R. 1982. The occurrence and spread of the introduced Asiatic Fresh water clam, *Corbicula fluminea* (Muller), in North America: 1924-1982. Nautilus 96, (4), 134-141.
- McMahon, R. 1983. Ecology of the invasive pest bivalve *Corbicula*. In W.D. Russel-Hunter (ed.) The Mollusca. Vol 6, . Ecology Academic Press Inc., New-York, 501-561.

- McMahon, R. 1991. Mollusca: Bivalvia, pages 315-399 in Thorp, J. H. and A. P. Covich. (eds.) Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Academic Press, Inc., New York. 911pp.
- Morton, B. 1979. *Corbicula* in Asia. Pages 15-38 in Proceedings, First International *Corbicula* Symposium, Texas Christian University, Fort Worth, Texas. 13-15 October, 1977. 313 pp.
- Morton, B. 1983. *Corbicula* in Asia - an updated synthesis. American Malacological Bulletin, Special Edition No. 2:113-124.
- Morton, B. 1986. *Corbicula* in Asia - an updated synthesis. American Malacological Bulletin, Special Edition No. 2:113-124.
- Mouthon J., 2000. Répartition du genre *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (bivalvia: Corbiculidae) en France à l'aube du XXI ème siècle. Hydroécologie appliquée, vol.12, n°1-2, pp.135-146.
- Ramade F., 1984. Eléments d'écologie-écologie fondamentale, Mc Graw Hill, Paris, 397 p.
- Rapagojal S., 2000. Reproductive biology of the Asiatic clam *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the River Rhine. Archi für Hydrobiologie, vol.149, n°3, pp. 403-420.
- Ricciardi A. & Rasmussen J.B. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. Can. J. Fish. Aquatic. Sci. 55, (7), 1759-1765.
- Sickel, J.B. 1973. A New Record of *Corbicula manilensis*(Phillippi) in the Southern Atlantic Slope Region of Georgia. The Nautilus. 87(1):11-12.
- Stites D.L., Benke A.C. & Gillespie D.M., 1995. Populations dynamics, growth, and production of the asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in a blackwater river. Can. J. Fish. Aquatic. Sci. 52, (2), 425-437.
- Tsoi S.C.M., Lee S.C., Wu W.L. & Morton B., 1991. Genetic variation in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from Honk-Kong. Malacol. Rev. 24, 25-34.

### Sites Internet

[nis.gsmfc.org/nis\\_factsheet.php?toc\\_id=128](http://nis.gsmfc.org/nis_factsheet.php?toc_id=128)

[www.lander.edu/rsfox/corbicula.html](http://www.lander.edu/rsfox/corbicula.html)

[nas.er.usgs.gov/mollusks/docs/co\\_flumi.html](http://nas.er.usgs.gov/mollusks/docs/co_flumi.html)

[www.inhs.uiuc.edu/cbd/musselmanual/page174\\_5.html](http://www.inhs.uiuc.edu/cbd/musselmanual/page174_5.html)

[www.sgnis.org/publicat](http://www.sgnis.org/publicat)

[www.wes.army.mil/el/zebra/zmis/zmishelp4/corbicula\\_fluminea\\_the\\_asian\\_clam\\_larva.htm](http://www.wes.army.mil/el/zebra/zmis/zmishelp4/corbicula_fluminea_the_asian_clam_larva.htm)

[www.kieyak.com/corbicula.html](http://www.kieyak.com/corbicula.html)

[www.zoo.cam.ac.uk/zoostaff/aldridge/corbicula.html](http://www.zoo.cam.ac.uk/zoostaff/aldridge/corbicula.html)

[www.benthos.org](http://www.benthos.org)

[www.cce.cornell.edu/programs/nansc/nan\\_browse.cfm?level=2&key=030201000000](http://www.cce.cornell.edu/programs/nansc/nan_browse.cfm?level=2&key=030201000000)

[www.valleedudropt.com/p7.php3](http://www.valleedudropt.com/p7.php3)

[nas.er.usgs.gov/queries/SpFactSheet.asp?speciesID=92](http://nas.er.usgs.gov/queries/SpFactSheet.asp?speciesID=92)