

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE : BIOLOGIE, ÉCOLOGIE, ET IMPACTS POTENTIELS DE *DREISSENA ROSTRIFORMIS BUGENSIS*, LA MOULE QUAGGA, UNE ESPÈCE INVASIVE AU SEIN DU LÉMAN

LITERATURE REVIEW: BIOLOGY, ECOLOGY, AND POTENTIAL IMPACTS OF *DREISSENA ROSTRIFORMIS BUGENSIS* (QUAGGA MUSSEL), AN INVASIVE SPECIES IN LAKE GENEVA

CAMPAGNE 2020

Jean-Nicolas BEISEL

ENGEES/LIVE (UMR CNRS-UNIV. STRASBOURG)
1 QUAI KOCH, 67000 STRASBOURG (FRANCE)

Frédéric SOULIGNAC

COMMISSION INTERNATIONALE POUR LA PROTECTION DES EAUX DU LEMAN (CIPEL)
50 ROUTE DE DUILLIER, CP 1080, 1260 NYON (SUISSE)

Résumé

Dreissena rostriformis bugensis, la moule quagga, est une espèce exotique envahissante émergente au sein du Léman. La synthèse bibliographique produite vise à présenter de manière synthétique des éléments de sa biologie, de son écologie et ses impacts potentiels ou avérés. Des suggestions de suivis écologiques et/ou d'études sont explicitement formulées au fil du texte pour répondre au contexte du Léman et des zones les plus impactées. Le présent article reprend quelques points saillants du rapport complet et présente deux perspectives utiles en termes de gestion.

Abstract

Dreissena rostriformis bugensis (quagga mussel) is an emerging invasive alien species in Lake Geneva. The literature review aims at presenting, in a synthetic way, elements of its biology, its ecology and its potential or proven impacts. Suggestions for ecological monitoring and/or studies are explicitly formulated throughout the text to respond to the context of Lake Geneva and the most impacted areas. This document summarizes some of the highlights of the full report and presents two useful management perspectives.

1. INTRODUCTION

Dreissena rostriformis bugensis, la moule quagga, est une espèce exotique envahissante émergente au sein du Léman où elle a été observée pour la première fois en 2015 (Lods-Crozet & Chevalley, 2018). Cette synthèse bibliographique porte sur sa biologie, son écologie et ses impacts potentiels ou avérés sur les milieux qu'elle envahit. La difficulté de cet exercice de synthèse tient à trois éléments. Le premier est que la littérature est abondante sur deux espèces proches qui appartiennent toutes deux au genre *Dreissena* : *Dreissena polymorpha*, la moule zébrée, et *Dreissena rostriformis bugensis*, la moule quagga. Approximativement 14% des travaux sur les Dreissenés concernent spécifiquement la moule quagga (soit environ 500 articles scientifiques). Plusieurs auteurs

insistent sur le fait que malgré leur proximité phylogénétique et le partage de plusieurs traits bio/écologiques, ce sont des espèces aux exigences très différentes (Karatayev et al., 2014). Le second point de difficulté est paradoxal: la littérature est très abondante (plus de 70.000 pages de textes scientifiques sur les dreissènes) mais des lacunes de connaissances sont encore importantes et certains points clés du cycle de vie ont finalement peu été étudiés chez la quagga. Enfin, le troisième élément de difficulté dont il faut tenir compte est le biais en faveur du volume de ressources bibliographiques qui concernent des milieux nord-américains et plus particulièrement la région des Grands Lacs.

La synthèse bibliographique produite met par conséquent en évidence les spécificités de *Dreissena rostriformis bugensis* par rapport à *D. polymorpha*, en insistant sur ce qui est d'intérêt pour des milieux européens, et en distinguant les différences entre une population en sympatrie avec *D. polymorpha* et une population en allopatrie. S'agissant d'une étude bibliographique qui a vu le jour suite à une explosion des effectifs de quagga dans le Léman, le texte insiste sur le cas des lacs profonds avec présence du binôme zebra-quagga. Le retour d'expérience de plus de 30 ans de suivi des lacs Ontario, Michigan et Huron (les lacs profonds au sein des Grands Lacs nord-américains) est tout particulièrement instructif pour projeter comment la situation pourrait évoluer dans le Léman.

2. SELECTION D'ÉLÉMENTS IMPORTANTS

2.1 STATUT TAXONOMIQUE, IDENTIFICATION, DETECTION

Dreissena rostriformis bugensis, la moule quagga, et *Dreissena polymorpha*, la moule zébrée, sont deux espèces bien distinctes génétiquement (Stepien et al., 2014). Quasiment tous les auteurs considèrent qu'il n'existe pas d'hybrides ou que s'ils existaient, ils seraient rares et cryptiques. Jusqu'à des travaux publiés en 2014, *D. bugensis* et *D. rostriformis* ont pu être considérées à tort comme des espèces différentes. La divergence génétique de ces deux espèces putatives étant nulle, les deux noms sont synonymes. Le nom latin *D. rostriformis bugensis* (abrégé *D. r. bugensis*) pour désigner la moule quagga est aujourd'hui celui qui conduit au moins de confusion.

En France, il n'existe pas de signalement d'écosystèmes où la moule quagga est présente sans que la moule zébrée y soit déjà. La moule zébrée est un meilleur colonisateur que la quagga, au moins dans les écosystèmes lenticques que sont les lacs. Aux Etats-Unis, 611 lacs étaient colonisés en 2014 dont 568 par la moule zébrée, 33 par la quagga (mais les plus grands) et 10 seulement par les deux espèces (Benson, 2014). La zebra avait colonisé 18 fois plus de milieux que la quagga pour une arrivée sensiblement concomitante sur le continent (1986 pour zebra, 1989 pour quagga, Mills et al., 1993). Il en est de même en Europe mais avec un patron temporel différent : la moule zébrée a colonisé rapidement les hydrosystèmes à l'Ouest de son aire d'indigénat, en commençant il y a déjà deux siècles et elle n'a été rejointe que bien plus tard par la quagga qui est encore en cours d'expansion (Orlova, 2014).

Les coquilles de la moule quagga, comme celles de la moule zébrée sont très polymorphes, sans que l'on connaisse exactement les déterminants de cette variabilité. Cela engendre des difficultés de détermination à partir des seuls critères morphologiques, en particulier pour les petits individus. L'expérience et une identification basée sur un faisceau de critères morpho-anatomique permettent cependant de les classer en zebra et quagga avec un taux d'erreur acceptable (voir en particulier l'approche proposée par Teubner et al., 2016). Par contre, les œufs et les stades larvaires sont très similaires et ne peuvent être différenciés sur des critères morphologiques.

Un morphotype « profunda », caractérisé par des siphons inhalants étonnamment longs, a été observé dans plusieurs des Grands Lacs nord-américains (Dermott et Munawar, 1993), à plus de 40 m de profondeur, puis en Europe (Pavlova, 2012). Comme ce morphotype ne se distingue pas génétiquement des autres sous-populations (Stepien et al., 2003), il s'agirait d'un écotype lié aux conditions du milieu. L'écotype « profunda » a déjà été observé en France, notamment dans des gravières alsaciennes, sans que cette donnée n'ait jamais été publiée. Il serait intéressant d'examiner si cet écotype est observé en profondeur dans le Léman.

Si l'observation des coquilles amène une petite fraction de déterminations incertaines, le recours à des outils moléculaires permet d'identifier avec certitude la quagga, par exemple sur la base d'une extraction et d'une PCR du gène mitochondrial COI suivies d'une analyse par RFLP ou d'un séquençage. L'utilisation d'ADN environnemental est clairement opérationnelle et permet une détection précoce, sans avoir besoin d'échantillonner les individus (DeVentura et al., 2017 ou Blackman et al., 2020 par exemple). Pour certaines techniques, l'approche par ADNe est au moins semi-quantitative et la recherche de différents haplotypes autorise même une quantification de la diversité génétique.

2.2 UN CYCLE DE VIE ANALOGUE A CELUI DES MOULES MARINES

D'un point de vue biologique, les dreissènes sont l'équivalent en eau douce des moules marines, à l'exception de leur taille plus réduite (jusqu'à 3-4 cm) et de leur système branchial. L'homologie entre les dreissènes et les moules marines est tout à fait unique dans la faune d'eau douce (Ackerman et al., 1994). Les milieux aquatiques originels d'Europe occidentale, comme ceux d'Amérique du Nord, n'hébergeaient pas ce profil d'organismes, puissamment filtreurs, se nourrissant de plancton, pouvant atteindre des densités fortes, avec un taux de croissance rapide (Karatayev et al., 2007).

L'examen du cycle de vie commence par la reproduction. Chez les dreissènes, la reproduction est exclusivement sexuée. Les quagga et zebra sont à sexes séparés avec des taux très faibles d'hermaphroditisme. La maturation des gamètes mâles et femelles est relativement synchrone, ce qui permet une fécondation totalement externe (McMahon et Bogan, 2001). Chez la quagga, il n'existe quasi pas d'études de la production des gamètes (Nalepa et al., 2010, dans le sud du Lac Michigan) et aucune tout au long d'une année (Karatayev et al., 2014).

La mobilité des spermatozoïdes dans l'eau est une adaptation commune avec les moules marines et qui autorise ce mode de reproduction. Les deux espèces présentent des taux de fécondité par femelle très forte de l'ordre de 30.000 œufs par individu avec des estimations maximales qui avoisinent plus de 1.000.000 d'œufs par femelle et par saison (Hebert et al., 1989 ; Ram et al., 2011). L'émission des gamètes chez la quagga a été observée à des températures froides (autour de 4,5-6 °C) dans des lacs profonds (Nalepa et al., 2010), par comparaison aux 12-15 °C généralement admis pour la zebra (Karatayev et al., 2014).

L'ovocyte fécondé dans l'eau donne un œuf qui devient très vite une larve trochophore, qui acquiert un velum et devient une larve véligère, c'est-à-dire le stade planctonique dérivant. La larve véligère dérive avec le flux d'eau, pour la zebra pendant au moins 7 à 15 jours (Ackerman et al., 1994) et jusqu'à 3 semaines (Garton et Haag, 1993). Elle se transforme ensuite en larve pédivéligère puis se fixe fermement à un support par son byssus. La taille des larves lors de la fixation serait légèrement plus grande chez les quagga (de 70 µm pour une taille moyenne des larves de 320 µm, Martel et al., 2001). Dans la plupart des cas, un maximum de 1% des larves planctoniques réussirait à trouver un support pour s'y développer (Stanczykowska, 1977). La larve véligère dérive plus qu'elle ne nage, et n'est pas apte à choisir le site sur lequel elle va se fixer, bien que cet emplacement soit primordial pour la survie de l'individu (Wacker et von Elert, 2003). La quagga peut se fixer à une large gamme de substrats y compris des substrats fins qui ne conviennent pas à la zebra (Dermott et Munawar, 1993). Fécondation externe, larve planctonique et attachement par un byssus sont des caractères primitifs hérités de leur ancêtre commun avec des lignées marines.

Il est généralement considéré sur la base d'études américaines que la quagga se fixe plus tôt dans l'année à un substrat que la zebra (Claxton et Mackie, 1998 ; Gerstenberge et al., 2011). L'inverse a été observé aux Pays Bas (D'Hont et al., 2018) et cela pourrait être dû selon les auteurs à des variations de salinité. Ce serait seulement pour de faibles niveaux de salinité que la quagga aurait une reproduction printanière qui précède celle de la zebra.

La température doit également jouer un rôle majeur. La quagga se développe dans l'hypolimnion de lacs profonds dès 9°C (Claxton et Mackie, 1998). Roe et MacIsaac (1997) observent même de la reproduction de quagga à 4,8 °C entre 37 et 55 m de profondeur au sein du lac Erie. La tolérance aux températures froides permettrait aux adultes de quagga de subir moins de mortalité pendant la période hivernale que la zebra (D'Hont et al., 2018). En dépit de ces observations, la quagga a colonisé avec beaucoup de succès des réservoirs sous climat subtropical dans l'Ouest des Etats-Unis (Wong et al., 2015).

Bien que la reproduction puisse être continue quand la température est favorable (≥ 9 °C pour la quagga, ≥ 12 °C pour la zebra), deux pics de reproduction apparaissent classiquement chez la zebra chaque année, l'un au printemps (Juin à mi-Juillet) et l'autre en automne (août à fin octobre) (Claudi et Mackie, 1994). Dans le Lac de Constance, jusqu'en 2016, seule la zebra était présente et les larves n'étaient observées que pendant une ou deux courtes périodes chaque année. Depuis 2016, les larves de zebra et quagga, non distinguables sans outils moléculaires, sont observées toute l'année (Source : <http://www.neozoen-bodensee.de/aktuelles> consulté le 10 juillet 2021, données et droits d'auteurs : LUBW).

Une fois fixés, les quagga grandissent plus vite que les zebra. Des individus nés au début du printemps peuvent être matures et se reproduire avant l'automne (à une taille de 8-9 mm). La taille au bout d'un an dépasse généralement 15 mm mais elle est très variable en fonction des conditions de développement. Les vitesses de croissance sont les plus rapides au printemps et en été, avec un quasi-arrêt de croissance en hiver. Une très grande variabilité interannuelle est observée chez la quagga et, au contraire, une relative stabilité des paramètres de croissance chez la zebra (D'Hont et al., 2018).

Comme pour les moules marines, l'attachement des moules zébrée et quagga par un byssus représente à la fois une force et une faiblesse de ces organismes. La présence d'un byssus leur confère une écologie tout à fait singulière par rapport aux espèces d'eau douce qui étaient déjà présentes en Europe ou en Amérique du Nord.

Fondamentalement, la fixation permet aux moules d'économiser de l'énergie pour lutter contre le courant, de gagner une grande diversité d'habitats dont la plupart sont totalement inoccupés par d'autres filtreurs qui ne possède pas la possibilité de se fixer, d'optimiser la filtration par une meilleure gestion des ouvertures de valves dans un milieu turbulent. Dans les Grands Lacs nord-américains, les dreissènes se sont développées sur des fonds meubles (en particulier au sein du Lac Erie) en agrégeant des particules fines pour former une sorte de grès qui constitue un point d'ancrage là où normalement l'espèce ne se développe pas faute de supports stables adéquats. Ce comportement n'a que très récemment été reporté dans la littérature sur des écosystèmes européens, probablement parce que c'est la moule quagga, dispersée plus récemment dans l'Ouest de l'Europe, qui en est capable.

La fixation n'empêche pas l'animal de se déplacer, elle peut être très éphémère et le byssus se régénère rapidement (Peyer et al., 2011 ; D'Hont et al., 2021).

2.3 UNE DYNAMIQUE DE POPULATION CONTRASTÉE SELON LA MORPHOLOGIE DU LAC

La dynamique populationnelle est très importante à considérer car les impacts des bivalves invasifs sont très clairement densité-dépendants (Karatayev et al., 2014). Lorsque l'espèce est implantée, elle l'est d'une manière relativement pérenne dans la mesure où les disparitions spontanées de quagga sont quasi-inexistantes (Strayer et al., 2019). Les milieux où la quagga se maintient mal sont peu profonds (mixité de la colonne d'eau, présence de la zebra). Dans la zone littorale, les herbiers de macrophytes pourraient démultiplier les supports à dreissènes.

Une synthèse réalisée en Amérique du Nord montre que le pic de densité de la quagga arrive 12 à 13 ans en moyenne après son arrivée. En Europe, un remplacement quasi complet de la zebra par la quagga a déjà été observé, en cours d'eau ou dans des lacs peu profonds, 3 à 4 ans après l'arrivée de la quagga.

La morphométrie des lacs gouverne en partie la prolifération des quagga (Karatayev et al., 2021). Dans les milieux peu profonds sans stratification, la zebra se maintient bien, y compris à des niveaux de densité qui ont précédé l'arrivée de la quagga. Dans les zones littorales, les supports végétaux mériteraient plus d'attention que ce qu'ils ont eu jusqu'ici car ils peuvent démultiplier l'habitat potentiel des moules, en leur fournissant un support de fixation dans la colonne d'eau (Burlakova et al., 2006).

Dans des milieux profonds, à l'issue de la compétition qui s'installe entre zebra et quagga, la quagga ressort clairement gagnante. En lac profond, la présence de la quagga engendre (1) un déclin de la zebra, (2) une augmentation de la densité totale de dreissènes et (3) une biomasse de dreissènes qui peut être le triple de celle de lacs peu profonds.

Le Lac Ontario (profond) a fait l'objet d'un suivi bien documenté de 30 ans post-introduction (Karatayev et al., 2020). Les informations obtenues peuvent servir à comprendre ce qui se passe dans le Léman et quelles seront les futures évolutions. Les densités et biomasses sont toujours en augmentation à l'échelle du lac Ontario 28 ans après l'introduction, mais avec une distribution spatiale contrastée. Le pic de densité des dreissènes a été atteint 13 ans après l'introduction au sein des zones peu profonde (< 30 m) et intermédiaire (30-50 m), juste avant de décliner (Figure 1). A partir de ce moment les zones profondes (50-90 m, >90 m) ont vu un développement en masse de la quagga avec une augmentation à la fois des densités et des biomasses. La zone très profonde (> 90 m) représente 48% du fond du lac et par conséquent la résultante de ces patrons d'évolution est une augmentation au fil du temps des biomasses de dreissènes à l'échelle du lac. Il apparaît comme indispensable de quantifier ce qui se passe en profondeur pour comprendre et analyser les impacts de la quagga.

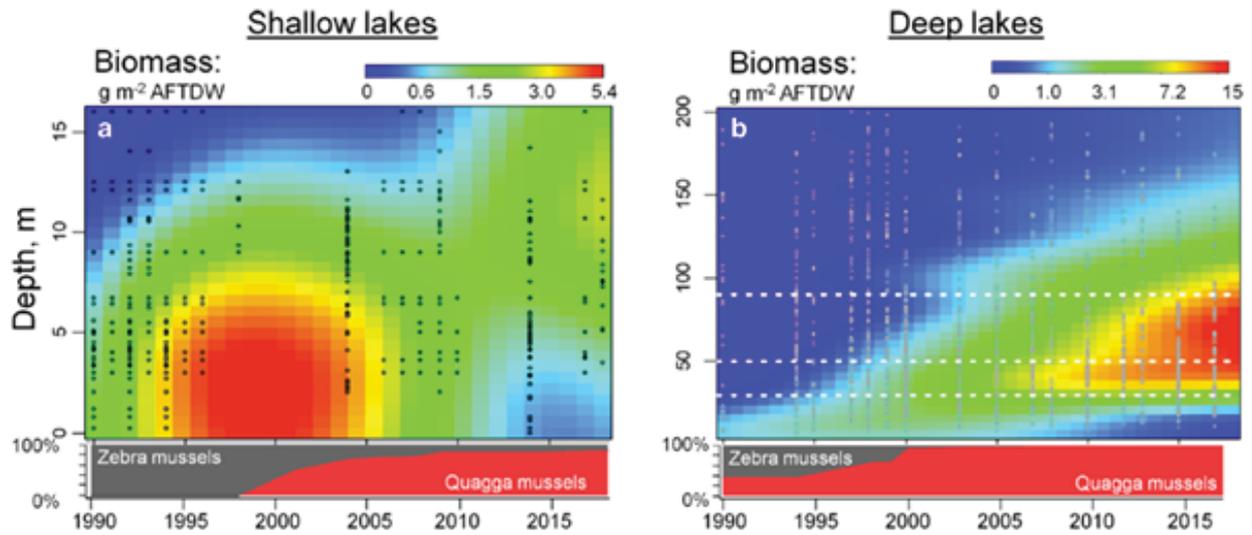


Figure 1 : Biomasses (en g de poids sec des tissus par m²) de dreissenées modélisées selon le type de lac (profond ou pas), la profondeur et le temps depuis l'introduction. D'après Karatayev et al. (2021).

Figure 1: Modeled dreissenid mussels' biomass by lake type (shallow or deep) in g of dry weight of tissue per m². Depth and time since introduction. Adapted from Karatayev et al. (2021).

Les moules quagga sont d'autant plus importantes en proportion au sein d'un lac que l'on considère une grande profondeur. Les moules quagga auraient une assimilation plus efficace (81%) que celle des moules zébrées (63%), permettant de maintenir une croissance et des taux de fécondité élevés même avec un niveau de disponibilité de la ressource faible (Baldwin et al., 2002 ; Karatayev et al., 2014) et des températures froides (Strayer et al., 2019). Pour Karatayev et al. (2014), qui ont beaucoup étudié la colonisation des milieux lenticques en Europe comme aux Etats-Unis, la dominance de la quagga vis-à-vis de la zebra tient à deux facteurs clés : (1) son aptitude à se développer dans les milieux profonds et froids alors que la zebra ne le fait pas, (2) sa capacité à exploiter des eaux faiblement concentrées en plancton (Figure 2). Ces déterminants expliqueraient une grande part des évolutions d'effectifs de ces deux espèces.

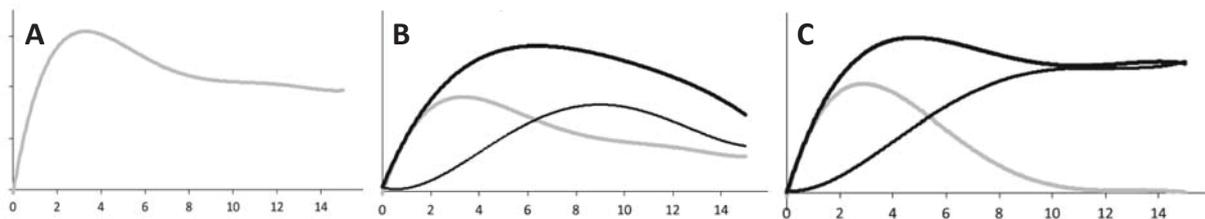


Figure 2 : Illustration conceptuelle de la dynamique de la moule zébrée et de la moule quagga dans un milieu lenticque basée sur l'observation que zebra atteint son maximum de densité 2,5 ans ($\pm 0,2$) après sa première observation alors que la quagga l'atteint après 12,2 ans ($\pm 1,5$). Dans la situation A, seule la moule zébrée est présente (courbe grise) : après une phase d'explosion démographique, les effectifs se stabilisent à un niveau plus faible que ce pic démographique. En B et C, la courbe noire représente l'évolution d'effectifs de la quagga alors que la zebra est présente, la courbe en trait gras correspondant à l'effectif cumulé des deux moules. En B, il est imaginé que le milieu lenticque est peu profond : la dreissenée et la quagga réussissent alors à coexister avec une distribution spatiale tranchée : la zebra dans les zones peu profondes et la quagga dans les zones profondes. En C, il est imaginé que le milieu lenticque colonisé est profond : le réseau trophique du lac est d'abord modifié par la présence de la zebra sur le littoral, les eaux deviennent moins chargées en plancton, la quagga arrive et se développe en une dizaine d'année sur une grande partie des fonds, elle tire un meilleur parti d'eaux pauvres et finit par supplanter sa consœur (d'après Karatayev et al., 2014).

Figure 2: Conceptual illustration of zebra and quagga mussel dynamics in a lentic environment based on the observation that zebra reaches its maximum density 2.5 years ($\pm 0,2$) after the first observation, while quagga reaches it after 12.2 years ($\pm 1,5$). In situation A only the zebra mussel is present (grey curve), after a phase of demographic explosion, the number of individuals stabilizes at a lower level compared to the demographic peak. In B and C, the black curve represents the evolution of the number of quagga mussels

while the zebra mussel is present, the curve in bold corresponds to the cumulative number of both mussels. In B, for shallow and lentic colonized environment, zebra and quagga coexist with a clear spatial distribution: the zebra in the shallow areas and the quagga in the deep areas. In C, for deep and lentic colonized environment, the food web of the lake is first modified by the presence of zebra on the shore, the waters become less loaded with plankton, quagga arrives and develops in about 10 years on a large part of the bottoms, it takes better advantage of poor waters and ends up supplanting its colleague (adapted from Karatayev et al., 2014).

En résumé, la forme du lac (Karatayev et al., 2021), son niveau trophique et le temps écoulé depuis l'introduction (Strayer et al., 2019) déterminent majoritairement les densités de quagga. Pour Rudstam et Gandino (2020) et d'autres auteurs, il ne faut pas négliger la pression de prédation qui permet de distinguer trois situations : les lacs profonds oligotrophes dominés par la quagga, les lacs peu profonds avec une forte pression de prédation dominés par la zebra, et les situations de coexistence zebra-quagga des types d'habitats intermédiaires. Les individus de zones profondes, qui peuvent atteindre de très fortes densités, sont exempts d'une pression de prédation forte. Ils jouent un rôle prépondérant sur le réseau trophique pendant les périodes de brassage et constituent une population source de véligères aptes à renouveler les populations de zones moins profondes et sujettes à la prédation (Karatayev et al., 2020).

2.4 CONSEQUENCES DE LA FILTRATION

Dans l'absolu, l'impact de la moule quagga n'a jamais véritablement pu être étudié car les milieux suivis étaient déjà quasiment toujours impactés par la moule zébrée. Les effets de la quagga sont extrapolés à partir d'études sur la moule zébrée en allopatrie ou sur des cas de sympatrie des deux dreissènes. Les effets les plus importants apparaissent peu de temps après l'invasion des dreissènes (Karatayev et al., 2014), lorsque les populations explosent en effectif. Les impacts des bivalves invasifs sont très clairement densité-dépendants.

La filtration est l'activité qui engendre en cascade la plupart des principales conséquences des bivalves exotiques sur les écosystèmes envahis : impact massif sur les matières en suspension et le plancton, modification des réseaux trophiques, réorientation des flux énergétiques au sein de l'écosystème, désoxygénation de l'eau.

Le taux de filtration dépend de la température, et une certaine hétérogénéité existe dans la littérature pour exprimer les volumes filtrés. Ils peuvent être compris dans une fourchette allant de 20 à 407 mL ind.⁻¹ h⁻¹, soit de 44 à 381 L g⁻¹ de carbone de la masse de l'individu par jour (synthèse de Marescaux et al., 2016,). Ils sont donc très variables selon les conditions de laboratoire et, par exemple, le type de nourriture utilisé. Pour fixer les idées, on retiendra qu'une moule de taille moyenne filtre 1 à 2 L d'eau par jour et ingère des particules comprises entre 0,7 et 450 µm, retenant préférentiellement les particules avec un diamètre compris entre 5 et 35-40 µm (Ten Winkel et Davids, 1982 ; Sprung et Rose, 1988 ; Aldridge et al., 2006). Une proportion de ce qui est filtré est utilisée pour faire de la biomasse mais une large proportion est excrétée sous une forme soluble ou particulaire (fèces et pseudo-fèces).

Une modélisation sur le lac Simcoe (Canada, 722 km²) qui tient compte des densités des deux espèces et de la profondeur amène à une estimation de 169 milliards de litres filtrés par heure, soit 36% des 11 km³ d'eau du lac filtrés chaque jour (Ginn et al., 2018) pour une densité de 1469 ind. m⁻². Une telle densité représente environ 16 g de poids sec de tissus mous/m², ce qui est une valeur parmi les plus fortes qui aient déjà été observées. L'essentiel est filtré dans la zone des 20 premiers mètres de profondeur compte-tenu du contexte local. Au sein du lac Müggel, situé en Allemagne, Wegner et al. (2019) estime que la densité moyenne de 3600 quagga/m² (un tiers de la surface du lac est colonisée), conduit à une filtration totale jusqu'à deux fois par jour du volume d'eau de ce lac peu profond. Au sein des lacs IJsselmer et Markermeer (5,4 et 2,45 milliards de m³ d'eau respectivement), Reeders et al. (1989) estiment que le volume d'eau est filtré (par les zebra) en respectivement 11 et 18 jours.

Ainsi, l'activité de filtration est intense à l'échelle d'une population de dreissènes. La filtration est un véritable trait d'union entre ce qui se passe au niveau de la colonne d'eau ou dans la zone pélagique et ce qui se passe sur le fond ou la zone littorale, entre le seston et le benthos. Si ce lien existait déjà, l'arrivée des invasifs en démultiplie l'importance qui était jusqu'alors relativement anecdotique au sein de grands lacs. On parle d'une benthisation des communautés suite à la prolifération de zebra et quagga : la filtration ramène de la biomasse (essentiellement phytoplanctonique) de la colonne d'eau (seston) vers le fond (via les fèces et pseudo-fèces), les eaux deviennent claires, les herbiers se développent, les autres compartiments réagissent en cascade à ces modifications.

Une méta-analyse est une synthèse statistique des résultats de différentes études sur le même thème. Réalisée sur le thème des conséquences des dreissènes sur un écosystème, elle a permis de quantifier objectivement les phénomènes liés à leur prolifération sur un milieu (Higgins et Vander Zanden, 2010 ; Higgins, 2014, Figure 3).

Dans les zones pélagiques de lacs, la réduction en biomasse de phytoplancton (de -35 à -78%) et de zooplancton (-40 à -77%) est la règle. C'est cependant en rivière que les effets seraient les plus spectaculaires. Dans ces milieux, comme dans les zones littorales de lacs, l'éclaircissement de l'eau et la réduction du plancton s'accompagnent d'une augmentation de la biomasse des macrophytes et des algues macroscopiques (+170 à 180%), des bactéries associées aux sédiments (+2000%), de la biomasse hors dreissènes (+160 à 210%), et de la biomasse benthique totale en animaux (incluant les dreissènes) (+2000% en matière fraîche, i.e. hors coquilles).

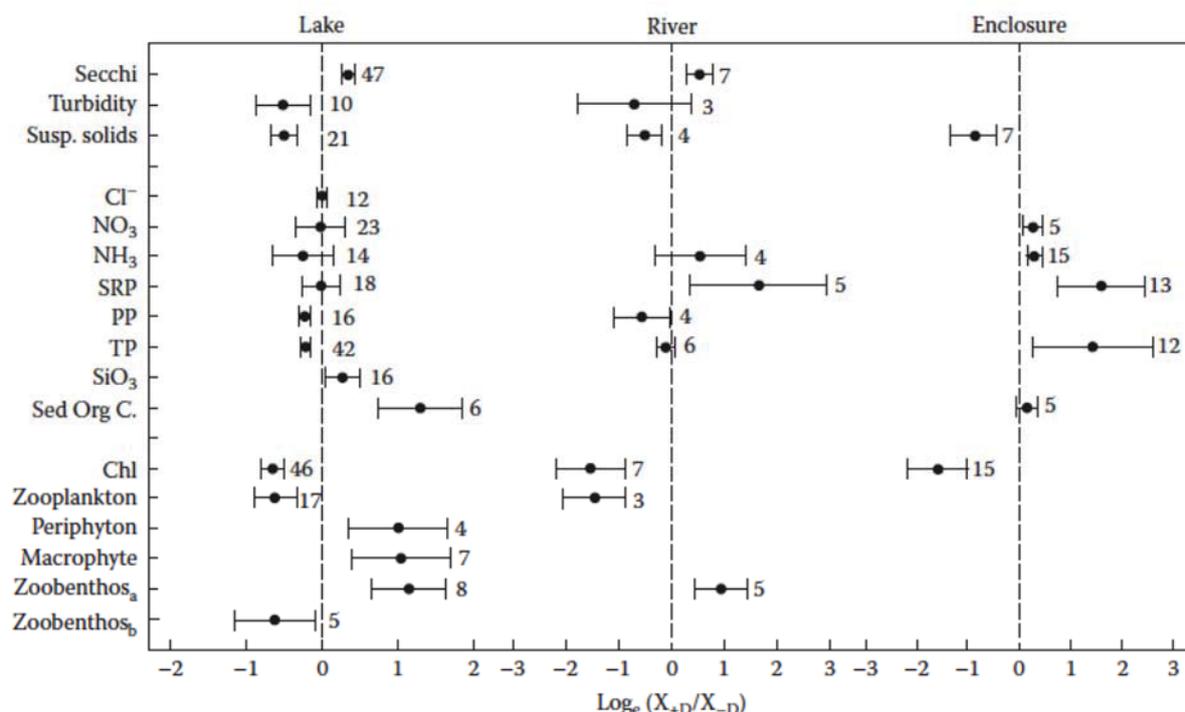


Figure 3 : Amplitude des effets des dreissènes dans les lacs, les rivières ou des enclos expérimentaux, sur des paramètres physiques, chimiques ou biologiques. Les valeurs représentées en abscisses sont des différences entre les périodes pré- et post-introduction de moules, rapportées à une échelle d'appréciation comparable. Les points noirs sont des valeurs moyennes, les barres horizontales marquent les limites d'un intervalle de confiance à 90%. L'effet des dreissènes peut être considéré comme significatif lorsque l'intervalle de confiance n'inclut pas la valeur 0 (lignes pointillées). « Zoobenthos a » signifie que la biomasse collectée était en zone littorale, « Zoobenthos b » pour les habitats profonds (D'après Higgins, 2014). Les données sur les poissons ne sont pas assez nombreuses pour faire l'objet d'une telle analyse.

Figure 3: Magnitude of dreissenid effects in lakes, rivers or experimental enclosures on physical, chemical or biological parameters. Values shown on the x-axis are differences between the pre- and post-introduction periods of mussels, relative to a comparable scale of appreciation. Black dots are mean values, horizontal bars mark the limits of 90% confidence intervals. The effect of the dreissenid mussels can be considered significant when a confidence interval did not include the value 0 (dotted lines). "Zoobenthos a" means that the biomass collected was in nearshore areas, "Zoobenthos b" for profundal habitats (adapted from Higgins, 2014). There is not enough data on fish to do such an analysis.

Pour résumer ces effets, Mayer et al. (2014) parlent d'une benthification du lac (Figure 4) car le flux d'énergie qui arrive dans le milieu permet la production d'une biomasse benthique au lieu d'être pélagique (dans la colonne d'eau). On peut décrire la benthification par des changements en cascade du réseau trophique liés à l'activité de filtration. D'une manière générale, la filtration par des populations proliférantes de *Dreissena* induit une baisse du plancton et en particulier des microalgues (Bastviken et al., 1998) qui sont consommées à un taux plus rapide que leur renouvellement quelles que soient les conditions de stratification du milieu (Vanderploeg et al., 2010 ; Rowe et al., 2015). Consécutivement et par la répercussion sur l'ensemble du réseau trophique, un éclaircissement de l'eau est observé (Budd et al., 2001 ; Raikow et al., 2004, Vanderploeg et al., 2010 ; Rowe et al., 2015). La composition des communautés algales change et en particulier la nature des espèces dominantes (Raikow et al., 2004). Dans certains cas ce sont des algues vertes ou des diatomées qui deviennent dominantes, dans d'autres des efflorescences à cyanobactéries (*Microcystis aeruginosa* par exemple) sont clairement promues par le rejet sélectif de cette espèce dans les pseudo-fèces (Vanderploeg et al., 2001). Dans ce dernier cas, la taille des cellules permet un tri au sein de la moule zébrée qui ne serait pas possible avec des tailles plus petites.

L'impact des moules sur la composition du plancton peut aussi être indirect via une modification de la pénétration de la lumière ou du cycle de nutriments (Bastviken et al., 1998).

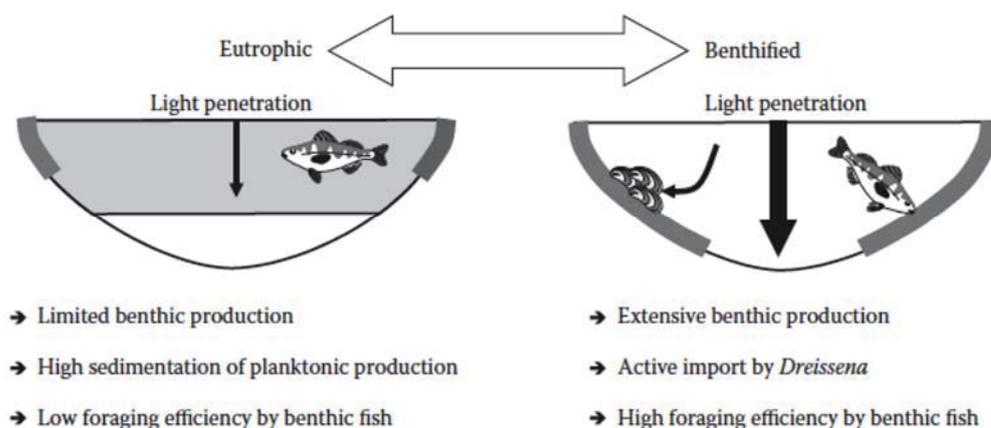


Figure 4 : Description des changements associés au processus de « benthification » : la diminution de la turbidité de l'eau permet une production primaire benthique plus importante et sur une surface plus vaste. Le transfert de matière de la zone pélagique vers la zone benthique passe d'une sédimentation passive à une importation active par les dreissènes. Le transfert d'énergie de la zone pélagique vers la zone benthique favorise les poissons aptes à se nourrir sur le fond. D'après Mayer et al. (2014).

Figure 4: Description of the changes associated with the "benthification" process: the decrease in water turbidity allows for greater benthic primary production over a larger area. The transfer of material from the pelagic to the benthic zone changes from passive sedimentation to active importation by dreissenid mussels. The transfer of energy from the pelagic to the benthic zone favors bottom-feeding fish. Adapted from Mayer et al. (2014)

2.5 UN CONTROLE DU PHOSPHORE PAR LES QUAGGA

La majorité des milieux envahis par les dreissènes ont une productivité contrôlée par les apports en phosphore, qui est très souvent le facteur limitant. Les quagga qui se développent en masse induisent au moins deux phénomènes qui contrôlent complètement la production primaire et le réseau trophique. (1) Le phosphore particulaire, dont la plus grande partie se trouve dans les cellules planctoniques, est massivement filtré par les moules et utilisé en partie (environ 10%) pour créer de la biomasse benthique à courte durée de vie. L'excrétion des moules ainsi que le rejet de fèces et pseudo fèces qui sont ensuite décomposés par des bactéries rendent disponible au niveau du fond ce phosphore pris dans la colonne d'eau avec un taux de recyclage très rapide. Ce taux de recyclage représente l'élément dominant du contrôle de cet élément, bien au-delà des apports du bassin-versant des milieux. (2) Une « déviation côtière » engendre un clivage spatial entre les zones littorales massivement envahies par les moules et devenues riches en phosphore et les zones pélagiques appauvries en phosphore par rapport à l'état pré-invasion. Les deux phénomènes sont tout récemment bien documentés dans les Grands Lacs d'Amérique du Nord.

Ainsi, dans l'hypolimnion de lacs profonds l'activité de filtration engendre une ingestion/excrétion constante au niveau des bancs de quagga, là où auparavant le sédiment piégeait, plus ou moins temporairement, le phosphore. A ces profondeurs, Mosley et Bootsma (2015) ont montré dans le Lac Michigan que les taux de recyclage du P sont jusqu'à 11 fois plus grands que les taux de piégeage passif dans les sédiments, ce qui enrichit le benthos et réduit le temps de séjour du P dans la colonne d'eau. Ce P piégé ne peut alors plus profiter aux couches supérieures à l'occasion d'un brassage. Des modèles hydrodynamiques ont clairement montré que même dans un milieu profond stratifié, les quagga changent la distribution des nutriments dans toute la colonne d'eau (Shen et al., 2018).

Historiquement, les cycles biogéochimiques ont été majoritairement considérés comme contrôlés par des micro-organismes et des conditions abiotiques (Vanni, 2021). Les flux liés directement aux animaux benthiques étaient considérés comme négligeables mais le rôle des animaux benthiques a été considéré avec un intérêt croissant au fil du temps (Atkinson et al., 2017). L'étude récente de Li et al. (2021) bouscule la vision historique et place la quagga présente au sein des Grands Lacs comme l'acteur principal qui module la disponibilité du phosphore. La dynamique des concentrations en P biodisponible dépend d'un équilibre entre puits et sources de P. Au niveau du compartiment benthique, avant l'invasion des dreissènes, les proportions de P dissous dans la colonne d'eau issues du P déposé dans les sédiments variaient de 10 à 60%. Sur un plan fonctionnel, le sédiment retenait le P avec une inertie qui pouvait atteindre quelques années dans le cas d'un recyclage faible des apports aux sédiments.

La filtration par les quagga agit à la fois sur la vitesse de ce recyclage et sur les quantités remobilisées de ce qui est filtré (environ 90%). La quantité de P mobilisée pour la construction de tissus avoisine 10% de ce qui est filtré. Le reste est excrété sous une forme dissoute ou libéré en fèces et pseudo fèces livrées à la décomposition microbienne. Ce phénomène intensifie les échanges de P au niveau du substrat benthique suite à l'arrivée de la quagga. C'est désormais la dynamique des populations de quagga qui contrôle la disponibilité du phosphore dans la colonne d'eau, bien au-delà des intrants en provenance des bassins versants (Figure 5). La situation actuelle pourrait être transposée à beaucoup de milieux dont les grands lacs européens et le phénomène peut avoir une répercussion sur la dynamique des nutriments de grands bassins hydrographiques (Li et al., 2021).

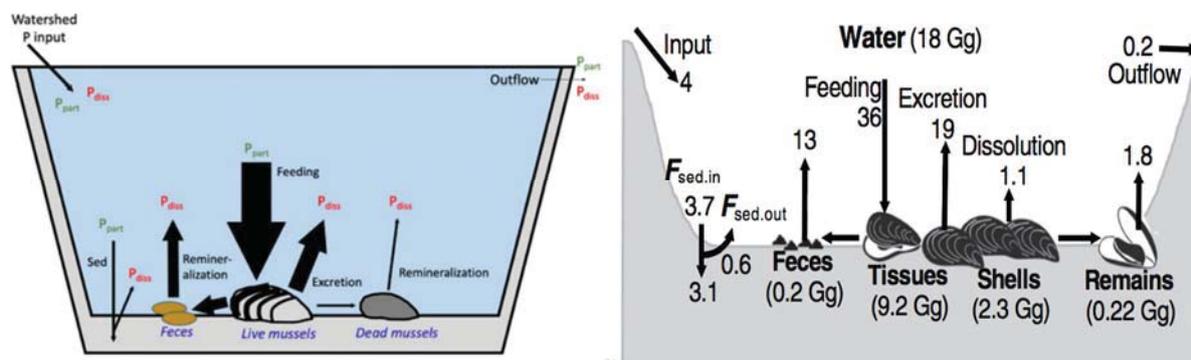


Figure 5 : Schéma de l'impact des dreissenés sur les flux de P dans les Grands Lacs laurentiens (20% des eaux douces de surface de la planète). Les flèches ont une amplitude proportionnelle aux flux et les valeurs numériques sont celles du Lac Michigan (Li et al., 2021). La filtration représente le flux majoritaire (36 Gg par an) et l'export (vers le Lac Huron à l'aval du bassin-versant) le plus petit 0,2 Gg par an. P_{diss} = P inorganique dissous, apte à servir immédiatement au phytoplancton. P_{part} = Phosphore particulaire, dont la plus grande quantité se trouve dans des cellules planctoniques. Sed = sédimentation de P particulaire indépendamment des moules. Une part du P des sédiments retourne à la colonne d'eau sous une forme dissoute. "Fèces" inclut les pseudo-fèces. La minéralisation des moules mortes inclut la dissolution des coquilles ainsi que la décomposition des tissus mous. D'après Vanni (2021) (gauche) et Li et al. (2021) (droite). Gg = 10^9 g, soit des milliers de t.

Figure 5: Diagram of the impact of dreissenid mussels on P fluxes in the Laurentian Great Lakes (20% of the world's surface freshwater). Arrows have magnitude proportional to fluxes and numerical values are from Lake Michigan (Li et al., 2021). Filtration represents the majority flux (36 Gg y^{-1}) and export (to Lake Huron downstream of the watershed) the smallest 0.2 Gg y^{-1} . P_{diss} = Dissolved inorganic P, suitable for immediate use by phytoplankton. P_{part} = Particulate phosphorus, most of which is found in plankton cells. Sed = sedimentation of particulate P independently of mussels. Some sediment P returns to the water column in a dissolved form. "Faeces" includes pseudo-faeces. Mineralization of dead mussels includes dissolution of shells as well as decomposition of soft tissue. Adapted from Vanni (2021) (left) and Li et al. (2021) (right). Gg = 10^9 g, or thousands of t.

3. CONCLUSIONS

Au terme de cette synthèse, il apparaît que les espèces fortement apparentées *Dreissena polymorpha* et *D. r. bugensis* partagent l'essentiel des fonctions et des processus qui engendrent, directement ou par un effet domino un impact sur leur milieu. Ces espèces sont souvent qualifiées d'ingénieures dans la mesure où elles contrôlent la disponibilité de ressources via différents processus. L'activité de filtration est de toute première importance pour comprendre les changements du réseau trophique et de qualité des eaux (Figure 6). La production d'une coquille et un comportement grégaire agissent sur les habitats et la capacité biogène des milieux. Les quagga entrent ainsi en compétition avec les autres espèces tant par interférence que par exploitation des ressources disponibles.

Les impacts sont densité-dépendants et les dreissenés présentent en milieu profond, comme le Léman, des densités qui tendent à augmenter au fil du temps, avec une colonisation importante par la quagga des zones profondes (30 à 100 m), où les zebra sont généralement absentes. La résultante à l'échelle d'un lac profond est une bascule du ratio zebra/quagga en une dizaine d'années dans la zone littorale, au fonds de la couche qui représente l'épilimnion, et une population de quagga qui augmente en effectifs et surtout en biomasses sur plusieurs décennies à des profondeurs plus importantes. Les sous-populations des profondeurs fournissent chaque année les stades jeunes susceptibles de recoloniser des espaces moins profonds où une régulation par la prédation pourrait avoir lieu.

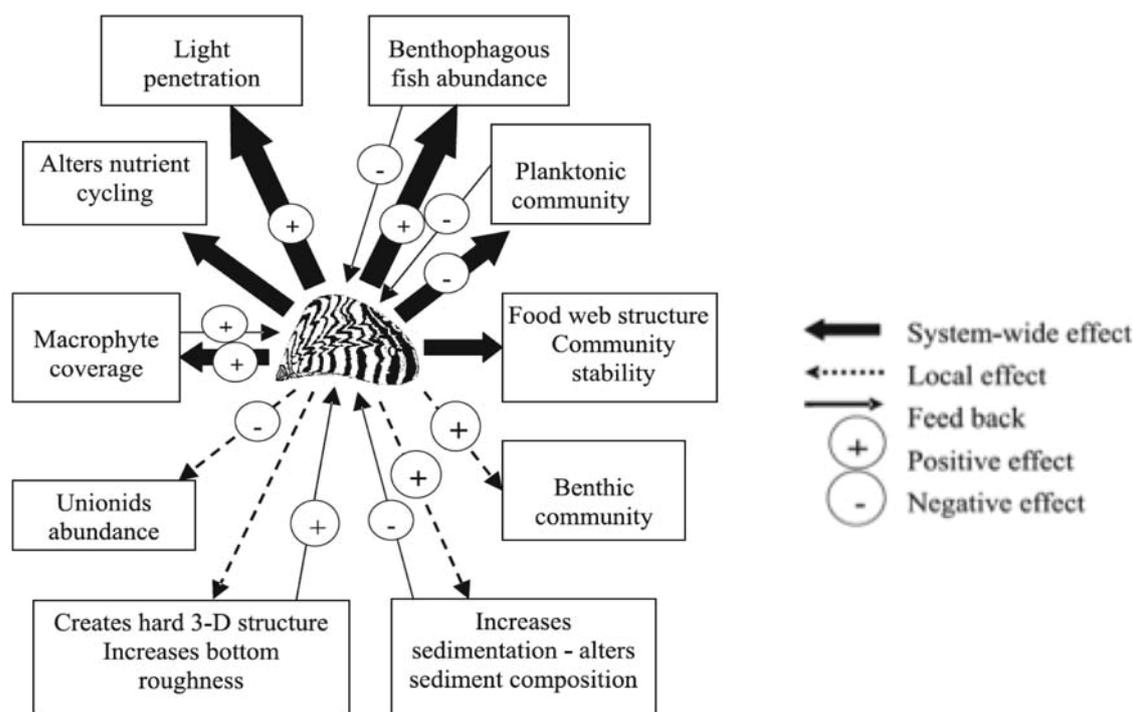


Figure 6 : Panel de conséquences sur l'ensemble d'un écosystème liées à la prolifération de dreissènes. L'épaisseur des traits de flèches illustre l'importance de l'impact. D'après Karatayev et al. (2007).

Figure 6: Panel of consequences on an entire ecosystem linked to the proliferation of dreissenid mussels. The thickness of the arrowheads illustrates the magnitude of the impact. Adapted from Karatayev et al. 2007.

Lorsque les biomasses deviennent importantes, le patron général de réponses trophiques est un éclaircissement de la colonne d'eau du fait de l'activité de filtration. Les volumes d'eau filtrés correspondent à une part importante d'un milieu où la quagga est implantée. La production par les moules de fèces et pseudo-fèces (partie filtrée non digérée) traduit un transfert d'énergie (de matière organique) du seston (de la colonne d'eau) vers le benthos. Les densités de plancton en suspension dans la colonne d'eau diminuent par la consommation du phytoplancton et une moindre disponibilité de la nourriture pour le zooplancton. La lumière peut alors pénétrer plus profondément et favorise le développement d'herbiers de plantes aquatiques. Les conséquences en cascade sur les invertébrés benthiques et les poissons sont souvent très significatives. Un contrôle efficace de la quagga par un ou des prédateurs n'est pas réaliste. Les modifications trophiques observées se combinent aux autres effets des dreissènes, en particulier sur la biodisponibilité du phosphore et la structure des habitats. Le contrôle des nutriments d'un lac par les populations de quagga et de zebra a déjà été démontré.

Malgré leur ressemblance et leur parenté, des différences écologiques fortes existent entre les deux espèces. Par comparaison à la zebra, la quagga supporte des températures plus froides, des eaux moins oxygénées, moins salées, des vitesses de courant réduites, plus de lumière, un taux de plancton plus faible. Le taux d'assimilation de la quagga est plus élevé que celui de la zebra, elle grandit plus rapidement et atteint une taille/biomasse plus importante à âge égal, mais également plus variable d'un individu à l'autre. Sa coquille est plus fragile et son attachement au substrat moins fort. Il n'y a pas dans la littérature de différences notables concernant le cycle de vie, mais la quagga a finalement peu été étudiée.

4. PERSPECTIVES

La présence de la quagga est devenue un déterminant majeur des processus qui contrôlent le fonctionnement écologique du Léman. La filtration, voie principale d'impact sur le milieu, dépend de la biomasse des individus, et la biomasse dépend étroitement de la structure d'âge de la population. Les évaluations de densités et, surtout, de biomasses pour toutes les profondeurs du lac constituent ainsi la première étape pour comprendre comment le milieu va évoluer.

Une régression spontanée de la quagga n'a jamais été observée dans un lac profond. Au contraire, 30 ans après son arrivée, la population de quagga peut continuer à augmenter en densités/biomasses. Pour poser de bons diagnostics aux changements en cours et pour mieux comprendre et gérer l'avenir, les données d'entrée à toute réflexion doivent être fiables et tenir compte des densités/biomasses pour les différentes tranches du lac et dans le cadre d'un suivi régulier. Les densités peuvent très bien se stabiliser ou diminuer au fil du temps alors que la biomasse globale augmente (Hetherington *et al.*, 2019 ; Karatayev *et al.*, 2020). Les quantifications doivent évidemment concerner les moules zebra et quagga en les distinguant.

Une attention particulière pourrait aussi être apportée aux macrophytes en tant que support-habitat pour les dreissènes, phénomène déjà observé mais pas systématiquement. Ce phénomène a été très peu rapporté en Europe et mériterait des investigations. L'éclaircissement de la colonne d'eau par la filtration engendre des développements d'herbiers qui en retour peuvent servir de support ce qui amplifie la problématique dreissènes.

La relation zebra-quagga au sein d'un même milieu passe d'une facilitation à une compétition. Les modifications d'un milieu envahi par la zebra font généralement le lit de la quagga et favorise son implantation si elle a l'opportunité d'être introduite. En milieu profond, la relation passe ensuite à une compétition qui restreint la zebra à une densité faible dans la zone littorale. La relation initiale de facilitation fait partie d'un processus appelé « effet boule de neige » : une espèce invasive favorise une autre espèce invasive qui favorisera une troisième invasive, etc. Ce processus a déjà eu lieu avec des crustacés amphipodes qui profitent de la présence des dreissènes. Un cas bien documenté est également celui des gobies et en particulier du gobie à tache noire (*Neogobius melanostomus*), qui est en expansion au sein des milieux aquatiques de France. Il est donc primordial, et c'est la deuxième grande recommandation de cette synthèse, de prévenir de futures introductions et des sur-introductions (arrivée de nouvelles lignées d'une invasive déjà en place). Il faut par exemple absolument éviter l'utilisation de gobies comme appâts de pêche, et il est primordial de mettre en place des mesures de prévention d'introductions via les bateaux de plaisance. L'idée préconçue « qu'il y a déjà des quagga de toute façon partout » engendre des négligences dans les mesures d'évitement de la colonisation de nouveaux milieux. Les bateaux de plaisance ont déjà joué un rôle clé dans la dispersion secondaire au sein des grands bassins hydrographiques. Il est par ailleurs important d'éviter aussi bien les introductions nouvelles que les sur-introductions. Des analyses génétiques révèlent que des introductions répétées de nouvelles lignées aux origines différentes peuvent amener à une diversité génétique au sein de milieux envahis qui peut être plus grande qu'au niveau d'une localité de l'aire d'origine.

Les mesures de prévention sont simples et efficaces si elles sont suivies par les usagers. Elles demandent à être déployées sans délai. Il est également important à plus large échelle de ne pas diffuser la quagga à d'autres milieux (comme la retenue de Serre-Ponçon par exemple). Seule une campagne active, organisée, routinière sera efficace et elle commence là où se trouvent des populations sources susceptibles de diffuser dans d'autres milieux.

5. BIBLIOGRAPHIE

- Ackerman J.D., Sim B., Nichols S.J., Claudi R., (1994). A review of the early life history of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): comparisons with marine bivalves. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 1169-1179.
- Aldridge, D.C., P. Elliott & G. D. Moggridge, (2006). Micro-encapsulated BioBullets for the control of biofouling zebra mussels. *Environmental Science and Technology* 40: 975–979.
- Atkinson, C. L., Capps, K. A., Rugenski, A. T., & Vanni, M. J. (2017). Consumer-driven nutrient dynamics in freshwater ecosystems: From individuals to ecosystems. *Biological Reviews*, 92(4), 2003-2023.
- Baldwin, B. S., Mayer, M. S., Dayton, J., Pau, N., Mendilla, J., Sullivan, M., ... & Mills, E. L. (2002). Comparative growth and feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(4), 680-694.
- Bastviken, D.T.E., Caraco, N.F., Cole, J.J., (1998). Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshwat. Biol.* 39, 375–386.
- Benson, A. J. (2013). Chronological history of zebra and quagga mussels (*Dreissenidae*) in North America, 1988–2010. *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*, 9-31.
- Blackman, R., Bennucci, M., Donnelly, R., Hänfling, B., Harper, L. R., Sellers, G., & Lawson-Handley, L. (2020). Simple, sensitive and species-specific assays for detecting quagga and zebra mussels (*Dreissena rostriformis bugensis* and *D. polymorpha*) using environmental DNA. *Management of Biological Invasions*, 11(2), 218-236.
- Budd, J.W., Drummer, T.D., Nalepa, T.F., Fahnenstiel, G.L., (2001). Remote sensing of biotic effects: zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) influence on water clarity in Saginaw Bay, Lake Huron. *Limnol. Oceanogr.* 46, 213–223.
- Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., & Padilla, D. K. (2006). Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. *Hydrobiologia*, 571(1), 133-146.
- Claudi, R. & G. L. Mackie. (1994). *Practical Manual for Zebra Mussel Monitoring and Control*. Boca Raton, FL: Lewis Publishers. 227 pp.
- Claxton, W. T. & G. L. Mackie, 1998. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie. *Canadian Journal of Zoology* 76: 2010–2019.
- Dermott R, Munawar M (1993). Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:2298-2304.
- De Ventura, L., Kopp, K., Seppälä, K., & Jokela, J. (2017). Tracing the quagga mussel invasion along the Rhine river system using eDNA markers: early detection and surveillance of invasive zebra and quagga mussels. *Management of Biological Invasions*, 8(1), 101.
- D'Hont, A., Gittenberger, A., Hendriks, J., & Leuven, R. S. (2018). Drivers of dominance shifts between invasive Ponto-Caspian dreissenids *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897).
- D'Hont, A., Gittenberger, A., Hendriks, A. J., & Leuven, R. S. (2021). Dreissenids' need for speed: mobility as a driver of the dominance shift between two invasive Ponto-Caspian mussel species. *Aquatic Invasions*, 16(1).
- Garton, D., and Haag, W. (1993). Seasonal reproductive cycles and settlement patterns of *Dreissena polymorpha* in western Lake Erie. In *Zebra mussels: biology, impacts, and control*. Edited by T.F. Nalepa and D.W. Schloesser. CRC Press, Boca Raton, Fla. pp. 111–128.
- Gerstenberger, S. L., Mueting, S. A., & Wong, W. H. (2011). Veligers of invasive quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*, Andrusov 1897) in Lake Mead, Nevada—Arizona. *Journal of Shellfish Research*, 30(3), 933-938.
- Ginn, B. K., Bolton, R., Coulombe, D., Fleischaker, T., & Yerex, G. (2018). Quantifying a shift in benthic dominance from zebra (*Dreissena polymorpha*) to quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels in a large, inland lake. *Journal of Great Lakes Research*, 44(2), 271-282.
- Hebert, P. D., Muncaster, B. W., & Mackie, G. L. (1989). Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 46(9), 1587-1591.
- Hetherington, A. L., Rudstam, L. G., Schneider, R. L., Holeck, K. T., Hotaling, C. W., Cooper, J. E., & Jackson, J. R. (2019). Invader invaded: population dynamics of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) in polymictic Oneida Lake, NY, USA (1992–2013). *Biological Invasions*, 21(5), 1529-1544.

- Higgins, S.N., (2014). Meta-analysis of dreissenid effects on freshwater ecosystems. In: Nalepa, T.F., Schloesser, D.W. (Eds.), Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts and Control, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 487–494.
- Higgins, S. N., & VanderZanden, M. V. (2010). What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems. *Ecological monographs*, 80(2), 179-196.
- Karatayev, A. Y., Boltovskoy, D., Padilla, D. K., & Burlakova, L. E. (2007). The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *Journal of Shellfish Research*, 26(1), 205-213.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., & Padilla, D. K. (2014). General overview of zebra and quagga mussels: what we do and do not know. *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*, Second Edition, 695-703.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Mehler, K., Elgin, A. K., Rudstam, L. G., Watkins, J. M., & Wick, M. (2020). *Dreissena* in Lake Ontario 30 years post-invasion. *Journal of Great Lakes Research*.
- Karatayev, A. Y., Karatayev, V. A., Burlakova, L. E., Mehler, K., Rowe, M. D., Elgin, A. K., & Nalepa, T. F. (2021). Lake morphometry determines *Dreissena* invasion dynamics. *Biological Invasions*, 1-26.
- Lods-Crozet, B., Chevalley, P.-A (2018). Flux d'espèces envahissantes benthiques, implications sur l'écosystème lacustre de grands lacs périalpins. Rapport DGE, Division Protection des eaux, Section Biologie des eaux, Canton de Vaud, 20 p.
- Li, J., Ianaiev, V., Huff, A., Zalusky, J., Ozersky, T., & Katsev, S. (2021). Benthic invaders control the phosphorus cycle in the world's largest freshwater ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(6).
- Marescaux, J., Falisse, E., Lorquet, J., Van Doninck, K., Beisel, J. N., & Descy, J. P. (2016). Assessing filtration rates of exotic bivalves: dependence on algae concentration and seasonal factors. *Hydrobiologia*, 777(1), 67-78.
- Martel AL, Baldwin BS, Dermott RM, Lutz RA, (2001). Species and epilimnion/hypolimnion-related differences in size at larval settlement and metamorphosis in *Dreissena* (Bivalvia). *Limnology and Oceanography*, 46 : 707-713.
- McMahon, R. F. & A. E. Bogan. (2001). Mollusca: Bivalvia. In J. H. Thorpe & A. P. Covich. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, 2nd edn. Academic Press, 331–429
- Mills, E. L., J. H. Leach, J. T. Carlton & C. L. Secor, (1993). Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions. *Journal of Great Lakes Research* 19: 1–54.
- Mosley, C., & Bootsma, H. (2015). Phosphorus recycling by profunda quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 41, 38-48.
- Nalepa, T. F., Fanslow, D. L., & Pothoven, S. A. (2010). Recent changes in density, biomass, recruitment, size structure, and nutritional state of *Dreissena* populations in southern Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 36, 5-19.
- Orlova, M. I. (2014). Origin and spread of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) in eastern Europe with notes on size structure of populations. *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*, 2, 93-102.
- Pavlova, V. (2012). First finding of deepwater profunda morph of quagga mussel *Dreissena bugensis* in the European part of its range. *Biological Invasions*, 14(3), 509-514.
- Peyer, S., J. Hermanson, and C. Lee. (2011). Effects of shell morphology on mechanics of zebra and quagga mussel locomotion. *Journal of Experimental Biology* 214:22262236.
- Raikow, D.F., Sarnelle, O., Wilson, A.E., Hamilton, S.K., (2004). Dominance of the noxious cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in low-nutrient lakes is associated with exotic zebra mussels. *Limnol. Oceanogr.* 49, 482–487.
- Ram JL, Kari m AS, Banno F, Kashian DR (2011) Invading the invaders: reproductive and other mechanisms mediating the displacement of zebra mussels by quagga mussels. *Invertebr Repr Dev* 56:21-32.
- Reeders, H. H., De Vaate, A. B., & Slim, F. J. (1989). The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management. *Freshwater Biology*, 22(1), 133-141.
- Roe, S. L. & H. J. MacIsaac, (1997). Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussels (*Dreissena bugensis*) in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2428–2433.
- Rowe, M. D., Anderson, E. J., Wang, J., & Vanderploeg, H. A. (2015). Modeling the effect of invasive quagga mussels on the spring phytoplankton bloom in Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 41, 49-65.
- Rudstam, L. G., & Gandino, C. J. (2020). Zebra or quagga mussel dominance depends on trade-offs between growth and defense—Field support from Onondaga Lake, NY. *Plos one*, 15(6), e0235387.

- Shen, C., Liao, Q., Bootsma, H. A., Troy, C. D., & Cannon, D. (2018). Regulation of plankton and nutrient dynamics by profundal quagga mussels in Lake Michigan: a one-dimensional model. *Hydrobiologia*, 815(1), 47-63.
- Sprung, M., Rose, U. (1988). Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*. *Oecologia* 77, 526–532.
- Stanczykowska A. (1977) Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 24, 461±530.
- Stepien CA, Taylor CD, Grigorovich IA, Shirman SV, Wei R, Korniushev AV, Dabrowska KA (2003) DNA and systematic analysis of invasive and native Dreissenid mussels: is *Dreissena bugensis* really *D. rostriformis*. *Aquatic Invaders* 14:8-10.
- Stepien, C. A., Grigorovich, I. A., Gray, M. A., Sullivan, T. J., Yerga-Woolwine, S., & Kalayci, G. (2014). Evolutionary, biogeographic, and population genetic relationships of dreissenid mussels, with revision of component taxa. *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*, 2, 403-444.
- Strayer, D. L., Adamovich, B. V., Adrian, R., Aldridge, D. C., Balogh, C., Burlakova, L. E., ... & Jeschke, J. M. (2019). Long-term population dynamics of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *D. rostriformis*): A cross-system analysis. *Ecosphere*, 10(4), e02701.
- Ten Winkel, E.H., Davids, C. (1982). Food selection by *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca, Bivalvia). *Freshw. Biol.* 12, 553–558.
- Teubner, D., Wesslein, A. K., Roenne, P., Veith, M., Frings, C., & Paulus, M. (2016). Is a visuo-haptic differentiation of zebra mussel and quagga mussel based on a single external morphometric shell character possible?. *Aquatic Invasions*.
- Vanderploeg, H. A., Liebig, J. R., Nalepa, T. F., Fahnenstiel, G. L., & Pothoven, S. A. (2010). *Dreissena* and the disappearance of the spring phytoplankton bloom in Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 36, 50-59.
- Vanni, M. J. (2021). Invasive mussels regulate nutrient cycling in the largest freshwater ecosystem on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(8).
- Wacker, A., & Von Elert, E. (2003). Settlement pattern of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, as a function of depth in Lake Constance. *Archiv für hydrobiologie*, 289-301.
- Wegner, B., Kronsbein, A. L., Gillefalk, M., Van de Weyer, K., Köhler, J., Funke, E., ... & Hilt, S. (2019). Mutual facilitation among invading *Nuttall's* waterweed and quagga mussels. *Frontiers in plant science*, 10, 789.
- Wong, W. H., & Gerstenberger, S. L. (Eds.). (2015). *Biology and management of invasive quagga and zebra mussels in the Western United States*. CRC Press.