



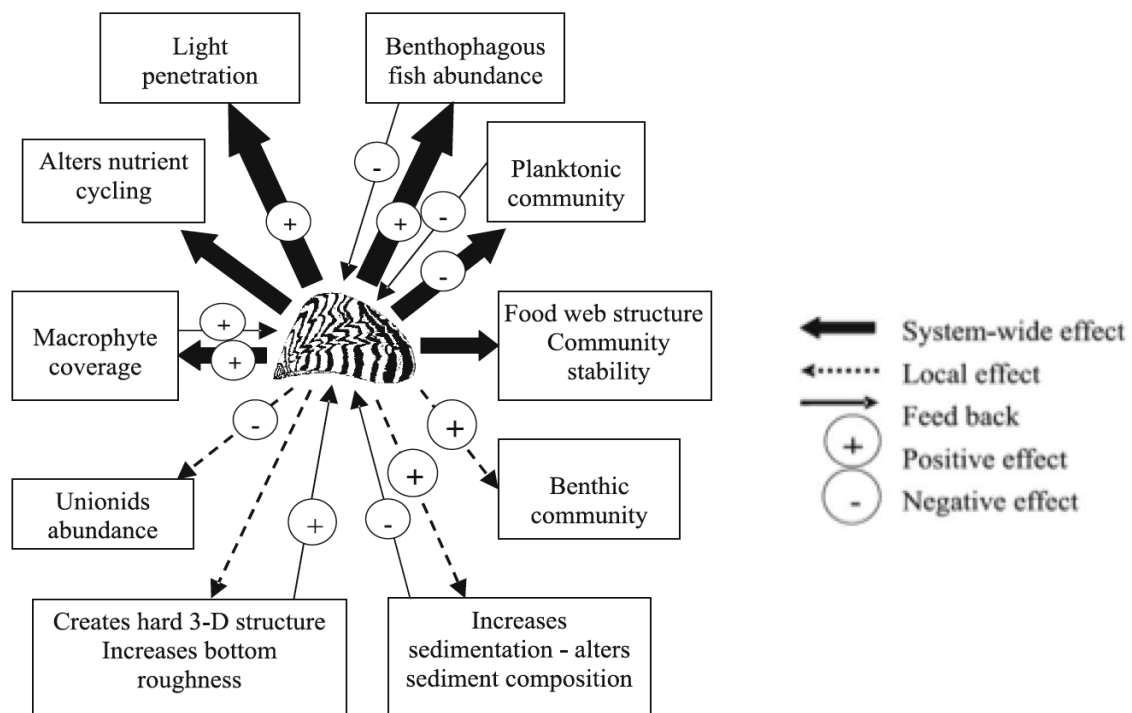
SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

Biologie, écologie et impacts potentiels de *Dreissena rostriformis bugensis*, la moule quagga, espèce invasive au sein du Léman

Rapport final – Aout 2021

Synthèse bibliographique

Biologie, écologie et impacts potentiels de *Dreissena rostriformis bugensis*, la moule quagga, espèce invasive au sein du Léman



Rapport final

Beisel Jean-Nicolas – Aout 2021

NB : Figure extraite de Karatayev *et al.* (2007) : éventail des 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.

Synthèse bibliographique - SOMMAIRE

Biologie, écologie et impacts potentiels de *Dreissena rostriformis bugensis*, la moule quagga, espèce invasive au sein du Léman

Beisel Jean-Nicolas – Aout 2021 – Rapport définitif

INTRODUCTION : CONTEXTUALISATION ET LIMITES DE LA SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE 4

1. Carte d'identité de l'espèce	5
1.1. Une espèce ou plusieurs ? Quelle parenté entre moule quagga-moule zébrée ?	5
1.1.1. Phylogénie et statut taxonomique	5
1.1.2. Des espèces très polymorphes	7
1.1.3. Critères d'identification morphologique de l'espèce	9
1.1.4. Critères d'identification moléculaire de l'espèce	13
1.2. Aire de répartition originelle, relation à la salinité	16
1.3. Disponibilité des informations sur zebra et quagga	17
2. Eco-biologie de l'espèce	21
2.1. Un cycle de vie analogue à celui des moules marines	21
2.2. Une capacité à s'accrocher	25
2.3. Des traits qui favorisent sa dispersion, naturelle ou artificielle.	29
2.4. Bilan des traits intrinsèques qui favorisent l'invasion	31
3. Une invasive reconnue	33
3.1. Patrons de dispersions et aire de répartition actuelle	33
3.2. L'importance des bateaux	40
3.3. L'arrivée de la quagga dans le Léman et les lacs alpins	42
3.4. La possibilité d'une arrivée par vagues	43
3.5. Densités/biomasses et dynamique démographique sur les milieux envahis	44
3.6. Susceptibilité et vulnérabilité des milieux, le cas du Léman	49
3.6.1. Cadré général	49
3.6.2. Un contraste entre lacs peu profonds et lacs profonds (Le cas du Léman)	50
3.6.3. Relation à la qualité de l'eau	54
4. Interactions entre espèces	56
4.1. Le remplacement de zebra par quagga	56
4.2. Compétition avec d'autres espèces	59
4.2.1. Des assemblages inédits	59
4.2.2. Comme une moule à son rocher : l'épi-biontie des dreissènes sur d'autres animaux	60
4.3. Impact sur le fonctionnement d'un écosystème : effets des traits ingénieurs et d'un profil singulier	61
4.3.1. Filtration et réseau trophique	62
4.3.1.1. Comment « fonctionne » la filtration ?	62
4.3.1.2. Un réseau trophique modifié	64
4.3.1.3. Un contrôle du phosphore par les quagga	70
4.3.1.4. Un outil de biomanipulation ?	73
4.3.1.5. Modélisation de l'impact sur le bilan en oxygène	75
4.3.1.6. Un concentrateur de pathogènes avant transfert dans la chaîne trophique	76
4.3.2. Un habitat d'aubaine : Moules-hôtel	78
4.3.2.1. Le gîte et le couvert offert par les dreissènes	78
4.3.2.2. Un nouveau substrat : les lits de coquilles	79
4.4. Le rôle des prédateurs de moules	80
4.4.1. Une ressource appétante ?	80
4.4.2. Coquille et byssus comme système anti-prédateur	82

4.5. Synthèse sur les conséquences écologiques	85
5. Bilan contextualisé des options possibles de gestion et d'actions vertueuses	87
5.1. Au-delà de l'écologie, des conséquences économiques importantes	87
5.2. Prévenir la dispersion ET la sur-introduction	90
5.2.1. La prévention par voie d'information aux usagers	90
<i>Ne pas réaliser des transferts d'individus pour du biomonitoring</i>	91
5.2.2. Contrôler que les bateaux mis à l'eau soit exempts d'invasives	91
5.3. Traiter les populations en place : les méthodes existantes de régulation	93
5.3.1. Stratégies réactives et proactives	93
5.3.2. Zoom sur l'utilisation d'un molluscicide biologique	95
5.3.3. Zoom sur un agent chimique spécifique aux dreissènes	97
6. Conclusion	98

Synthèse bibliographique.

Biologie, Ecologie et impacts potentiels de *Dreissena rostriformis bugensis*, la moule quagga, espèce invasive au sein du Léman

Beisel Jean-Nicolas – Mai 2021 – Rapport provisoire

Introduction : contextualisation et limites de la synthèse bibliographique

Cette synthèse bibliographique est dévolue à l'espèce *Dreissena rostriformis bugensis*, la moule quagga, une espèce exotique envahissante émergente au sein du Léman. Il s'agit de présenter de manière synthétique sa biologie, son écologie et ses impacts potentiels ou avérés sur les milieux qu'elle envahit. 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.

La difficulté de l'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. La plupart du temps les deux espèces vivent en sympatrie sur les mêmes milieux. Approximativement 14 % des travaux sur les Dreissènes concernent exclusivement la moule quagga. 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). Leur écologie, leurs besoins, leur cycle de vie sont différents. Il convient donc de bien différencier ces deux espèces avec la difficulté de distinguer quelque fois dans la littérature ce qui se rapporte à l'une et à l'autre, dans des conditions de développement en sympatrie ou en allopatrie. Le second point de difficulté est paradoxal : la littérature est très abondante, presque sur-abondante, sur les Dreissènes. Une analyse des ressources écrites disponibles jusqu'en 2011 répertoriait 206 thèses, 225 chapitres répartis au sein de 26 livres dont 6 (173 chapitres) exclusivement consacrés aux Dreissènes. Ces travaux plus les articles scientifiques publiés jusqu'en 2011 représentaient environ 60.000 pages de texte. La fréquence de nouveaux articles sur les espèces de Dreissènes ne diminue pas depuis (voir chapitre 1.3.). La difficulté consiste donc à bien sélectionner ce qui mérite de figurer au sein de la synthèse. Il est aussi remarquable que des lacunes de connaissances soient encore importantes, et nous verrons que 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 dans le volume des ressources bibliographiques disponibles sur certains milieux. L'introduction à la fin des années 1980 des dreissènes en Amérique du Nord a engendré de graves problèmes dans la région des Grands Lacs, tant pour les utilisateurs de l'eau brute des rivières que pour les milieux naturels. Une part importante de la littérature disponible est spécifique à ces milieux. De plus, les travaux publiés en langue anglaise ont surtout été conduits aux Etats-Unis ou au Canada. Or des singularités ont pu être observées entre les populations introduites en Amérique du Nord et les populations européennes. Cette synthèse bibliographique précise quasi-systématiquement les origines

géographiques des études pour bien mettre en évidence les caractéristiques observées en Europe.

En résumé, Cette synthèse bibliographique met en évidence les spécificités de *Dreissena rostriformis bugensis* par rapport à *D. polymorpha*, en insistant sur ce qui est typique 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.

Pour faciliter une lecture rapide du document, plusieurs chapitres commencent par un résumé, que l'on repère par son encadré sur fond grisé, avec les points essentiels et sans citations de ressources bibliographiques.

Un point sur les lacunes de connaissances et des propositions de suivis ou d'études complémentaires sont donnés en fin de paragraphe dans des encarts spécifiques en pointillés.

1. Carte d'identité de l'espèce

1.1. Une espèce ou plusieurs ? Quelle parenté entre moule quagga-moule zébrée ?

1.1.1. Phylogénie et statut taxonomique

Dreissena polymorpha, la moule zébrée, et *Dreissena rostriformis bugensis*, la moule quagga, sont deux espèces bien distinctes génétiquement. 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 amène à le moins de confusion.

La famille des Dreissenidae inclut trois genres : *Mytilopsis* (9 espèces), *Congeria* (1 espèce) et *Dreissena* (Van der Velde *et al.*, 2010). Elle est apparue il y a environ 175 millions d'années et était conscrée à la région ponto-caspienne (Orlova, 2014). Cette famille possède des ancêtres communs aux Corbiculidae et Sphaeridae, deux familles de bivalves d'eau douce.

Stepien *et al.* ont publié en 2014 une révision du statut taxonomique du genre *Dreissena* qui est le document le plus récent qui soit sur ce sujet. Les deux espèces invasives à l'échelle mondiale, *Dreissena polymorpha* et *Dreissena r. bugensis*, sont clairement différentes sur un plan génétique (Figure 1). Leur ancêtre commun récent a évolué dans des milieux d'eau douce et la divergence des deux espèces zebra et quagga pourrait être assez récente : 221.000 ans +/- 78.000 ans (Stepien, 2002).

Un seul article fait référence à 1 individu hybride observé dans le milieu naturel (Voroshilova *et al.*, 2010) et la plupart des auteurs considèrent que les deux espèces ne s'hybrident pas en milieu naturel malgré des recherches spécifiques d'hybrides menées sur des milieux où zebra et quagga vivent en sympatrie (Spidle *et al.*, 1995b: lacs Ontario et Erie ; Beggel *et al.*, 2015: secteur moyen du Danube). L'individu hybride putatif de l'étude de Voroshilova *et al.* (2010) provenait d'un réservoir en Russie (Rybinsk, sur la Volga). Nichols & Black (1994) ont obtenu en laboratoire des hybrides des deux dreissènes mais ils ne les ont pas gardé en élevage et il n'a donc pas été possible de savoir s'ils auraient survécus au stade adulte. Pour obtenir des larves hybrides, Nichols & Black (1994) provoquent la ponte de gamètes par exposition d'adultes matures à de la sérotonine (Schwaebe *et al.*, 2013 ont comparé trois méthodes pour provoquer l'émission de gamètes de quagga), puis ils mixent les gamètes pour obtenir des embryons. Il est surprenant que ces expériences n'aient jamais été refaites compte tenu de l'implication que pourrait avoir le phénomène d'hybridation (note de l'auteur).

En conditions naturelles, les spermatozoïdes sont attirés par les ovocytes d'une manière spécifique (Miller, 1994 in Mills *et al.*, 1996) ce qui doit fortement limiter les fertilisations croisées. Il résulte de ces rares travaux que si les hybrides sont techniquement possibles, ils ne représenteraient qu'une très faible proportion, faiblement identifiable au sein d'une population naturelle (Mills *et al.*, 1996).

D. r. bugensis appartient au sous-genre *Pontodreissena* alors que *D. polymorpha* appartient au sous-genre *Dreissena*, qui comprend aussi *D. anatolica*, une espèce endémique de Turquie. Les quagga ont pu être nommées *Dreissena bugensis* ou *D. rostriformis* xxx par le passé, et un doute subsiste toujours sur le fait qu'il puisse s'agir des études d'une seule et même espèce. Cependant, la divergence génétique des lignées *D. rostriformis* de la Mer Caspienne et *D. r. bugensis* de la Dniepr est nulle sur la base des analyses réalisées à ce jour (Stepien *et al.*, 2014). Pour cette raison, les deux noms sont synonymes. Le nom *rostriformis* est antérieur et il a d'abord été proposé de nommer la moule quagga *Dreissena rostriformis* plutôt que *Dreissena rostriformis bugensis* ou *D. bugensis*. Cependant, une espèce endémique des eaux saumâtres de la Mer Caspienne et non invasive ailleurs existe toujours avec la nomenclature trinomiale *D. rostriformis rostriformis* (Prié & Fruget, 2017), ce qui peut amener à confusion. Dans ce rapport, nous avons donc fait le choix de garder comme nom latin *D. rostriformis bugensis* (abrégé *D. r. bugensis*) pour désigner la moule quagga de manière à ne pas perdre le lecteur lorsque nous utilisons de la bibliographie avec une nomenclature ancienne (qui utilise *D. bugensis*). Nous suivons ainsi le point de vue des auteurs de l'ouvrage de synthèse publié par Nalepa & Schloesser (2014) puis Marescaux *et al.* (2016c), qui adoptent les recommandations issues d'une étude très complète sur la phylogénie des dreissènes (Stepien *et al.*, 2014). Pour les noms vernaculaires, nous utilisons les termes moules quagga et zebra, sans les mettre au pluriel.

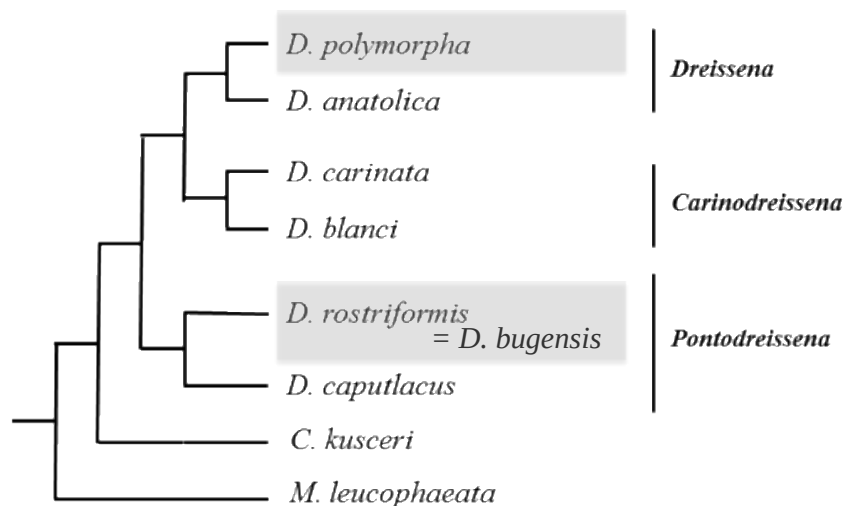


Figure 1: Synthèse schématique sur la phylogénie actuelle des Dreissenidae (d'après Marescaux, 2014, modifié). Les trois noms à droite sont des sous-genres. *Congerius kusceri* est la seule espèce actuelle au sein de son genre et elle est limitée aux Balkans. Le genre *Mytilopsis* (9 espèces) est connu pour *M. leucophaeta*, espèce estuarienne invasive que l'on peut trouver en France (statut d'espèce exotique). *D. rostriformis* et *D. bugensis* n'ont pas de différences génétiques, ce qui justifie de les regrouper.

1.1.2. Des espèces très polymorphes

Les coquilles de la moule quagga et 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 de les classer en zebra et quagga avec un taux d'erreur acceptable.

Un morphotype « profunda » a été observé dans plusieurs des Grands Lacs nord-américains, à plus de 40 m de profondeur, puis en Europe. Comme ce morphotype ne se distingue pas génétiquement des autres sous-populations, il pourrait s'agir d'un écototype lié aux conditions du milieu.

Au sein des eaux douces, les dreissènes sont de loin les bivalves les plus variables en terme de coloration et de forme (Figure 2), sans que l'on sache exactement pourquoi. La variabilité des coquilles de la moule zébrée lui a valu son nom latin : *polymorpha*. Chez les Unionidae, le polymorphisme des coquilles est fortement influencé par des paramètres abiotiques comme la température, la profondeur et les conditions hydrodynamiques (Zieritz & Aldridge, 2009). Au niveau populationnel, la pigmentation augmente le long de gradients latitudinaux du sud vers le nord chez les moules zébrées et quagga (Pavlova & Izyumov, 2014), sans qu'une hypothèse convaincante puisse être donnée pour expliquer ce patron. Une difficulté à classer et nommer les Dreissènes tient à cette immense variabilité de forme, de couleur et même de physiologie et de biologie.

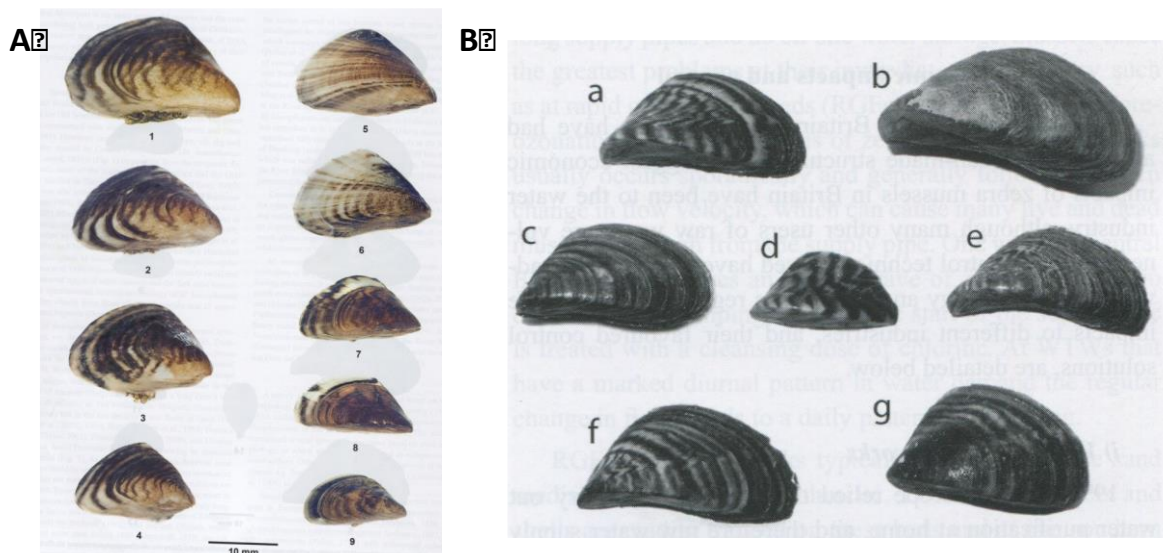


Figure 2: Variabilité des coquilles de *Dreissena r. bugensis* (A1 à A6) et *D. polymorpha* (A7 à A9 et B). Tous les exemplaires en A proviennent du Main, ceux en B de Grande Bretagne. D'après (A) Van der Velde *et al.* (2010) et (B) Aldridge (2010).

En 1993, un morphotype appelé « *profunda* » (Figure 3) a été distingué au sein des populations de quagga de milieux profonds (> 40 m) des lacs Erie, Ontario, Michigan (Dermott & Munawar, 1993). Des différences de forme et de coloration ont été établies par comparaison avec des individus de milieux littoraux peu profonds. Cependant, à ce jour, aucune différenciation génétique n'a pu être établie ni au niveau des gènes mitochondriaux ni au niveau de gènes nucléaires (Spidle *et al.*, 1994 ; Stepien *et al.*, 1999; Stepien *et al.*, 2003). Il ne s'agit donc pas d'une espèce différente mais probablement d'un éco-phénotype au sein des moules quagga. Pavlova (2012) signale pour la première fois en Europe la présence de cet écotpe au sein du réservoir Cheboksary (Bassin de la Volga).



Figure 3: Une moule quagga de forme « classique » (gauche) et un individu de la forme « profunda ». Crédit : Mike Quigley, NOAA (fiches web du site <https://nas.er.usgs.gov/> consultées le 21 mars 2021).

L'écotype « *profunda* » a probablement déjà été observé en France, sans que cette donnée n'ait jamais été publiée. Sur des gravières alsaciennes par exemple, des individus aux siphons inhalants étonnamment longs ont été photographiés (Figure 4) et prélevés par Serge Dumont (Université de Strasbourg, communication personnelle). Ces individus ont été séquencés à l'université de Namur et seuls trois haplotypes du gène COI ont été trouvés sur le petit échantillon analysé. Les trois haplotypes du gène mitochondrial COI

avaient tous déjà été observés sur différents milieux et l'haplotype dominant était simplement le plus fréquemment observé en Europe (Marescaux & Beisel, données non publiées).



Figure 4: Image de moules quagga au fond d'une gravière d'Alsace qui ressemblent beaucoup à la forme *profunda* décrite en Amérique du Nord. (Crédit photo : Serge Dumont – cliché de 2018).

1.1.3. Critères d'identification morphologique de l'espèce

Quatre critères principaux contribuent à distinguer la moule quagga de la zebra : une ligne ventrale de suture des deux valves non linéaire, une position du byssus très antérieure chez la quagga, un ratio longueur/hauteur sensiblement différent de celui de la zebra, la ligne latérale de séparation des faces ventrales et dorsales des valves qui est bien plus anguleuse chez la zebra que chez la quagga. Des expériences sur des opérateurs non spécialistes montrent avec uniquement ce dernier critère un taux de classement très acceptable des deux espèces par observation et palpation avec les doigts.

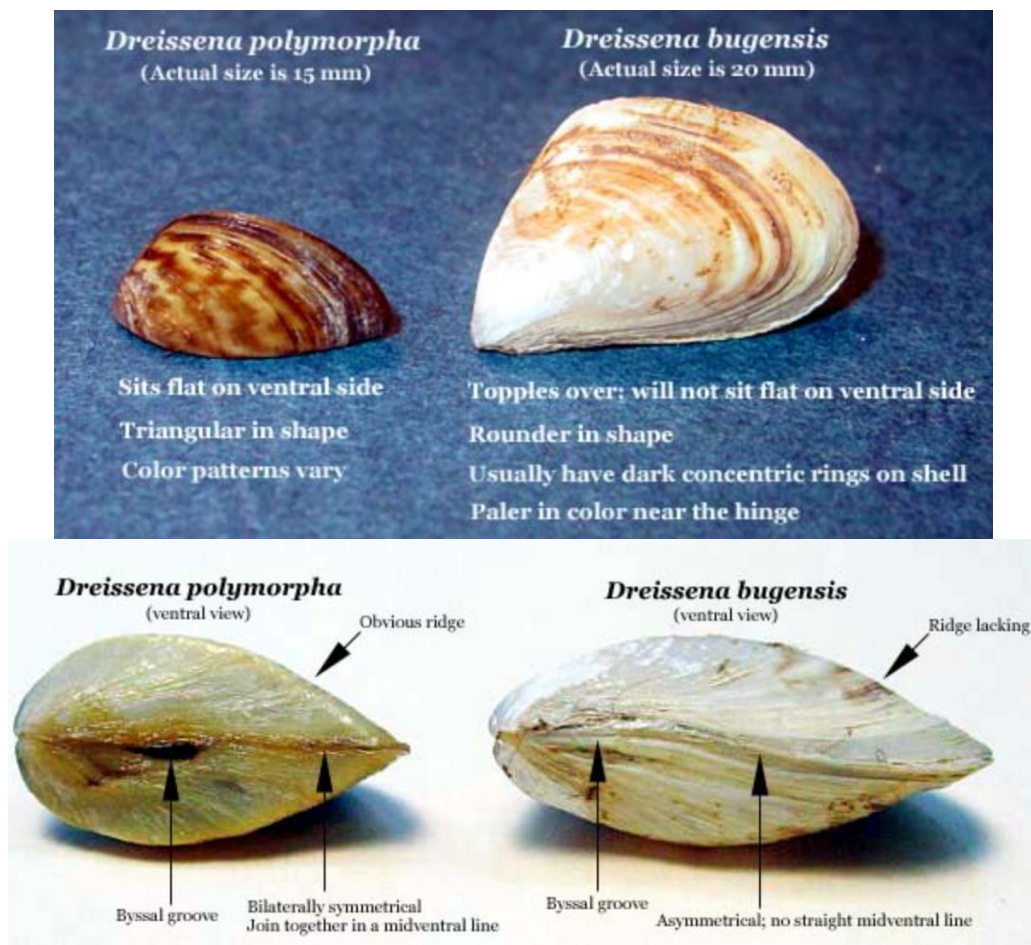
Compte tenu de leur polymorphisme, il reste souvent difficile de distinguer les deux espèces au stade coquillé sur une base morphologique. Par ailleurs, les œufs et les stades larvaires sont très similaires et ne peuvent être différenciés sur des critères morphologiques.

Au stade adulte, malgré leur grand polymorphisme, la distinction des moules zebra et quagga est possible avec un bon niveau de confiance et pour la plupart des individus à partir de l'examen de la coquille. Ce n'est possible que si l'individu est entier (les deux valves) et en bon état. Pour être efficace, la démarche est multicritère et elle fait intervenir l'observation, la prise de mesure et la palpation des valves.

Le premier paramètre à regarder est certainement la suture ventrale des valves qui présente une forme légèrement sigmoïde chez la moule quagga (Figure 5) alors que la suture ventrale est quasi rectiligne chez les moules zébrées. Cela revient à dire que chez la quagga les deux valves ne sont pas symétriques alors qu'elles le sont chez la zebra (Domm *et al.*, 1993 ; Figure 6). Chez la quagga, les deux valves peuvent être légèrement chevauchantes chez de jeunes individus, ce qui n'est jamais le cas chez la zebra.

Le second critère important est la position du byssus le long de la suture ventrale. Il se situe à environ la moitié de la longueur chez la zebra alors qu'il est plus nettement situé vers l'avant (aux 2/3) chez la quagga.

L'examen en vue latérale permet de compléter. Chez la zebra la transition entre les faces dorsales et ventrales forme un angle assez bien défini, une carène, qui est bien plus arrondie chez les quagga (Figure 5). Il en résulte que lorsque l'on positionne une quagga sur la face ventrale (avec son byssus face à un support), elle bascule sur un côté, comme le ferait un bateau tanqué à marée basse. Au contraire, une zebra aura tendance à être plaquée au substrat et à se tenir sur la face ventrale. Il est question de tendance car la coquille peut prendre des formes très variées selon la qualité de l'eau et/ou les contraintes qu'elle aura subies pendant le développement comme la présence d'un parasite (Minguez *et al.*, 2012, sur la zebra).



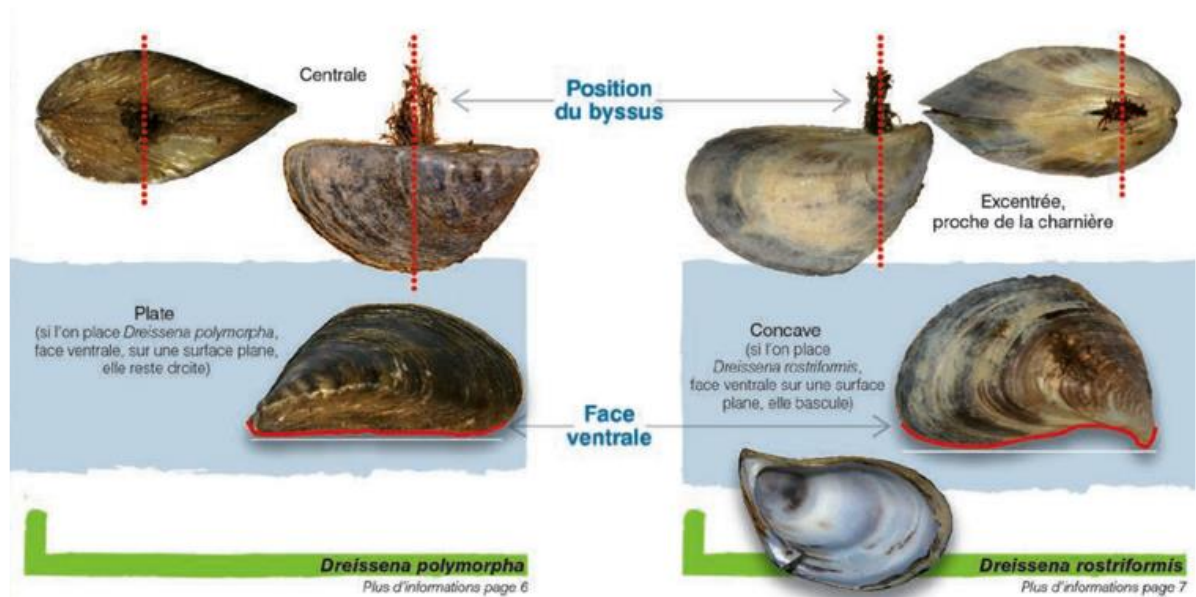


Figure 5: Images du haut : Crédit : Myriah Richerson - USGS (fiches web du site <https://nas.er.usgs.gov/> consultées le 21 mars 2021). En bas, extrait de la clé de détermination de Lamand & Prié (2017) publiée par l'Agence Française pour la Biodiversité. Les individus choisis présentent des caractères distinctifs particulièrement tranchés.

Des relations allométriques peuvent contribuer à distinguer les deux espèces. Le ratio longueur de la coquille/hauteur de la coquille de la quagga est généralement plus grand que celui de la moule zébrée du fait de l'épaississement latéral de la coquille de quagga plus ou moins aplatie sur la face dorsale (Pathy et Mackie, 1992). Si l'on réalisait une coupe transversale des deux valves, on imagine volontiers une forme plus triangulaire chez la zebra et plus ovoïde chez la quagga (Figure 6). Le ratio diamètre / hauteur serait en général <1 chez les quagga et >1 chez les zebra dont les longueurs de coquille sont >14 mm (bij de Vaate & Jansen, 2007). Une part assez large d'individus des deux espèces présente cependant les mêmes valeurs de ratio et ce seul ratio n'est pas discriminant. Il est utile combiné avec d'autres différences pour déterminer l'espèce selon une démarche multicritères.

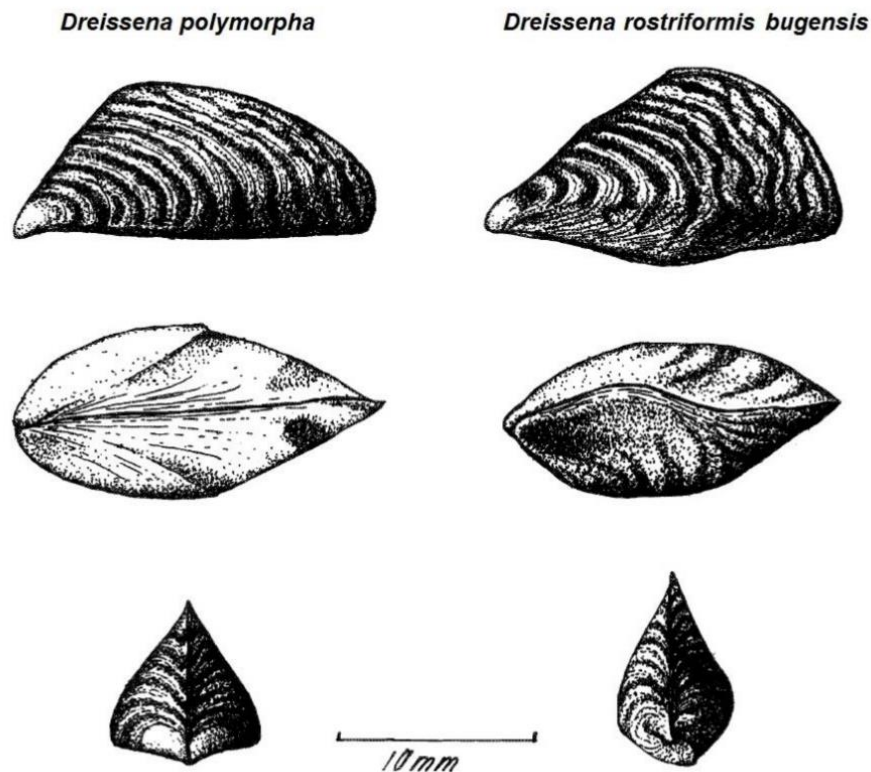


Figure 6: Vues latérales, vues ventrales (montrant la suture) et vues antérieures de moules zebra et quagga. D'après Domm *et al.* (1993).

A l'occasion de la première observation de la quagga dans la partie allemande du Danube, Beggel *et al.* (2015) ont comparé leur capacité à distinguer zebra et quagga selon différentes stratégies. L'utilisation d'un marqueur moléculaire (RFLP) permettait sans ambiguïté de distinguer les deux espèces alors qu'une détermination *a priori* en utilisant des critères morphométriques conduisaient à environ 20 % d'erreurs (sur un échantillon de 60 individus), les zebra étant quasi toujours bien identifiées mais pas les quagga. Le taux d'erreur pouvait atteindre 40 % selon le ou les critères choisis si l'on ne se basait que sur des relations allométriques. Il est probable que l'expérience de l'opérateur, la taille et l'état des coquilles ainsi que la plasticité montrée localement par les deux espèces aient pu influencer les taux de classement en zebra ou quagga. Il semble donc que l'erreur la plus courante consiste à prendre une quagga pour une zebra mais pas l'inverse. Claxton *et al.* (1998) ainsi que Peyer *et al.* (2010) relèvent que les quagga de zones peu profondes sont morphologiquement plus proches des formes de zebra que celles de profondeur. Une mauvaise détermination de quagga serait donc d'autant moins probable qu'il s'agirait d'individus prélevés en milieu profond.

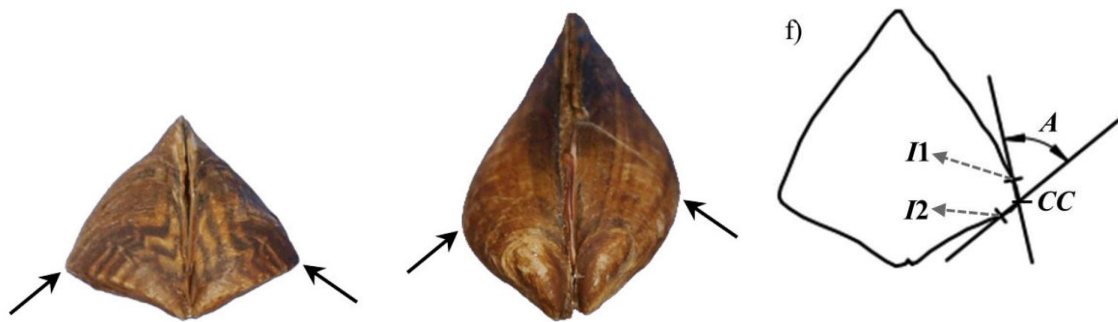


Figure 7: Pour Teubner *et al.* (2016), l'angle latéral qui sépare la face ventrale de la face dorsale serait un critère simple pour distinguer les deux espèces avec une grande efficacité si l'on utilise l'observation et la palpation des valves.

Dans des essais portant sur des échantillons de dreissènes de différentes origines en Europe, Teubner *et al.* (2016) proposent à des opérateurs sans expérience de distinguer zebra et quagga sur un critère simple qui leur est expliqué : l'angle latéral qui sépare la face ventrale de la face dorsale est différent chez les deux espèces (Figure 7). La transition ventrale-dorsal présente un angle marqué chez la zebra, la transition est plus progressive et en rondeur chez la quagga. Après avoir vérifié par la mesure que ce critère est bien distinctif des deux espèces (c'est le cas à 99 %), les opérateurs doivent classer des dreissènes en zebra et quagga en les regardant et en les manipulant avec les doigts (stimulation de la perception tactile de l'angularité de la coquille). Teubner *et al.* (2016) montrent que seulement 8,4 % des individus d'un échantillon sont mal classés par les opérateurs sans expériences. Ce critère peut par conséquent très favorablement compléter les critères classiques pris en compte.

Une identification basée sur la coloration des valves n'est pas possible même si ce critère peut aider. Les zébrures sont quelques fois bien visibles chez les zebra. Les spermatozoïdes des deux espèces se distinguent sur un critère observable en microscopie photonique, la forme du noyau (Walker *et al.*, 1996). L'identification spécifique des oeufs ou des stades larvaires (dont le stade véligère) n'est pas possible sur des critères anatomiques (Claxton & Boulding, 1998; Marshall & Stepien, 2019).

1.1.4. Critères d'identification moléculaire de l'espèce

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. Les preuves de concepts de ces méthodes ont souvent été établies en conditions contrôlées ou dans des eaux courantes. Pour certaines techniques, l'approche par ADNe est au moins semi-quantitative et la recherche de différents haplotypes autorise une quantification de la diversité génétique. Une innovation récente consiste à rechercher à la fois l'ADNe et l'ARNe, ce qui augmente le pouvoir de détection et permet de dater approximativement l'âge de l'ADNe émis par les dreissènes.

Des outils moléculaires basés sur l'examen du gène principal utilisé comme code-barres chez les animaux, la sous-unité cytochrome c oxydase de phase I, ont rapidement été développés pour distinguer quagga et zebra (Marescaux & Van Doninck, 2013). Après le séquençage d'individus d'origines très variées, la preuve a été apportée de leur différenciation à l'aide du COI, et deux endonucléases au moins ont été proposées pour distinguer les deux espèces par RFLP.

Plus récemment, un engouement a émergé sur une méthode par ADN environnemental (ADNe) qui s'affranchit d'avoir à capturer les individus, ce qui peut permettre leur détection dans des conditions difficiles d'accès ou à très faible densité. L'ADNe correspond à des fragments d'ADN récupérés dans une matrice environnementale (e.g. eau, fèces, sédiments, sols) et en l'occurrence dans l'eau pour les études qui ont été faites sur la quagga. En effet, la mort des organismes aquatiques et la régénération des tissus entraînent un relargage non-négligeable d'ADN libre ou de cellules dans l'environnement. Il peut s'agir également des gamètes des individus reproducteurs. Grâce à des protocoles spécifiques d'extraction, cet ADN environnemental peut être isolé et identifié. Si les quantités d'ADN isolées ont longtemps été trop faibles pour être séquencées, les nouvelles générations de séquenceurs rendent désormais cela possible. Cet ADN peut être utilisé en approche spécifique pour repérer une espèce précise dans l'environnement (approche barcoding spécifique par des méthodes de PCR, qPCR, ddPCR), ou pour caractériser une communauté entière (approche par metabarcoding) (Taberlet *et al.*, 2018). Ces méthodes par PCR ou qPCR sont aujourd'hui peu onéreuses et relativement faciles à mettre en place.

La preuve de concept existe pour prouver la très bonne efficacité de la détection des zebra et quagga par ADNe en conditions contrôlées de laboratoire ou en rivière avec des amorces spécifiquement développées (Blackman *et al.*, 2020a; Prié *et al.*, 2020; Sepulveda *et al.*, 2020).

Dès 2016, la détection de la quagga par ADNe dans le Léman a été réalisée suite à la première observation des relevés du canton de Vaud. L'université de Genève a ensuite déployé ces méthodes sur tous les plans d'eau vaudois.

La détection précoce est en enjeu : un front d'invasion de zebra a ainsi déjà été suivi par ADNe, permettant de détecter la présence avant l'observation visuelle des individus (Gingera *et al.*, 2017). De même, l'ADN environnemental a été utilisé avec succès pour détecter la présence de la moule quagga dans le Rhin, au niveau du port de Bâle, alors qu'un monitoring traditionnel n'avait pas permis de la détecter (DeVentura *et al.*, 2017).

En Angleterre, dans le cours d'eau où l'espèce a été détectée pour la première fois (Aldridge, 2014), la démonstration a été faite (Blackman *et al.*, 2020b) qu'une méthode par ADNe était plus sensible que la méthode traditionnelle de prélèvements (*kick sampling*) et qu'elle permettait d'estimer une abondance relative (en qPCR ou metabarcoding). DeVentura *et al.* (2017) ont montré dans le bassin du Rhin la bonne correspondance entre observations visuelles et qualité du signal par qPCR pour estimer les densités en place. Selon Blackman *et al.* (2020b), une PCR conventionnelle permet d'avoir la même qualité de détection qu'une méthode plus sensible (ddPCR), même si elle ne fournit pas une idée de la densité de moules en place, alors que la ddPCR et le metabarcoding le permettent.

On retiendra que d'après ce retour d'expérience, la méthode la plus simple et la moins onéreuse permet la détection de la présence de la quagga avec un haut niveau de confiance et qu'en utilisant une méthode plus sophistiquée la quantification des densités

est possible. L'efficacité d'une approche par ADNe ne semble par ailleurs pas dépendre de la saison. En période froide, quand l'espèce peut être très cryptique, la présence de la quagga peut parfaitement être détectée même si l'intensité d'échantillonnage doit alors être augmentée (Sepulveda *et al.*, 2019).

Récemment, Marshal & Stepien (2019) ont proposé et testé aux Etats-Unis une approche par ADNe qui pousse jusqu'à l'identification des haplotypes de quagga et zebra et donc qui fournit une possibilité d'apprécier la diversité génétique d'une population dès la méthode de détection. Une autre approche innovante consiste à mesurer à la fois des concentrations d'ADN et d'ARN environnementaux car leur cinétique de dégradation différente permet d'estimer un âge du matériel génomique récupéré (Figure 8, Marshall *et al.*, 2021). De plus, la quantité d'ARNr étant plus grande, la capacité à détecter l'espèce semble nettement améliorée en recherchant de l'ARNe.

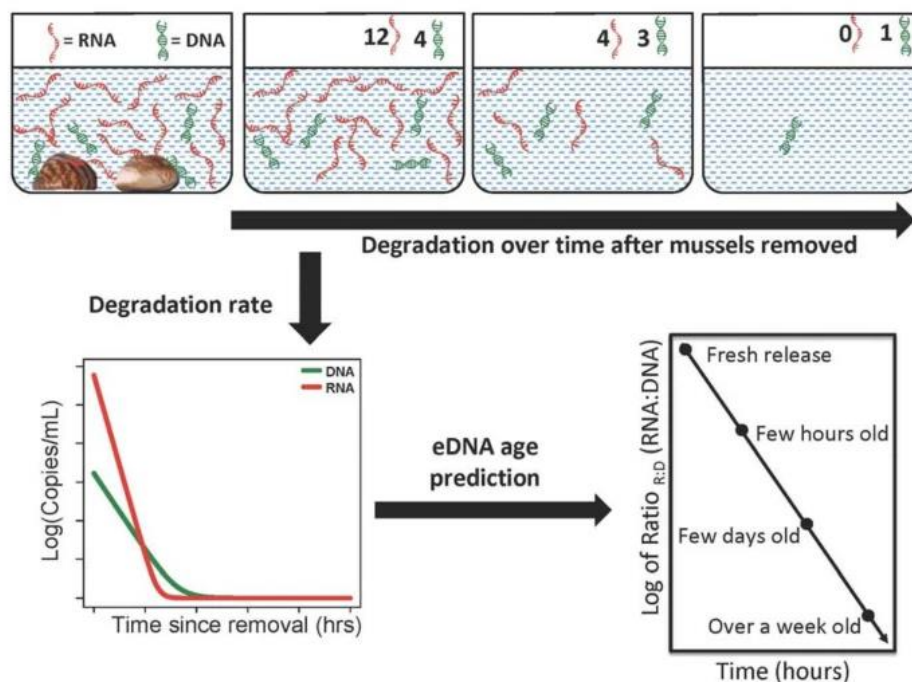


Figure 8: Schéma du dispositif expérimental mesurant les taux de dégradation de l'ADNe et de l'ARNe libérés par les moules dreissènes en conditions contrôlées. La concentration d'ARNe s'épuise plus rapidement que l'ADNe, ce qui fournit un prédicteur pour estimer le temps écoulé depuis la libération de matériel génomique. D'après Marshall *et al.* (2021).

Il existe à ce jour plus d'expérimentations en eau courante qu'en eau stagnante. Un déterminant important des études par ADNe est que la quantité et la qualité du signal dépendent de l'hydrodynamie (import-export des éléments traces en un point donné du site d'étude) et d'une combinaison des vitesses de production d'ADNe et de dégradation de celui-ci. Les études réalisées en cours d'eau méritent par conséquent d'être testées en milieu stagnant et pour des conditions environnementales variées.

1.2. Aire de répartition originelle, relation à la salinité

D. r. bugensis présente une aire de distribution originelle peu étendue au sein du bassin ponto-caspien. Cette zone refuge pendant les glaciations a eu une histoire tourmentée qui en a fait une mosaïque de milieux variés favorable à l'émergence de nouvelles espèces. Pour la moule quagga, l'aire d'origine serait restreinte aux secteurs avals (potamiques) de deux hydrosystèmes : Bug du Sud et Dniepr. A titre de comparaison, *Dreissena polymorpha* est au contraire originaire d'une vaste étendue au sein de la région ponto-caspienne.

Pendant les périodes géologiques Miocène-Pliocène, de -11 à -3 millions d'années, la famille des Dreissenidae s'est diversifiée dans le bassin Paratethys (Lac Pannon) (Harzauher & Mandic, 2010) représenté aujourd'hui par les Mers Noire, d'Azov et Caspienne, ce qui est communément appelé le bassin ponto-caspien (Figure 9). Pendant cette période, des fluctuations de salinité, du niveau des eaux et plusieurs événements géologiques ont engendré une diversification des pièces d'eau, tantôt connectées tantôt isolées les unes des autres mais également isolées du bassin Méditerranéen. Cette histoire très riche en événements a créé des niches nouvelles qui ont permis une radiation des écotypes (et sans doute des génotypes) au sein d'un large spectre de conditions environnementales (Geary *et al.*, 2001; Orlova, 2014).

Calcino *et al.*, (2019) ont séquencé le génome entier de la quagga et recherché les signatures génétiques d'adaptation aux eaux douces. Avec une valeur de 2,4 % la quagga est une espèce avec un taux d'hétérozygotie du génome très élevée au sein du règne animal (Calcino *et al.*, 2019), ce qui peut représenter un facteur de succès de l'adaptation de ces mollusques (Yang *et al.*, 2020). Ils ont observé une signature d'aquaporines singulière (des pores membranaires aptes à jouer le rôle de canaux pour l'eau sans laisser passer d'ions et servant à l'osmorégulation) qui ont pu apparaître lors de 5 grands événements d'adaptation des bivalves aux eaux douces, en lien avec l'histoire de leur berceau évolutif.

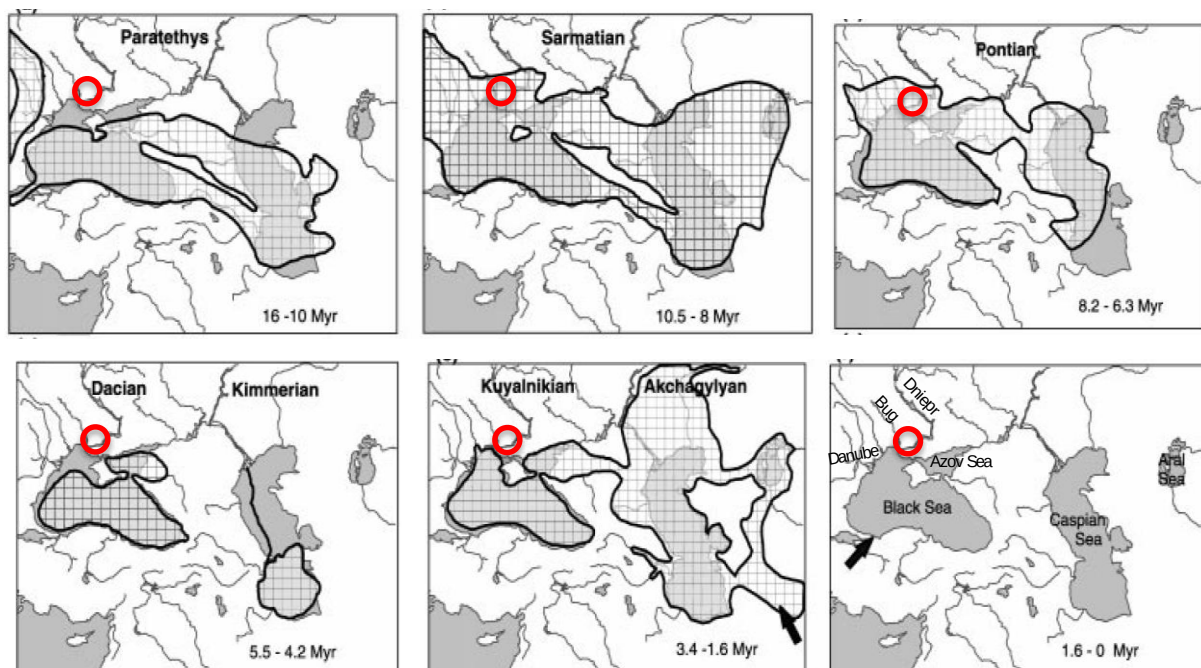


Figure 9: Les mers Noire, d'Azov et Caspienne avec les secteurs potamiques des grands systèmes hydrographiques qui s'y jettent constituent la région ponto-caspienne. La zone hachurée représente l'espace en eau au sein de la région ponto-caspienne pour différentes périodes géologiques, du Miocène (en haut à gauche) au Pléistocène (en bas à droite). L'histoire tourmentée de ces milieux en a fait le berceau de nombreuses espèces d'eau douce à saumâtre. Le rond rouge marque l'emplacement de l'aire contemporaine de distribution de la quagga avant qu'elle ne devienne invasive (secteurs avals de la Bug du sud et de la Dniepr). D'après Cristescu *et al.* (2003) modifié.

D. r. bugensis possède une aire d'origine finalement très restreinte au sein de la région ponto-caspienne et située exclusivement au Nord de la Mer Noire (Figure 9). Initialement, l'espèce n'était observée que sur les secteurs avals (estuariens) de deux hydrosystèmes : les secteurs avals de la Bug du sud et de la Dniepr en Ukraine (Son, 2007), incluant la partie basse de la rivière Inguletz¹ (Orlova, 2014). L'espèce est quelque fois désignée comme estuarienne mais ce terme ne doit pas être mal compris. L'espèce *D. r. bugensis* est strictement d'eau douce dans la mesure où on ne l'observe jamais dans des eaux d'une salinité constamment supérieure à 3 g/l de sels totaux (la Mer Noire présente des salinités entre 2 et 18 g/l selon les endroits). Par contre, les zebra et quagga peuvent être observées dans des milieux estuariens aux salinités changeantes et temporairement très salées (Hofius *et al.*, 2015). Si les valeurs supérieures de salinité temporaire tolérée sont élevées, les valeurs optimales rapportées pour la quagga sont très faibles : 0,02 g/l (Mills *et al.*, 1996). Une eau peu minéralisée peut donc très bien lui convenir.

1.3. Disponibilité des informations sur zebra et quagga

La littérature sur les Dreissènes est abondante. Une synthèse publiée en 2011 fait état d'au moins 3507 articles, 206 thèses, 6 livres exclusifs, jusqu'à cette date. Le volume de publication ne cesse d'augmenter au fil du temps, et se concentre essentiellement sur les Lacs laurentiens en Amérique du Nord. Cela représente plus de 60.000 pages de documents, sans compter les travaux russes ou asiatiques qui ne sont pas en langue anglaise et auxquels nous n'avons pas accès. Pour autant, les études sur la moule quagga ne représentent au mieux que 14% de ces travaux. Il s'agit depuis 1975 d'environ 500 articles scientifiques ou équivalents.

Une synthèse sur le volume de publications dévolue aux Dreissènes a été réalisée par deux chercheurs américains spécialistes du genre (Schloesser & Schmuckal, 2012). A la date de 2011, 206 thèses, 225 chapitres répartis dans 26 livres dont 6 livres consacrés uniquement aux Dreissènes (173 chapitres) étaient recensées (Schloesser & Schmuckal, 2012). Ces travaux et les 3507 articles référencés représentent au moins 60.000 pages de textes scientifiques.

Les sujets sont relativement variés mais englobent les conséquences écologiques, la biologie et les moyens de lutte contre les moules zébrées et quagga. Cette synthèse fait état d'un taux moyen de 6 publications par an entre 1771 et 1964 (soit un total de 1180 en 194 ans, travaux exclusivement réalisés en Europe et Russie), 30 par an entre 1964 et

¹ La rivière Inguletz est un affluent de la Dniepr qui se situe entre la Bug et la Dniepr. Compte-tenu de l'échelle, elle ne peut être représentée sur la figure 9 mais elle est représentée sur la figure 18.

1993 (soit 885 en 30 ans), puis 66 par an (1502 travaux entre 1989 et 2011, soit 23 ans). Un nombre plus important de chercheurs sur ces sujets et un accroissement du nombre de revues peuvent biaiser ces valeurs mais ils indiquent au minimum l'intérêt croissant, ou constant, porté sur l'impact ou la compréhension de la biologie des Dreissènes.

74% des 206 thèses de doctorat répertoriées ont été réalisées dans des universités adjacentes aux Grands Lacs Laurentiens envahis (Figure 10, Tableau 1), 5% seulement ont été conduites en Europe. La première synthèse spécifiquement dédiée à la moule quagga en tant que nouvel envahisseur des Grands Lacs nord-américains a été publiée en 1996 (Mills *et al.*, 1996).

L'ampleur de ces travaux reflète aussi l'expansion spatiale de ces espèces, en Europe comme en Amérique du Nord. La prédominance des études nord-américaines et européennes peut aussi s'expliquer par les moyens plus importants alloués à la recherche sur ces sujets dans ces régions (Sousa *et al.*, 2012). Il est cependant probable qu'une part importante des travaux qui ne sont pas publiés en anglais et non référencés sur des bases électroniques n'a pas été prise en compte (ex-URSS, pays asiatiques).

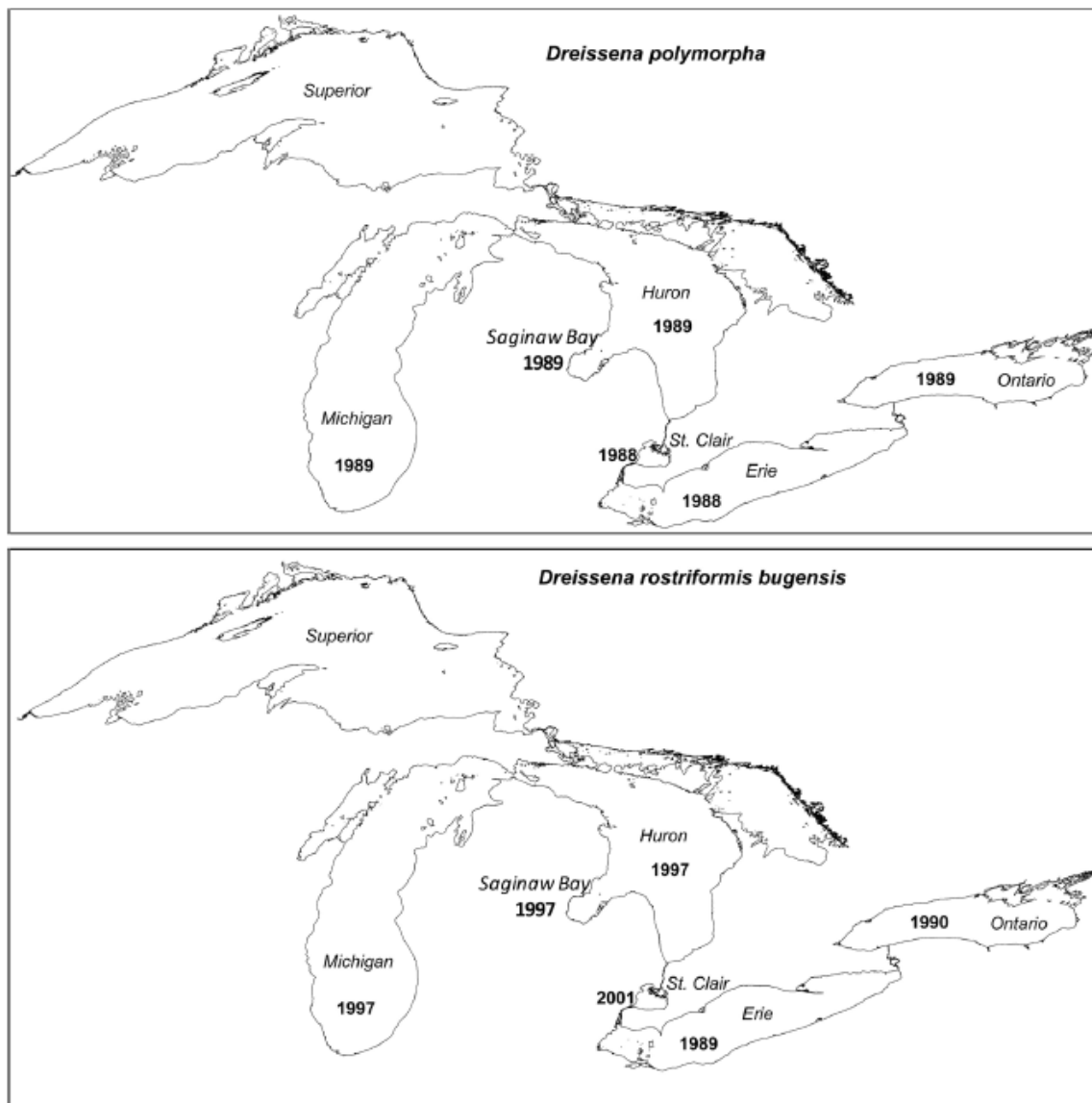


Figure 10: Les dreissènes des Grands Lacs d'Amérique du Nord ont été étudiés massivement depuis leurs premières observations à la fin des années 1980. Ces milieux marquent tous la frontière entre les Etats-Unis et le Canada et ils représentent ensemble 20 % des eaux douces de surface de la planète. Les lacs Ontario, Michigan et Huron sont des lacs profonds. Figure extraite de Karatayev *et al.* (2021) avec les dates de premières observations.

Tableau 1. Caractéristiques principales des Grands Lacs nord-américains. D'après Karatayev *et al.* (2021).

Lake	Surface, km ²	Volume, km ³	Maximum depth, m	Average depth, m	Proportion of the bottom > 30 m, %	Retention time, year
<i>Shallow lakes and basins</i>						
St. Clair	1113	3.4	6.4	3.0	0	0.025
Huron, Saginaw Bay	2770	24.5	13.7	8.9	0	0.32
Erie, western basin	3680	28.0	19	7.6	0	0.14
<i>Deep and intermediate lakes and basins:</i>						
Ontario	18,960	1631.0	244	86.0	78.4	6.21
Michigan, excluding Green Bay	53,537	4846.0	282	90.5	77.6	95.21
Huron, main basin	43,086	2842.0	229	66.0	79.1	15.22
Erie, eastern basin	6150	166.0	64	27.0	35.8	0.75

Un ouvrage récent (Nalepa & Schloesser, 2014) est une édition complètement renouvelée d'un des tous premiers livres consacrés aux Dreissènes (Nalepa & Schloesser, 1993). Il fait le point à 20 années d'intervalle sur l'état de la recherche dans le monde sur ces espèces. Hormis ces deux livres, un ouvrage publié en 1992 (Neumann & Jenner, 1992) et un autre en 2010 (Van der Velde *et al.*, 2010) sont dévolus uniquement aux travaux menés en Europe, les autres sont centrés sur l'Amérique du Nord. Peu d'articles sont consacrés aux quagga dans les ouvrages européens.

La gestion des zebra et quagga dans l'Ouest des Etats-Unis a fait l'objet d'un ouvrage spécial (Wong & Gerstenberger, 2015) seulement 7 ans après la découverte des premiers individus dans le lac Mead (Nevada-Arizona). Les articles de cet ouvrage sont peu utilisés dans la présente synthèse tant ces systèmes sont différents de systèmes tempérés.

Seulement 14% des travaux dévolus aux Dreissènes sont consacrés à la moule quagga, le reste concernant la moule zébrée. Cette relativement faible part contraste avec l'impact fort de cette espèce sur les milieux envahis (impact souvent considéré comme supérieur à celui de la moule zébrée) mais pourrait s'expliquer par son aire de répartition naturelle (bassin d'origine) très peu étendue, et son arrivée beaucoup plus récente sur les écosystèmes déjà envahis par la moule zébrée. Globalement, le nombre d'études dans une aire géographique semble être très simplement une fonction du nombre de territoires où l'espèce pose le plus de problème suite à sa prolifération (Sousa *et al.*, 2012).

Au total, ce sont depuis 1975 environ 500 articles scientifiques dont le nom de la quagga apparaît dans le titre, les mots clés ou le résumé (Figure 11). Il n'y a pas de tendance temporelle à étudier la moule quagga d'une manière plus importante que la moule

zébrée (Figure 12). Le nombre d'articles qui incluent la quagga avoisine chaque année la quarantaine. Il a doublé depuis une dizaine d'années mais reste largement inférieur à celui sur la zebra. Karatayev *et al.* (2014) ont rédigé un bilan des lacunes de connaissances des zebra et quagga.

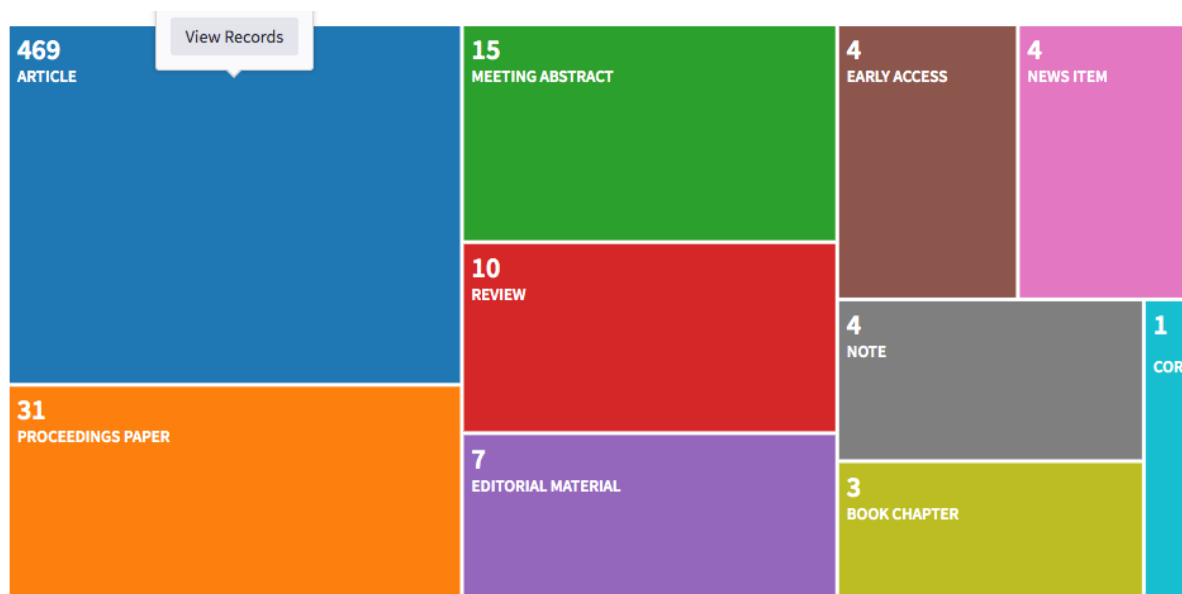


Figure 11 : Une recherche rapide sur le Web of sciences avec le terme « quagga mussel » renvoie 515 documents dont 470 articles scientifiques et 31 actes de congrès.

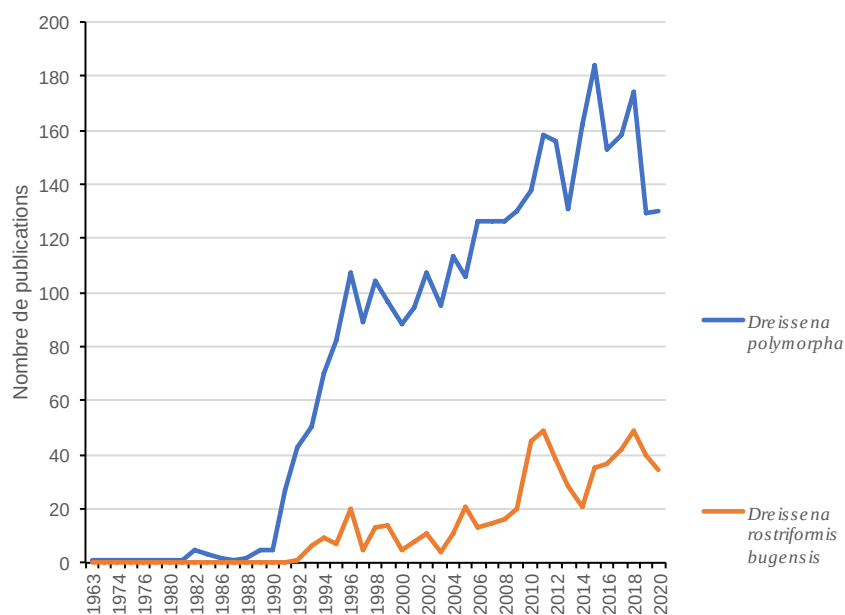


Figure12 : Evolution temporelle du nombre de documents référencés dans le Web of Science traitant des moules zebra et quagga. D'après Trunfio N. (2021), communication personnelle.

Hormis la lecture de ces travaux, des contacts directs ont été pris avec des chercheurs reconnus travaillant ou ayant travaillé sur les Dreissènes pour obtenir des informations supplémentaires par rapport aux données publiées et accessibles par tous. Certains

échanges conduisaient à des recommandations de lecture qui sont alors citées dans le texte. Les informations non écrites incluses dans le rapport sont référencées comme étant des communications personnelles.

2. Eco-biologie de l'espèce

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 branchiale. 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).

2.1. Un cycle de vie analogue à celui des moules marines

L'examen du cycle de vie commence par la reproduction (Figure 13). Chez les Dreissènes, la reproduction est exclusivement sexuée. Les quagga et zebra sont à sexes séparés avec des taux très faibles d'hermaphrodisme lorsque celui-ci est observé. Le cycle de gamétogenèse s'étale sur une année complète. Chez la zebra, le développement gonadique a généralement lieu en hiver, la phase de maturation des gamètes en fin de période hivernale et au début du printemps, la ponte en fin de printemps - début d'été (Delmott & Edds, 2014). L'automne est une phase de repos. La maturation des gamètes males et femelles est relativement synchrone, ce qui permet une fécondation totalement externe (McMahon & 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 fécondité par femelle très forte de l'ordre de 30.000 œufs/ind. 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, Figure 13) et jusqu'à 3 semaines (Garton & Haag, 1993). Elle se transforme ensuite en larve D 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 & von Elert, 2003).

Fécondation externe, larve planctonique et attachement par un byssus sont des caractères primitifs hérités de leur ancêtre commun avec des lignées marines.

La sélection opérée par l'étape de fixation pourrait être très différente pour les moules zébrée et quagga. La présence d'espèces épibenthiques comme le crustacé *Chelicorophium* par exemple, induit des dépôts sur les substrats qui peuvent empêcher des larves véligères de s'y fixer, ce qui engendrerait un défaut de recrutement chez moules zébrées (Bachmann *et al.*, 2001). La quagga pourrait s'en accommoder dans la mesure où elle présente une aptitude à se fixer sur des substrats fins que n'a pas la zebra (Dermott & Munawar, 1993). La palette d'ambiances tolérées par la quagga est aussi plus large. Les zebra, larves et adultes, sont connues pour préférer les habitats sans une grande luminosité (Kobak, 2001) alors que la quagga a déjà été observée se fixant sur des substrats dont l'exposition à la lumière ne conviendrait pas à la zebra (D'Hont *et al.*, 2018). Les observations fréquentes de grappes de quagga dans des eaux limpides et peu profondes et les observations à plus de 250 m de profondeur en lac confortent que la quagga supporte une large gamme d'exposition à la lumière.

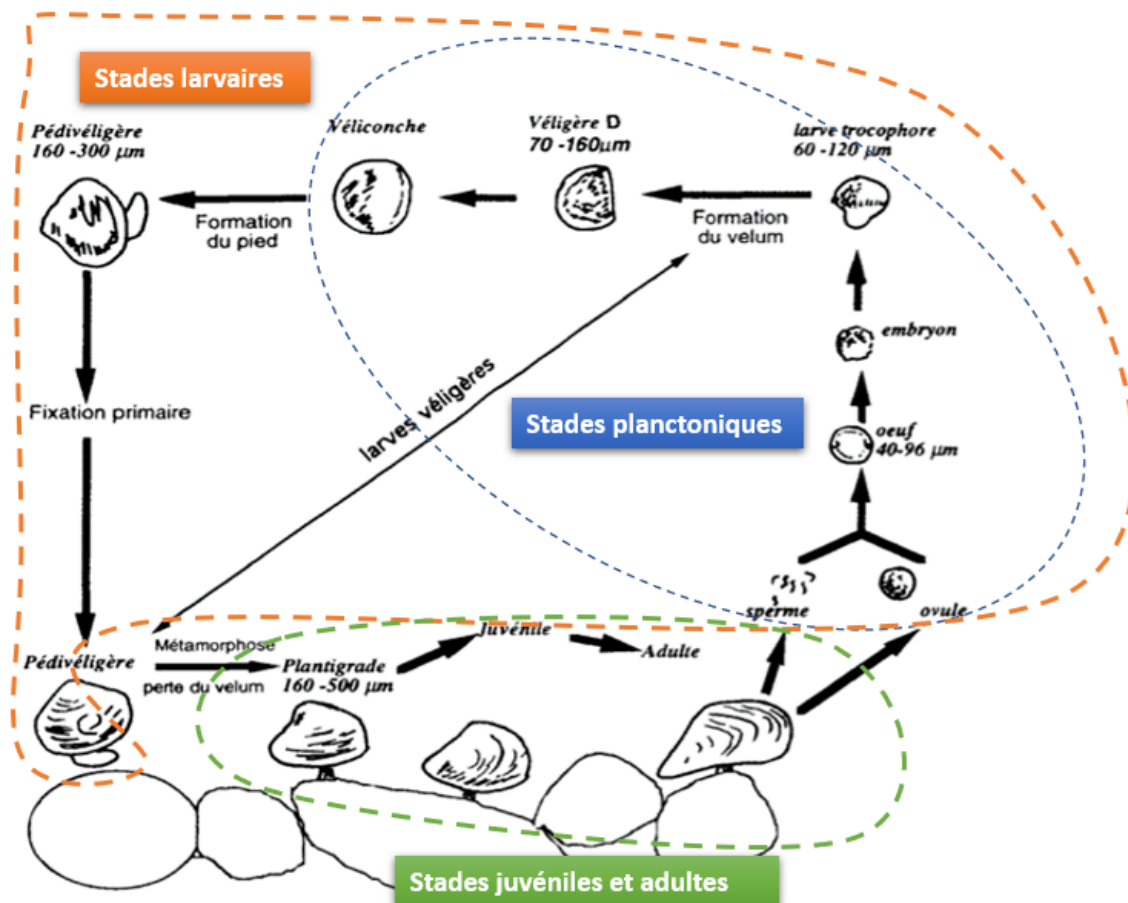


Figure 13: Le cycle de *D. r. bugensis* est considéré comme étant sensiblement le même que celui de *D. polymorpha*, et **il n'a pas fait à ce jour l'objet d'études spécifiques**. La description du cycle de *Dreissena polymorpha* la plus pertinente a été publiée par Ackerman *et al.* (1984). La fécondation a lieu dans l'eau après émission (synchrone) des gamètes par les deux sexes. Le développement de l'œuf conduit à une larve trochophore planctonique dont le velum se développe pour aller vers le stade véligère. Celui-ci

grandit et se nourrit dans le plancton (particules de 1 à 6 µm de diamètre), tout en dérivant, pendant une période allant jusqu'à 8 à 10 jours. Ensuite la larve se métamorphose pour atteindre un stade plantigrade fixé à un support. Les juvéniles ressemblent totalement aux adultes à ceci près qu'ils sont immatures. D'après Khalanski (1997) modifié sur la base du cycle décrit par Ackerman (1994).

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 & 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 & Mackie, 1998). Roe & 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.*, 2012).

A titre de comparaison, pour la zebra, dans l'épilimnion des Grands Lacs nord-américains les températures planchers communément admises sont de 12 °C (Sprung, 1987 ; Claxton & Mackie, 1998). Dans le Lac Erie, les larves de zebra sont observées dans le plancton entre mi-juin et mi-octobre, quand l'eau du lac atteint un minimum de 18 °C et même 22-23 °C par endroit (Garton & Haag, 1993). En terme de valeurs supérieures, la moule zébrée peut tolérer une température de 30 °C pendant plusieurs jours alors que la quagga ne survivrait pas à plus de 25 °C (Spidle *et al.*, 1995a).

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 & 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 (Figure 14). Depuis 2016, les larves de quagga, non distinguables à l'œil nu, s'ajoutent à celles de zebra de telle sorte que les véligères sont observées toute l'année.

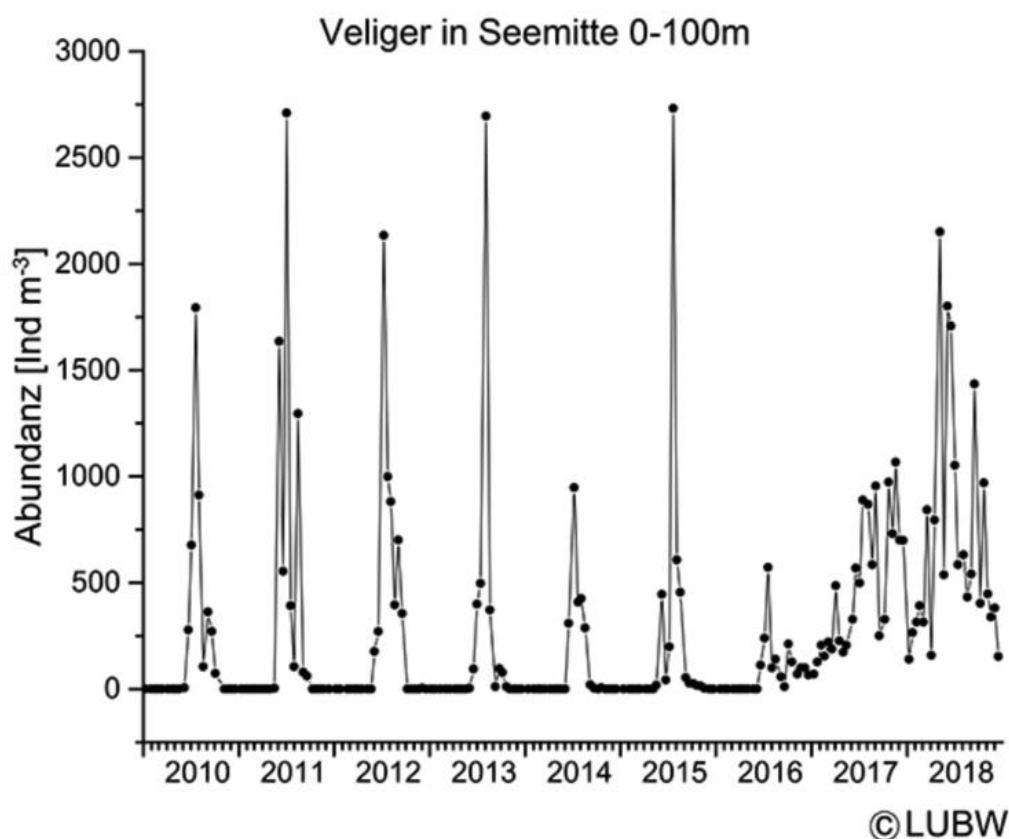


Figure 14: Abondances de véligrès dans les eaux du lac Lemman entre 2010 et 2018 ; les deux espèces ne sont pas discernables. Les mesures ont été effectuées entre 0 et 100 m de profondeur. Source : <http://www.neozoen-bodensee.de/aktuelles> consulté le 10 juillet 2021, données et droits d'auteurs : LUBW)

Une fois fixés, les quagga grandissent plus vite que les zebra (Figure 15). 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. Ce patron est commun mais pas universel : Wong *et al.* (2011) observent une faible croissance hivernale dans le cas très particulier du Lac Mead (Nevada-Arizona). 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). La croissance la plus forte des quagga pouvaient être observée pour les niveaux de salinité les plus faibles (dans une gamme de 0,1 à 0,9 g/l avec une moyenne autour de 0,3 g/l, ce qui représente dans l'absolu des valeurs très faibles – note de l'auteur).

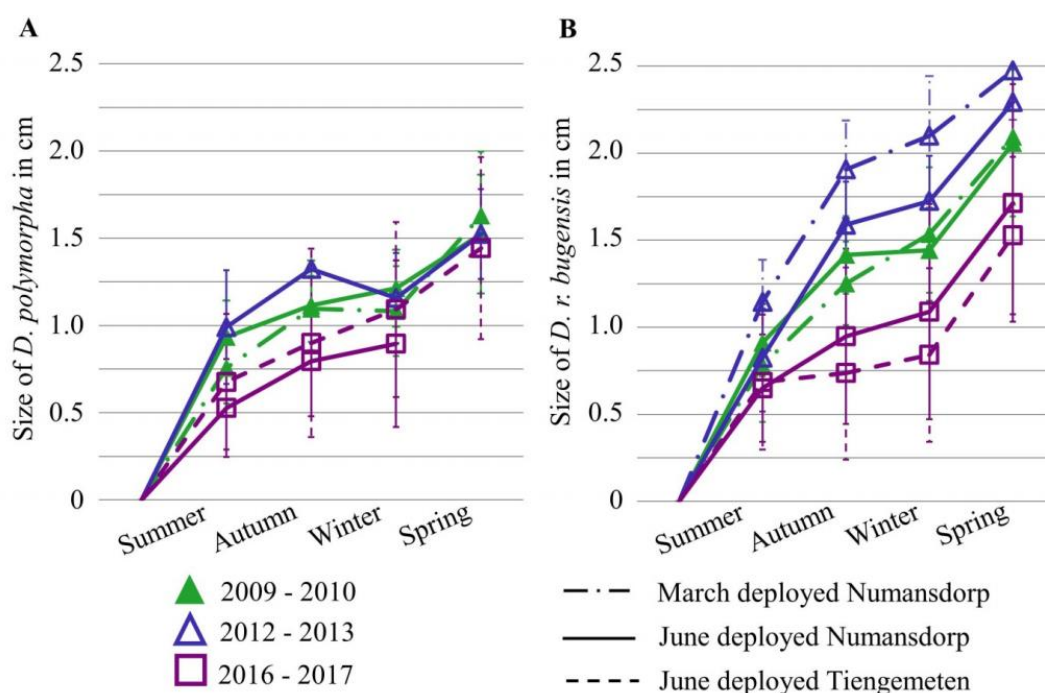


Figure 15: Une des rares études comparatives de la croissance des zebra et quagga en conditions équivalentes (des supports artificiels immergés dans un bras de l'estuaire Rhin-Meuse aux Pays-Bas, du nom d'Haringvliet). Croissance (A) de *Dreissena polymorpha* et (B) de *D. r. bugensis* à partir d'individus implantés en fin d'hiver ou fin de printemps 2009, 2012 et 2016 à une ou deux localités (Numansdorp et Tiengemetten). Les tailles ont été mesurées en Septembre (fin d'été), Décembre (automne), Mars (hiver) et Juin (printemps). D'après D'Hont *et al.* (2018).

2.2. Une capacité à s'accrocher

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.

Les moules produisent un byssus, y compris en conditions physiologiques précaires (Clarke, 1999) ou en présence de certains toxiques (Rajagopal *et al.*, 2002). Le byssus permet la fixation de l'individu à un support mais il ne l'empêche pas de se déplacer (Figure 16). L'animal peut si besoin le régénérer rapidement par la production de nouveaux filaments à parti de la glande byssale. On parle quelques fois à tort de nage quand l'animal adulte est détaché, et cela peut être lié à la relative flottaison de certains individus. En fait de nage, la moule peut « ramper » sur son pied et/ou repousser un substrat avec le pied (ou au contraire s'y ancrer) pour bouger. En laboratoire, 20 à 30 cm peuvent être parcourus par reptation en une vingtaine d'heures (Peyer *et al.*, 2011) mais cela dépend beaucoup des conditions. Des distances plus grandes ont déjà été observées chez la zebra dont les mouvements ont beaucoup plus été étudiés (Kobak, 2014). Un suivi photographique a permis à D'Hont *et al.* (2021b) d'évaluer en laboratoire que les mouvements pendant 24 h durent un total de 65 mn en moyenne, avec une vitesse de 28 cm/h et une distance moyenne parcourue de 29cm. Les vitesses maximales de la quagga (90 cm/h) sont bien plus grandes que les valeurs maximales chez la zebra (60 cm/h). A situations contrôlées comparables, il est observé un effectif de quagga en mobilité 10% plus important que chez les zebra (D'Hont *et al.*, 2021b).

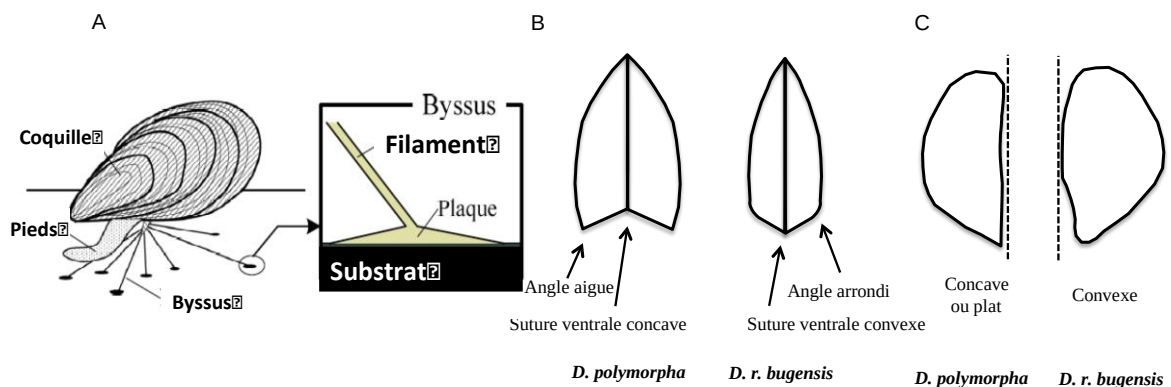


Figure 16: Localisation du byssus sur un moule zébrée (A, modifié de Aoki *et al.*, 2008) et profil d'une plaque adhésive au bout d'un filament de byssus. La forme de la coquille au niveau de la face ventrale est théoriquement très différente entre les moules zébrées et quagga (B et C). D'une manière caricaturale, on peut considérer que les moules zébrées ont une face ventrale plate ou concave avec des bords relativement anguleux, alors que celle des moules quagga sont convexes avec des bords arrondis (B, redessinée de Mackie & Schloesser, 1996 – p. 247). La fonction de résistance à l'écoulement du byssus de la moule zébrée est confortée par cette forme concave des valves qui épousent le substrat en évitant qu'un flux d'eau ne passe au-dessous (Peyer *et al.*, 2011).

La fixation permet aux moules d'économiser de l'énergie pour lutter contre le courant et d'optimiser leur ouverture de valves dans les écoulements turbulents. La fixation est une adaptation qui leur permet également de se développer sur une plus grande diversité d'habitats que les autres bivalves, généralement restreints aux sédiments meubles. Les protéines en jeu dans la fixation de la quagga, très polymorphes, sont pour une part partagées avec la zebra mais certaines lui sont spécifiques (Rzepecki & Waite, 1993; Rees *et al.*, 2016, 2019).

Le comportement des zebra (fixation, déplacement, ouverture de valves) a été étudié dans le détail par un chercheur polonais dont une synthèse de travaux a été publiée en 2014 (Kobak, 2014). La fixation par le byssus est solide mais très grossièrement 10 fois

moins qu'une moule marine selon Kobak (2014) qui observe cependant des forces d'arrachement relativement faibles. Selon cet auteur, la force d'arrachement nécessaire au décrochage d'une zebra avoisine généralement 1 à 2 N, mais des valeurs allant jusqu'à 9 N ont souvent déjà été observées (voir par exemple D'Hont *et al.*, 2021, et figure 18). Le nombre de filaments de byssus d'une zebra âgée serait de 30 à 60. Le byssus n'exclue pas que l'individu puisse se détacher, sous l'influence de différents stimuli, pour se rattacher ailleurs. La lumière, l'hypoxie et des odeurs de congénères blessés engendrent par exemple un détachement dans des conditions contrôlées (Figure 17) tandis que la température, le mouvement de l'eau, des odeurs de prédateurs ou la bonne santé de congénères stimulent une adhésion plus forte (par augmentation du nombre de filaments de byssus). Le détachement est 40% plus important chez un individu isolé que chez un individu au sein d'une colonie chez la zebra. Il serait intéressant de réaliser ce type d'expériences chez la quagga, ce qui n'a jamais été fait.

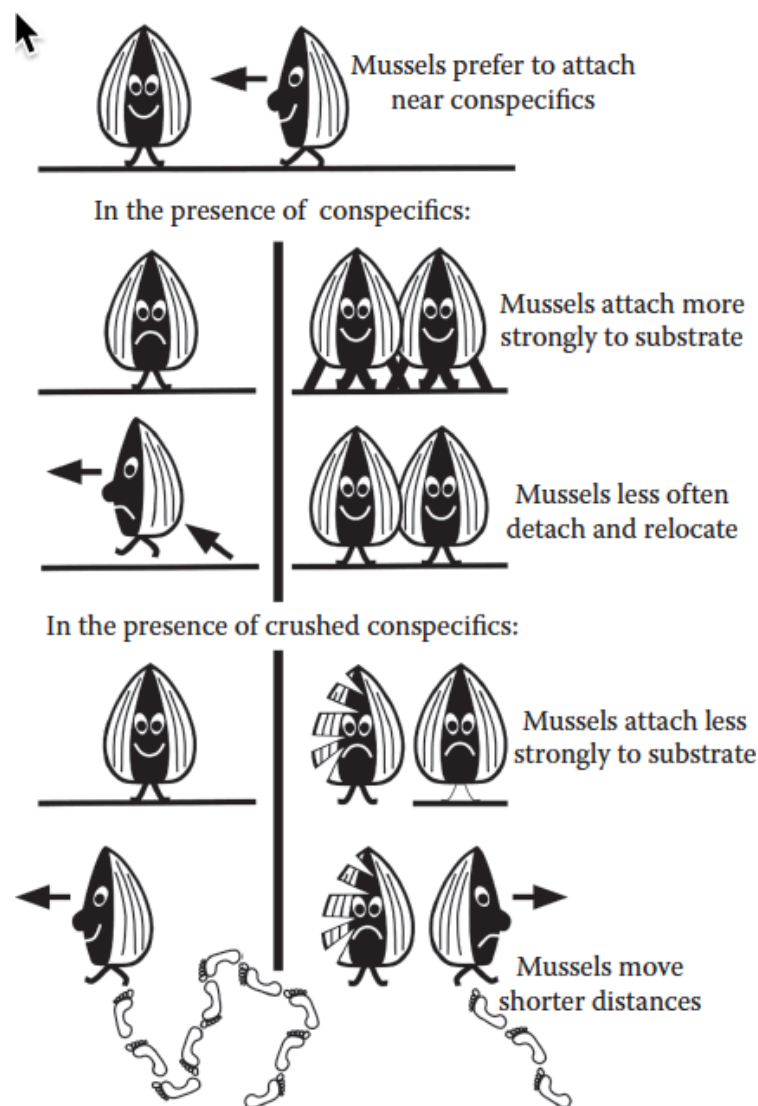


Figure 17: Réponse en laboratoire d'un individu zebra à la présence d'autres zebra. D'après Kobak (2014). Ces résultats permettent de comprendre les facteurs qui stimulent un détachement des adultes ou au contraire un renforcement du byssus. Les mêmes expériences n'ont jamais été faites chez la quagga.

Les quagga âgées auraient des filaments de byssus plus gros et plus nombreux que la zebra (D'Hont *et al.*, 2021a). La comparaison des forces d'attachement est compliquée par le fait qu'elles dépendent de la taille des individus considérés, de multiples facteurs locaux et du fait qu'à âge égal, les quagga sont plus grandes (D'Hont *et al.*, 2021a, Figure 18). La variabilité interannuelle est bien plus forte chez la quagga que chez la zebra (Figure 15). La variabilité interindividuelle est également très forte. A âge égal et pour les individus les plus vieux, la quagga tend à être attachée plus fortement au substrat que la zebra. Si l'on considère des individus de taille comparable, la zebra apparaît généralement comme plus fortement fixée. La résistance à l'arrachement a été observée comme plus forte à taille équivalente chez la zebra que chez la quagga en conditions de laboratoire au bout de 2 mois (Peyer *et al.*, 2009) ou de 7 jours (D'Hont *et al.*, 2021a). Les valeurs moyennes obtenues à 7 jours et 2 mois étaient très comparables, ce qui suggère que la consolidation du byssus après une semaine n'est pas importante, mais Balogh *et al.* (2019) montre que si elle est faible, elle n'est pas nulle.

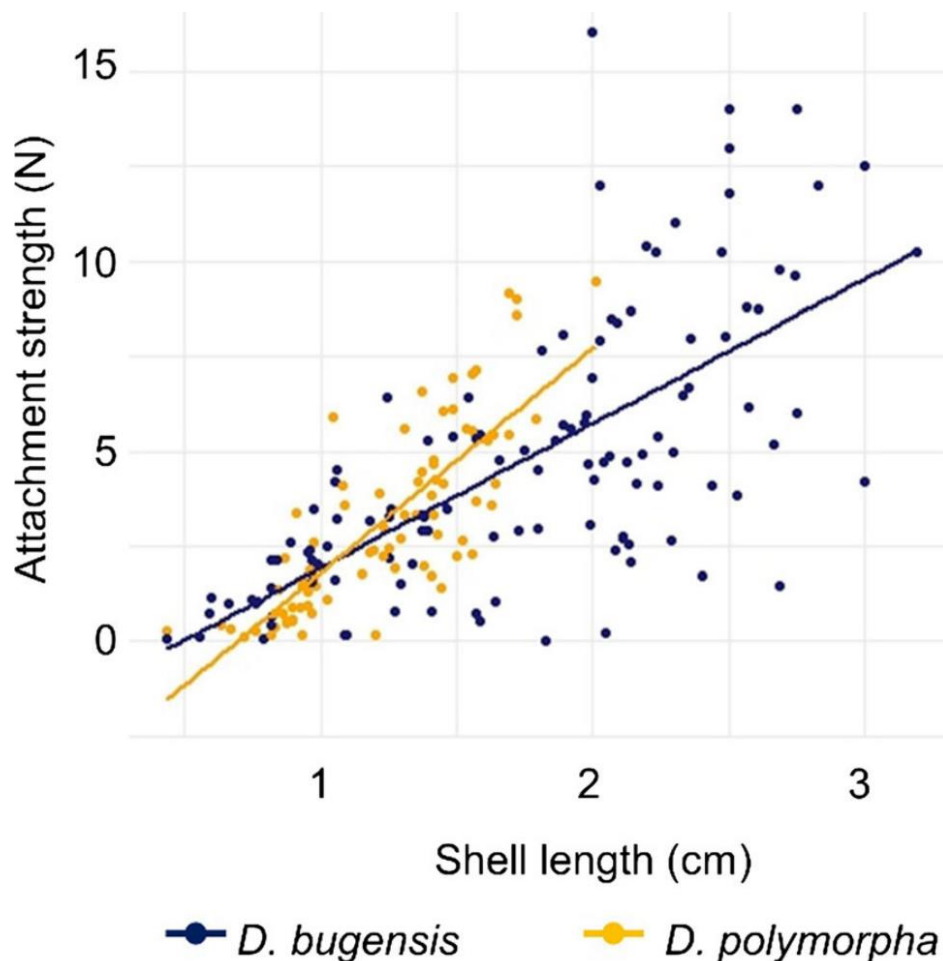


Figure 18: Résultats de forces d'arrachement mesurées avec un dynamomètre pour les deux espèces. Chaque point représente la mesure d'un individu. D'après D'Hont *et al.* (2021a).

La forme spécifique des moules zébrées est supposée lui procurer un avantage par rapport à la quagga dans les milieux turbulents. La forme ventrale plate ou convexe de la zebra lui permet de coller au plus près du substrat et de moins dépenser d'énergie pour rester en place (Figure 16). Cet avantage potentiel se surajoute à la capacité de la moule

zébrée à faire un byssus plus rapidement et plus solide quand il y a un écoulement de l'eau (Peyer *et al.*, 2009).

La caractéristique des moules à être fixées définit *a priori* la nature des habitats colonisés mais une différence forte apparaît entre les moules zébrée et quagga. La moule zébrée requiert clairement un substrat dur pour son attachement, support qui peut être minéral, végétal (bois, tiges de macrophytes) ou artificiel. La moule quagga, au contraire de la zébrée, colonise ces substrats durs mais également des substrats meubles (Berkman *et al.*, 1998 ; Bially & MacIsaac, 2010) que l'on trouve dans les milieux aux faibles vitesses de courant. La quagga peut aller jusqu'à agréger des particules fines entre elles, formant ainsi une sorte de grés artificiel qui sert d'ancrage à des individus. Ces individus ainsi ancrés pourront ensuite supporter d'autres individus qui vont s'y fixer en grappes. Les coquilles mortes peuvent aussi servir de points d'ancrage une fois déposées par des forces gravitaires ou des mouvements hydrodynamiques dans des zones d'accumulation (Bially & MacIsaac, 2010). Une observation de ce phénomène avec la zebra a été faite sur des fonds sableux le long de la côte Sud de la Baltique (Fenske *et al.*, 2014).

2.3. Des traits qui favorisent sa dispersion, naturelle ou artificielle.

Les Dreissènes sont transportés sur des grandes distances (plusieurs dizaines de km) *via* leur stade planctonique (larve véligère) qui dérive au fil de l'eau. Ce stade a préférentiellement été celui transporté dans les eaux de ballast pour des transferts inter-continents. Les moules peuvent aussi voyager fixées par leur byssus sur un vecteur naturel ou anthropique: brin de macrophytes, élément en dérive, coque de navires ou rondin de bois transportés par voie d'eau (vecteur de dispersion probable au XIXème siècle en Europe pour *D. polymorpha*). Les adultes sont capables de se détacher de leur support sous l'effet de différents stimuli. On constate qu'un support vierge peut être assez rapidement colonisé par des individus âgés qui étaient à proximité.

Il existe différents modes de dispersion naturels et artificiels des Dreissènes.

(1) Les dreissènes se dispersent naturellement et massivement sur de grandes distances sous leur forme planctonique (stade véligère) qui dérive au fil de l'eau. Rappelons que chez les Dreissènes, la reproduction a lieu dans l'eau à partir des gamètes émis *via* les siphons exhalants des individus reproducteurs (Figure 13). Les larves présentent des concentrations qui peuvent atteindre 250 individus par litre d'eau et la dérive est quelques fois d'une centaine de kilomètres (Testard, 1991 ; Stoeckel *et al.*, 1997 ; Orlova *et al.*, 2004, voir aussi la thèse de Ovanessian-Akopian (1999) sur la zebra le long d'un continuum de 700 km dans le bassin de la Seine). Il est remarquable qu'avec ce système, en milieu d'eau courante, les jeunes individus ne sont jamais proches de leurs reproducteurs mais généralement à l'aval de ceux-ci, et que les différentes générations échantillonnées sur un site donné n'ont par conséquent pas forcément de liens de parenté. Ces patrons de dispersion liés au cycle de vie conduisent également quelques fois à des différences nettes entre la signature génétique des adultes et celle des véligères de la colonne d'eau (Marshall & Stepien, 2021).

Les larves véligères en suspension dans l'eau de ballasts peuvent voyager massivement sur de longues distances et traverser des océans. C'est très probablement sous cette forme que les Grands Lacs nord-américains ont été envahis (absence de goulot

d'étranglement sur un plan génétique et absence de nombreux parasites des stades adultes).

(2) Des coquilles de dreissènes vivantes sont souvent observées fixées le long d'éléments mobiles, comme des brins de macrophytes (voir le paragraphe 3.5. à ce sujet), qui peuvent dériver au gré des mouvements de masses d'eau en période de sénescence (Horvath & Lamberti, 1977, sur la zebra). Une grande diversité d'animaux aquatiques sur lesquels on a pu observer des coquilles fixées a déjà été rapportée, d'autres bivalves mais aussi des larves d'odonates ou des écrevisses. S'agissant d'arthropodes, lors de la mue de ces animaux-soutiens, l'exuvie est laissée avec les dreissènes qu'elle (sup)porte.

Des individus coquillés peuvent par conséquent voyager fixés par leur byssus sur un support mobile ; qu'il s'agisse d'un vecteur naturel ou artificiel. Au XIX^{ème} siècle, les coques de bateaux et le transport de rondins de bois sous la forme de radeaux dérivants ont permis la dispersion de l'espèce en Europe. La disparition du transport des grumes de bois par flottaison et le développement de peintures anti-salissures efficaces ont réduit les risques de dispersion par ces vecteurs. La dispersion à l'intérieur de l'Europe et en particulier aux lacs alpins et subalpins est souvent attribuée à la navigation de plaisance (Ram & Palazzolo, 2008). Ainsi, sur le Rhin comme sur le Danube, la progression de la quagga vers l'amont du réseau hydrographique a été estimée à 500-600 km/an, progression essentiellement attribuée à la navigation (bij de Vaate *et al.*, 2014). Selon une synthèse de Matthews *et al.* (2014), quel que soit le milieu une moyenne de 120 km par an de progression vers l'amont de la quagga est observée.

(3) Les dreissènes ont évolué en perdant une grande partie de la fonction de déplacement du pied, mais pas la totalité, au profit du développement de la capacité à faire un byssus (Figure 16 et chapitre 2.2.). La présence d'un byssus ne doit pas laisser penser que les stades fixés sont immobiles sur leur support. L'animal peut « volontairement » se détacher, générer de nouveaux filaments de byssus et ainsi se déplacer de proche en proche. Il peut aussi complètement se détacher et ramper pour changer de support, ce qui est assez courant. La reptation n'est cependant possible que sur de courtes distances (20 à 30 cm en une vingtaine d'heures, Peyer *et al.*, 2001 ; D'Hont *et al.*, 2021b; jusqu'à 48 cm/h, Kobak, 2014), et pas à contre-courant. Les individus détachés ont souvent une certaine flottaison et sont observés en laboratoire à la surface de l'eau (D'Hont *et al.*, 2021a, Observations personnelles).

(4) Un transport par voie aérienne ou terrestre est possible : *D. polymorpha* peut survivre plusieurs jours hors de l'eau, y compris à des températures élevées (McMahon & Payne, 1992). Les deux dreissènes supportent expérimentalement une exondation de 3 à 5 jours dans une atmosphère froide et humide (Ricciardi *et al.*, 1995). Collas *et al.* (2016) ont examiné la survie et le détachement de quagga sur des coques de bateaux par un jeu de simulations expérimentales à l'aide de substrats artificiels. Ils observent un taux moyen de 14 % des individus exondés 24 ou 48 h qui se détachent vivants après remise à l'eau. 80 % des individus de zebra et quagga étaient vivants après 48 h passées hors de l'eau. Dans des expériences complémentaires tenant compte de facteur comme l'assèchement dû au vent, Collas *et al.* (2021) obtiennent des valeurs de survie de la quagga qui leur permettent d'extrapoler que la quagga peut survivre à une exposition à l'air avec un vent de 50 km/h pendant 18 h attachée à une coque de bateau. 50% des

quagga accrochées peuvent ainsi survivre à un transfert potentiel hors d'eau de 300 km et 1% à un transfert de 900 km.

(5) Il existe également des cas plus anecdotiques mais bien réels de dispersion par transferts involontaires de mollusques. Les aquariophiles importent des boules d'algues filamenteuses (*Aegagropila linnaei*, appelée entre autres « *Marimo* », balle d'algues en Japonais ou balle de mousse japonaise) qui sont vendues comme consommateurs de nitrates. Une inspection à Miami de produits importés de Singapour et à destination des Etats-Unis a permis de révéler la présence de jeunes quagga dans des balles d'algues, ce qui a conduit au refoulement de cette marchandise (Benson, 2014). Les dreissènes ont aussi été quelques fois vendues sur internet en tant que filtreurs du milieu où ils pourraient être installés, généralement pour des bassins de particuliers.

2.4. Bilan des traits intrinsèques qui favorisent l'invasion

Des combinaisons de traits sont avantageuses pour une espèce soit pour contribuer à sa dispersion au-delà de son aire native, soit pour favoriser sa capacité à proliférer. Chez la quagga, ces traits sont typiquement ceux d'une espèce à stratégie biodémographique de type r, c'est-à-dire avec une forte fécondité et une croissance rapide (maturité sexuelle précoce), des capacités de dispersion sur de larges échelles.

La diversité génétique de la quagga est relativement faible par comparaison avec des espèces proches, mais cette faible diversité est contre-balancée par une grande plasticité phénotypique.

Les capacités de dispersion viennent d'une forme de commensalisme avec des activités humaines (bateaux) sans lesquelles une grande part de l'invasion n'aurait pas eu lieu.

Les caractéristiques intrinsèques d'une espèce sont aujourd'hui plus communément appelées des traits bio/écologiques. La liste des traits évoqués pour expliquer l'invasion de la quagga est particulièrement longue : euryécie (large tolérance à l'habitat), eurytopie (large tolérance physiologique), grande plasticité phénotypique, temps entre deux générations court, croissance rapide, fécondité élevée, association avec une activité humaine, grande capacité de dispersion. Une précision sur cette liste est que les auteurs s'accordent généralement sur son contenu alors qu'elle manque manifestement de rigueur scientifique. « Grande », « forte », « large », « rapide » sont des termes vagues qui peuvent recouvrir des valeurs différentes pour les différents locuteurs qui les utilisent.

Quoiqu'il en soit, la moule quagga fait partie des rares espèces à réunir toutes ces qualités. Une espèce invasive est un profil exceptionnel du point de vue biologique, comme le sont les espèces communes de ce que l'on dénomme aujourd'hui la nature ordinaire. Ces espèces que l'on observe en de multiples endroits nous paraissent banales et pour certains de peu d'intérêt alors que ce sont précisément des formes de vie qui ont des qualités exceptionnelles pour pouvoir composer avec des environnements si différents.

La quagga est généralement classée parmi les espèces de type « r », un vocable qui fait référence à un modèle de dynamique de population rapide où après un petit nombre de générations les densités se sont multipliées de manière importante.

Tableau 2. Traits d'histoire de vie comparés entre genres de bivalves d'eau douce (adapté de McMahon & Bogan, 2001).

Traits d'histoire de vie	<i>Dreissena</i>	<i>Corbicula</i>	Unionidae	Sphaeriidae
Durée de vie (années)	3 - 9	1 - 4	<6 - >100	< 1 - > 5
Age de maturité (années)	0.5 - 2	0.25 - 0.75	6 - 12	< 1
Mode de reproduction	Gonochorique	Hermaphrodite ou à sexes séparés	Gonochorique	Hermaphrodite
Taux de croissance	Fort tout au long de la vie	Fort tout au long de la vie	Fort avant la maturité, faible ensuite	Faible
Fécondité (jeunes par adulte par saison de reproduction)	30.000 - 1.000.000	35.000	?	2 - 136
Taille des juvéniles (à la libération hors <i>Dreissena</i>)	40 µm	250 µm	50 - 450 µm	60 - 4150 µm
Nombre de saisons de reproduction par an	1, d'une durée de 2 à 8 mois, avec éventuellement deux pics (printemps et automne)	2 (printemps et automne)	1	1 à 3

Keller *et al.* (2007) a montré chez les mollusques que la fécondité est un facteur clé pour expliquer leur succès dans les Grands Lacs nord-américains (milieux où ce groupe est très diversifié). Les bivalves invasifs observés en France confortent ce résultat (Tableau 2).

En théorie une grande diversité génétique est un avantage pour une espèce car elle présente alors potentiellement une grande variété d'adaptations potentielles. Les dreissènes ne sont pas dans cette situation. La comparaison de la diversité génétique dans la zone d'indigénat de moules quagga et zebra, *versus* d'autres espèces de bivalves phylogénétiquement proche des genres *Dreissena* et *Congeria*, ont montré que les zebra et quagga ont une relativement faible variabilité génétique qui pourrait être le fait, sur des échelles de temps géologiques, à des phénomènes de goulots d'étranglement (réduction d'effectifs avec perte de la variabilité) qui auraient eu lieu pendant les périodes glaciaires du pléistocènes (Stepien *et al.*, 2001, 2002, 2014).

Il faut se garder d'établir une correspondance étroite entre diversité génétique et potentiel envahisseur (Roman & Darling, 2007). Une des raisons qui plaident pour éviter cet amalgame réside dans la possibilité de conserver au fil des générations une combinaison d'allèles qui s'avère performante face aux contraintes du milieu. Une reproduction sexuée, par la recombinaison des allèles, remet en jeu les combinaisons qui fonctionnent le mieux à chaque événement de reproduction. Si le milieu ne change

pas, la stratégie de conserver un génotype adapté ou généraliste est très performante sur un plan démographique.

Par ailleurs, la plasticité des dreissènes est importante (Orlova, 2014 ; Stepien *et al.*, 2014) malgré une faible variabilité génétique. La forme et la coloration des coquilles varient par exemple beaucoup sous l'influence de l'environnement des animaux pendant leur développement (Claxton *et al.*, 1998 ; Peyer *et al.*, 2010).

Pour Ricciardi & Rasmussen (1998), un facteur clé en terme de traits pour expliquer une invasion est le commensalisme à une activité humaine. Cela recouvre l'idée que la dispersion est sans doute l'étape qui conditionne une grande partie du devenir d'une espèce sur un nouveau milieu. C'est dans tous les cas une condition *sine qua non* pour qu'une invasion débute. La quagga présente de ce point de vue des avantages certains comme un lien à la navigation, une capacité à s'accrocher à des éléments mobiles.

3. Une invasive reconnue

3.1. Patrons de dispersions et aire de répartition actuelle

L'histoire de la progression des mollusques exotiques au sein de réseaux hydrographiques est bien documentée. Cela tient à une petite population de malacologues amateurs mais également au fait que les bivalves laissent à leur mort des coquilles dans le milieu et que ces coquilles se retrouvent en de multiples occasions hors de l'eau, à la vue de l'homme.

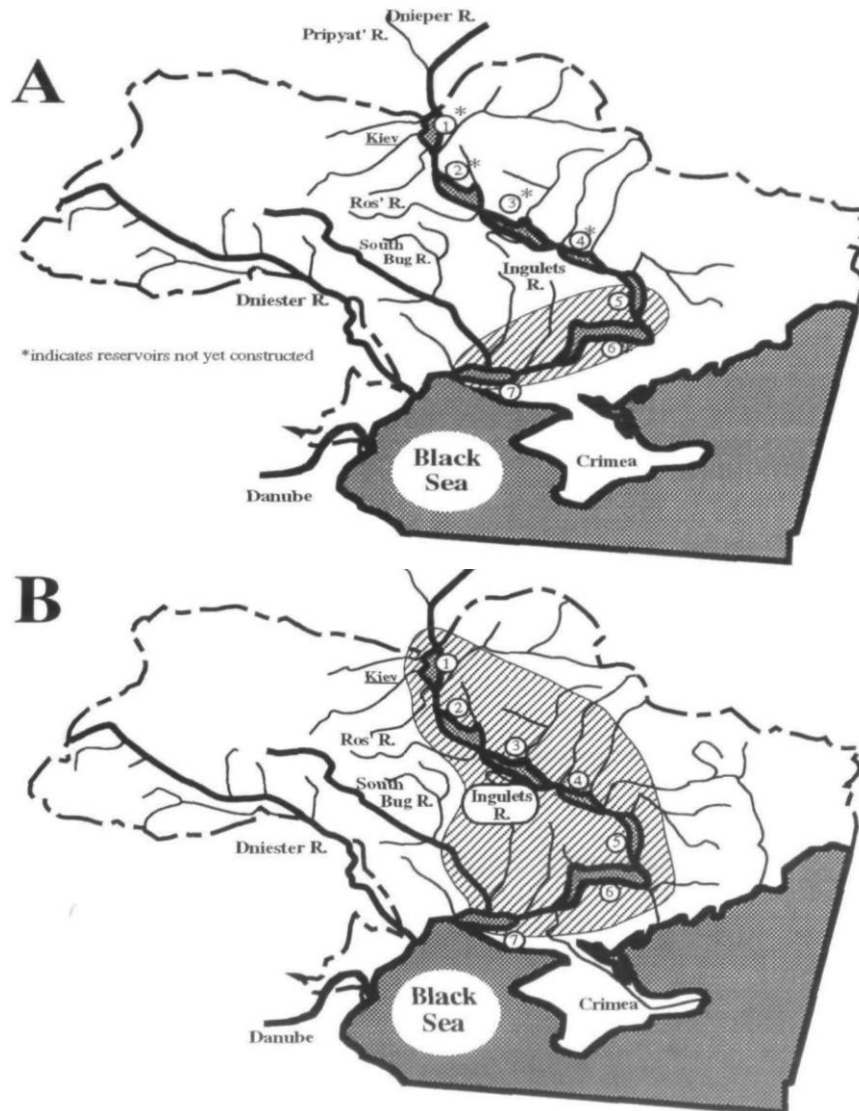
D. r. bugensis est sortie tardivement de sa petite aire native ponto-caspienne, d'abord vers le Nord dans les années 1940 et ensuite vers l'Ouest de l'Europe à partir de 2004 (2011 est la première observation en France). C'est assez tardif comparativement à *D. polymorpha*, originaire d'une vaste étendue au sein du bassin ponto-caspien, et qui a entamé son essor spatial dès le 18^{ème} siècle à la faveur de transports pan-européens de bois et de marchandises. C'est aussi paradoxalement une invasion européenne plus tardive que celle du continent nord-américain, dans la région des Grands Lacs (fin des années 1980, première identification formelle en 1991).

Comme la moule zébrée, la moule quagga s'est répandue dans l'ouest de l'Europe et en Amérique du Nord mais avec un calendrier très différent (Karatayev *et al.*, 2007).

Sur le continent nord-américain *D. r. bugensis* est arrivé en même temps que *D. polymorpha* entre le milieu et la fin des années 1980, a priori dans le Lac Érié, mais la première observation de zebra date de 1988 dans le Lac Saint Clair (Benson, 2014). Il est à noter que l'espèce quagga n'a pas été identifiée avant 1991 (Spidle *et al.*, 1994) et que par le passé beaucoup d'études nord-américaines ont pu considérer les dreissènes dans leur globalité, sans distinction de l'espèce. Trois ans après la première observation, elle a massivement colonisé les Grands Lacs nord-américains et entamé une colonisation le long du bassin du Mississippi.

Un paradoxe pour une espèce qui s'est propagée aussi vite une fois introduite sur le continent nord-américain est qu'en Europe, la moule quagga n'est pas sortie hors de son aire native avant le milieu du 20^{ème} siècle malgré l'intensité du trafic par voie d'eau (Son, 2007 ; Zhulidov *et al.*, 2004, 2005). C'est seulement dans les années 1940 que l'espèce gagne vers l'amont les hydrosystèmes Dniepr et Dniestr, en particulier à la faveur de

grands réservoirs construits au fil de l'eau en Ukraine (Figure 19). Dans les années 1980, elle est observée pour la première fois plus à l'Est dans la Don (Russie) qui se jette dans la Mer d'Azov. La quagga colonise ensuite encore plus à l'Est, au cours des années 1990, les réservoirs qui jalonnent la Volga jusqu'à atteindre Moscou en 2003 (le canal Volga-Don relie le bassin caspien où se jette la Volga et la Mer d'Azov, connectée à la Mer Noire).



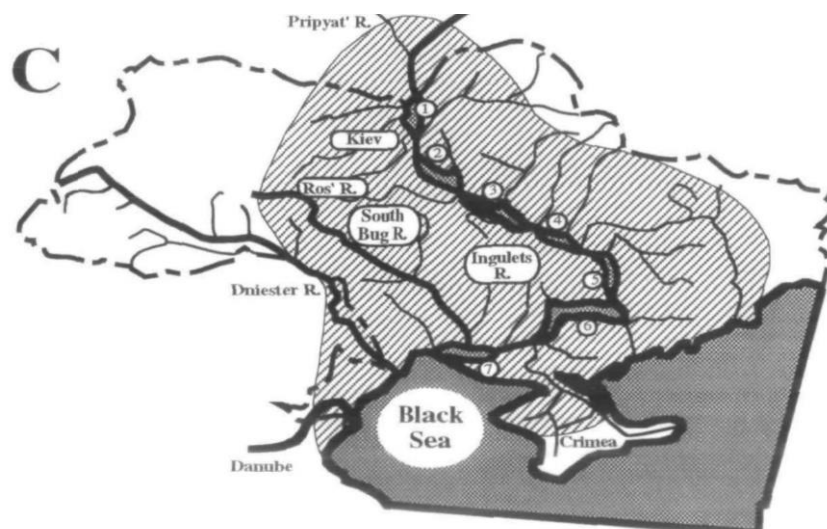


Figure 19: Expansion de *Dreissena r. bugensis* (zone hachurée) dans le bassin versant de la Dniepr entre 1950 et 1992. Les trois cartes représentent les périodes A: 1950-53, B: 1970-73, C: 1990-92. Les nombres sont localisés au niveau de grands réservoirs: 1=Kiev, 2=Kanev, 3=Krementchoug, 4=Dneprodzerzhinsk, 5=Zaporozh'ye, 6=Kakhovka et 7=Dniepr-Bug Liman. La zone hachurée sur la carte A correspond grossièrement à l'aire d'origine. Figure d'après Mills *et al.* (1996). Voir aussi Zhulidov *et al.* (2010) pour une synthèse.

C'est une première observation réalisée en Roumanie en 2004 qui marque réellement la progression de la quagga vers l'Ouest de l'Europe (Popa & Popa, 2006 ; bij de Vaate *et al.*, 2014, Figure 20). C'est ensuite en Hollande, dans un bras de l'estuaire commun à la Meuse et au Rhin, qu'elle est observée pour la première fois en 2006 (Molloy *et al.*, 2007). La dispersion se fait alors très rapidement vers l'amont au sein de ces deux réseaux hydrographiques. La colonisation de la Meuse en Belgique est ainsi observée en 2010 (Marescaux *et al.*, 2012a).

La dispersion se fait ensuite selon différentes directions. En 2014, la quagga est observée dans la partie sud de la Baltique, peu profonde, où la zebra est en place depuis déjà longtemps (Woźniczka *et al.*, 2016 ; Wawrzyniak-Wydrowska *et al.*, 2019). Les premières observations dans le nord-est de l'Allemagne au sein des lacs mecklembourgeois datent aussi de 2014 (Meßner & Zettler, 2015). La même année, la quagga est observée pour la première fois en Grand Bretagne (Aldridge *et al.*, 2014), dans la rivière Wraysbury River, où une étude a ensuite été réalisée pour tester la détection par ADN environnemental (Blackman *et al.*, 2020a, 2020b). Un élément étonnant est que cette rivière est de petite taille (< 5 m de large), peu profonde (< 50 cm) non naviguée et non pêchée. La découverte a été réalisée par hasard à l'occasion d'un suivi écologique de routine et c'est typiquement l'endroit où on ne l'aurait pas cherché compte tenu de ce que l'on sait de son préférendum écologique et de ses vecteurs potentiels. La moule zébrée, déjà présente sur l'île britannique depuis 200 ans, n'y a jamais été observée.



Figure 20: Carte des premiers signalements de la moule quagga en Europe. La zone d'indigénat au nord-est de la Mer Noire est marquée par des points. D'après Marescaux (2013) à partir d'un document de Van der Velde *et al.* (2010).

La première observation de la quagga en France date de mars 2011 dans la Moselle (bij de Vaate & Beisel, 2011), la seconde d'octobre 2011 dans la partie française de la Meuse (Marescaux *et al.*, 2012b). Dans ces deux cas, la colonisation devait être plus ancienne (peut être 2009, Marescaux *et al.*, 2012b) compte tenu de la taille des individus observés. Dans la partie française du Rhin Supérieur, l'espèce est signalée en 2014 (Wagner, 2014). Une mise à jour de sa distribution spatiale (Figure 21) faisait état de l'expansion de la quagga dans les bassins du Rhône et de l'Escaut, dès 2016 (Prié & Fruget 2017 ; Prié *et al.*, 2020). Ayant été détectée en 2015 dans le Léman, il est impossible sur cette base de dire si la population lémanique a été la source de la colonisation du Rhône ou si une colonisation vers l'amont à partir du Rhône a eu lieu. En 2017, elle est détectée dans le Lez, à proximité de Montpellier, ainsi que dans le bassin de la seine (Prié *et al.*, 2020). Elle a ensuite été observée en 2019 dans l'Aa (Hauts-de-France, vers Saint-Omer) (Prié *et al.*, 2021). En 2020, elle a largement colonisé le linéaire du Rhône et de la Meuse, et elle progresse vers l'ouest du pays (Prié *et al.*, 2021, Figures 21 et 22).

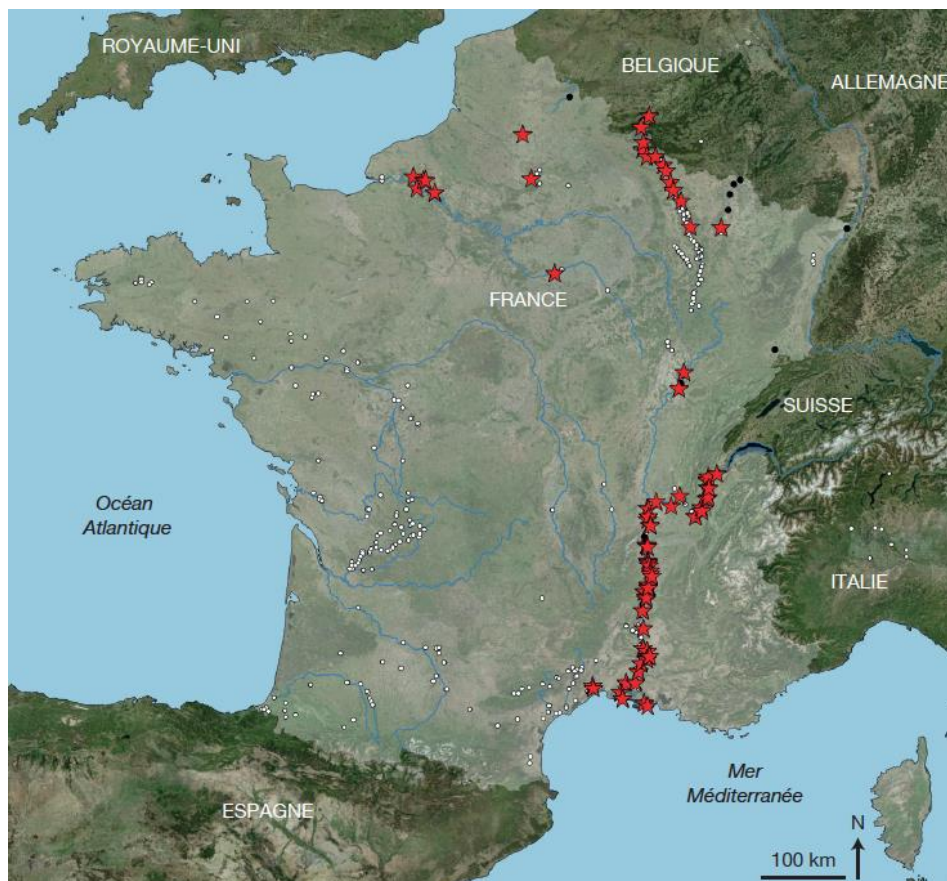
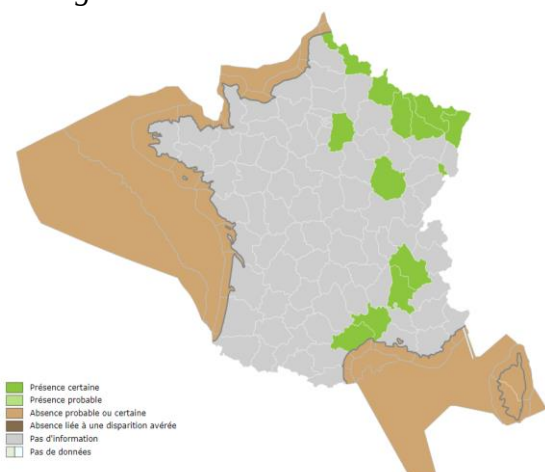
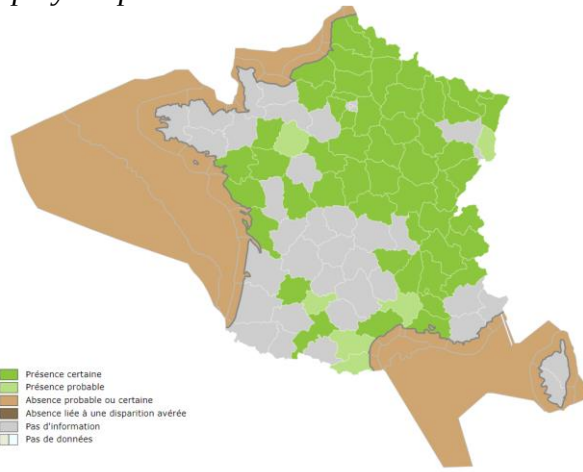


Figure 21: Répartition de *Dreissena rostriformis bugensis* en France selon une étude de Prié *et al.* (2021). Ronds blancs : sites d'échantillonnage par ADNe ; Ronds noirs : données d'observation visuelle (quelques données d'inventaires traditionnels sur l'aval de la Meuse, la Saône et l'aval du Rhône sont masquées par les étoiles rouges) ; Etoiles rouges : détection de l'espèce par ADNe. La carte est cumulative en cela qu'une présence est notée quelle que soit la date d'observation.

D. r. bugensis



D. polymorpha



— Rédigée par PRIÉ Vincent
Validée par PRIÉ Vincent le 08/03/2018

Figure 22: Distribution spatiale de la moule quagga et de la moule zébrée en France métropolitaine selon l'INPN. Consulté le 22/03/2021. La présence de la quagga n'y est pas signalée en Haute-Savoie mais il est bien précisé sur le site (mis à jour en février

2019) que ces cartes reflètent l'état d'avancement des connaissances ou la disponibilité des inventaires et ne sauraient être considérées comme exhaustives.

La mise en place en Suisse d'un réseau de surveillance dès 2003 a contribué à la détecter d'une manière précoce en 2015 (communication de la direction générale de l'environnement du canton de Vaud). Compte tenu de la dispersion spatiale potentielle encore possible en France des dreissènes et de l'importance de la prévention de cette dispersion, il est regrettable qu'aucun réseau d'alerte et de surveillance n'ait été mis en place en France. De même aucune mesure préventive n'a été prise depuis sa première observation en 2011 alors que la progression vers l'amont que peut réaliser la moule quagga oscille entre 60 et 600 km/an (bij de Vaate *et al.*, 2014), avec une moyenne de 120 km par an (Matthews *et al.*, 2014). Ce rythme de dispersion sur de nouveaux milieux excède celui qui a pu être estimé pour la zebra (Matthews *et al.*, 2014).

A titre de comparaison, la moule zébrée est originaire d'un territoire relativement vaste couvrant l'essentiel de la région ponto-caspienne (Figure 23). Elle s'est dispersée en Europe à la faveur de la construction de canaux et d'échanges commerciaux qui ont débutés entre 1700 et 1800 notamment pour répondre à la demande en biens et en bois du peuple russe (Karatayev *et al.*, 2007). Le transport du bois au fil de l'eau, le long de la Volga, a très probablement contribué à disperser cette espèce (bij de Vaate *et al.*, 2002), le long des canaux développés pour relier la Mer Noire (zone d'indigénat de la moule zébrée) à la Mer Baltique. Les différents pays du Nord-Ouest de l'Europe ont été colonisés lorsque ce réseau est devenu opérationnel et en une vingtaine d'année si l'on se base sur les dates de première observation : Angleterre (1824, à Londres), Pays-Bas (1826), Allemagne (1830), Belgique (1833), France (1838), Danemark (1840) (Figure 23). Il s'agit de la plus ancienne introduction d'invertébrés dans les eaux douces françaises (1838, Beisel & Lévêque, 2010), dont elle colonise les grands bassins hydrographiques durant la seconde moitié du XIX^{ème} siècle (Figure 23).

Comme pour la moule quagga, la dispersion de la moule zébrée est toujours en cours à l'échelle de l'Europe et des hydrosystèmes français (Figure 22). *D. polymorpha* n'a par exemple été observée en Irlande qu'à partir de 1997 (même si il est probable qu'elle soit arrivée en 1993/94 (Minchin, 2000)) et en Espagne en 2001 (bij de Vaate *et al.*, 2002).

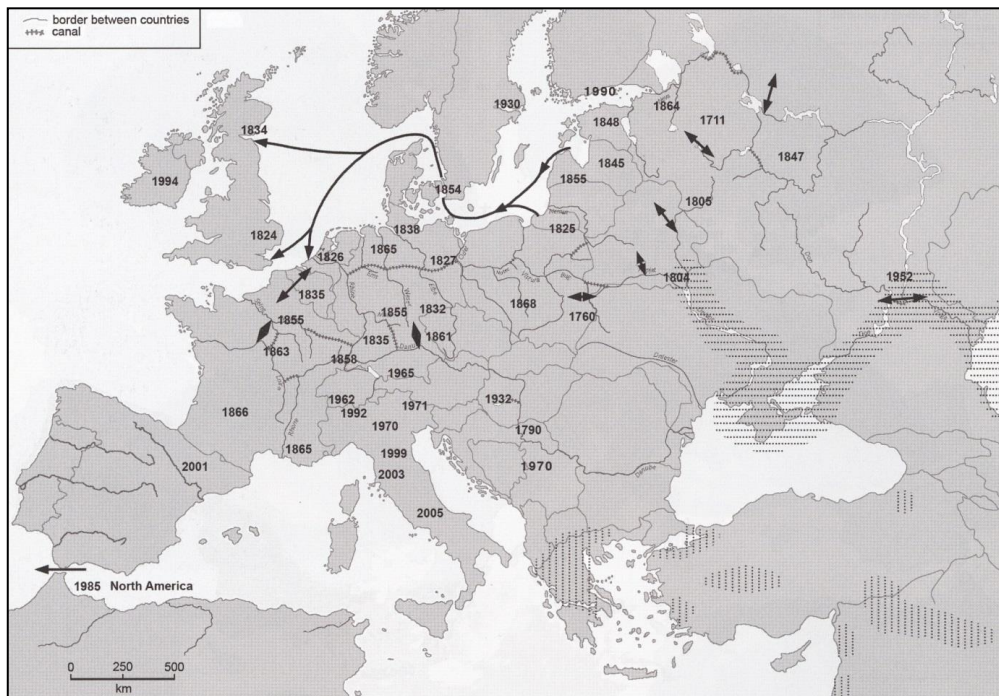


Figure 23: Progression de *Dreissena polymorpha* en Europe à partir de sa zone d'indigénat (hachures horizontales) (Van der Velde *et al.*, 2010).

Pour reprendre une échelle spatiale large, on peut considérer le détail de ce qui s'est passé en Amérique du Nord à partir de la région des Grands Lacs (Strayer, 2009, Figure 24). La colonisation de vastes étendues et la progression par bonds géographiques a été rapide mais paradoxalement la diffusion secondaire au sein des lacs d'un bassin hydrographique est beaucoup plus lente. En 200 ans de présence en Biélorussie, seulement 33 % des lacs qui pourraient accueillir la moule zébrée (sur la base de leur chimie de l'eau élémentaire) ont été colonisés (Karatayev *et al.*, 2010). De même, dans l'Etat du Wisconsin, 20 ans après son arrivée, seulement 120 des 15.000 lacs (< 1 %) ont été colonisés (Karatayev *et al.*, 2014). Dans les deux cas, aucun lac n'a été colonisé dans le même temps par la quagga alors que des populations sources exotiques sont à proximité.

Aux Etats-Unis, *D. r. bugensis* est cependant arrivée de l'autre côté des Montagnes Rocheuses en 2007 (Wong & Gerstenberger, 2011) alors que la zebra n'avait jamais gagné l'ouest du pays. La quagga a été découverte dans le Lac Mead (Nevada-Arizona, lac artificiel construit sur le Colorado dans les années 1930 par le barrage Hoover) qui sert entre autres de réserve d'eau à la ville de Las Vegas (Figure 24). Depuis elle colonise plusieurs hydrosystèmes du bassin aval du Colorado et des réservoirs de la Californie du Sud et de l'Arizona alors que la zebra n'y est pas présente.

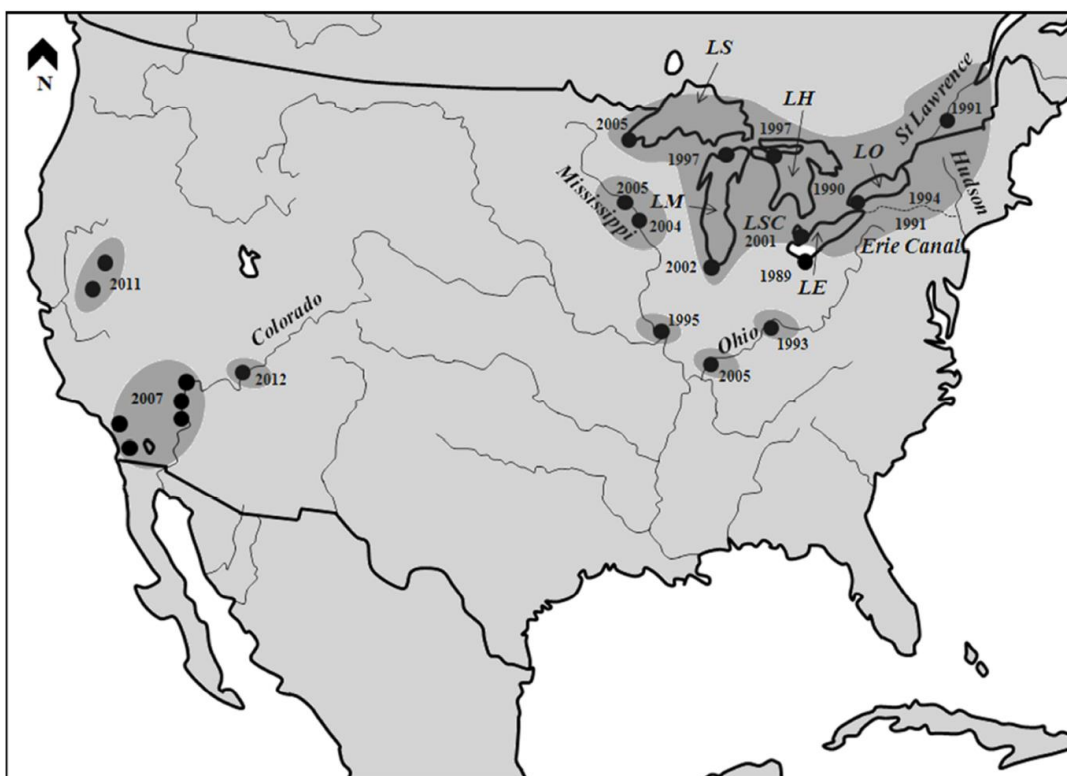


Figure 24: Distribution spatiale des quagga an Amérique du Nord jusqu'en 2014 (d'après Marescaux, 2014 modifiant Benson, 2014 avec des données USGS). Les réseaux de l'Ouest des Etats-Unis, malgré des conditions de salinité et de température fortes, ont été colonisés récemment et la prolifération de la quagga y pose de gros problèmes. Il est important, même 35 ans après la première observation, d'éviter la propagation aux milieux encore préservés.

En Europe, la moule quagga se surajoute à la présence déjà ancienne de la moule zébrée, dont elle est difficile à distinguer. Le caractère abondant et la large répartition de la zebra ont pu laisser l'impression dans l'imaginaire collectif qu'il y en a déjà partout. Or c'est faux, en particulier pour les milieux lenticules, et sa progression spatiale est toujours en cours.

Il paraît judicieux de proposer aux gestionnaires de milieux de réaliser une cartographie de la dispersion de ces deux espèces à l'échelle d'une entité géographique qui ait du sens (bassin-versant, voies navigables, réseau de lacs). Il est important de considérer les deux espèces car la zebra facilite l'implantation de la quagga et les deux espèces présentent des préférences écologiques assez différents. Des investigations génétiques permettraient d'identifier les vecteurs et les voies de dispersion. Il s'agit aussi de prévenir la colonisation secondaire de nouveaux milieux à partir des populations sources récemment observées. Un intérêt complémentaire serait de mieux définir leur spectre de tolérance écologique sur la base de leur présence/absence actuelle.

3.2. L'importance des bateaux

L'analyse spatio-temporelle des cartes de répartition montre que la distribution spatiale des zebra et quagga est en expansion, que ce soit en Amérique du Nord ou en Europe. L'idée préconçue « qu'il y en a 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 de grands bassins hydrographiques.

Le point commun des deux espèces de Dreissènes est d'avoir gagné des territoires nouveaux d'une part du fait de bonds successifs (transferts d'individus spatialement disjoints) et d'autre part par la dispersion d'individus à la limite de leur aire de répartition (diffusion du stade planctonique).

Il est important de rappeler que l'artificialisation des milieux a fortement contribué à aider ces espèces à sortir de leur milieu originel. La construction de grands réservoirs au fil de l'eau, notamment le long de la Dniepr ou de la Volga, à partir des années 1940, et l'utilisation par la suite d'une partie de cette ressource sur des grands réseaux d'irrigation leur ont pavé la route pour gagner des territoires au Nord et à l'Ouest de leur zone d'indigénat (Orlova, 2014) via différentes routes (Figure 25). La construction de canaux est bien entendu une autre forme d'artificialisation qui a contribué à la dispersion des deux espèces, par le déplacement de masses d'eau mais également par l'augmentation de l'importance du transport fluvial. Même si certains projets sont très anciens, les dates d'achèvement de nombreux grands aménagements correspondent à l'après seconde guerre mondiale et jusqu'au premier choc pétrolier, avec par exemple le canal Don-Volga achevé en 1952 pour permettre aux navires de passer des Mers Noire et d'Azov vers la Mer Caspienne.

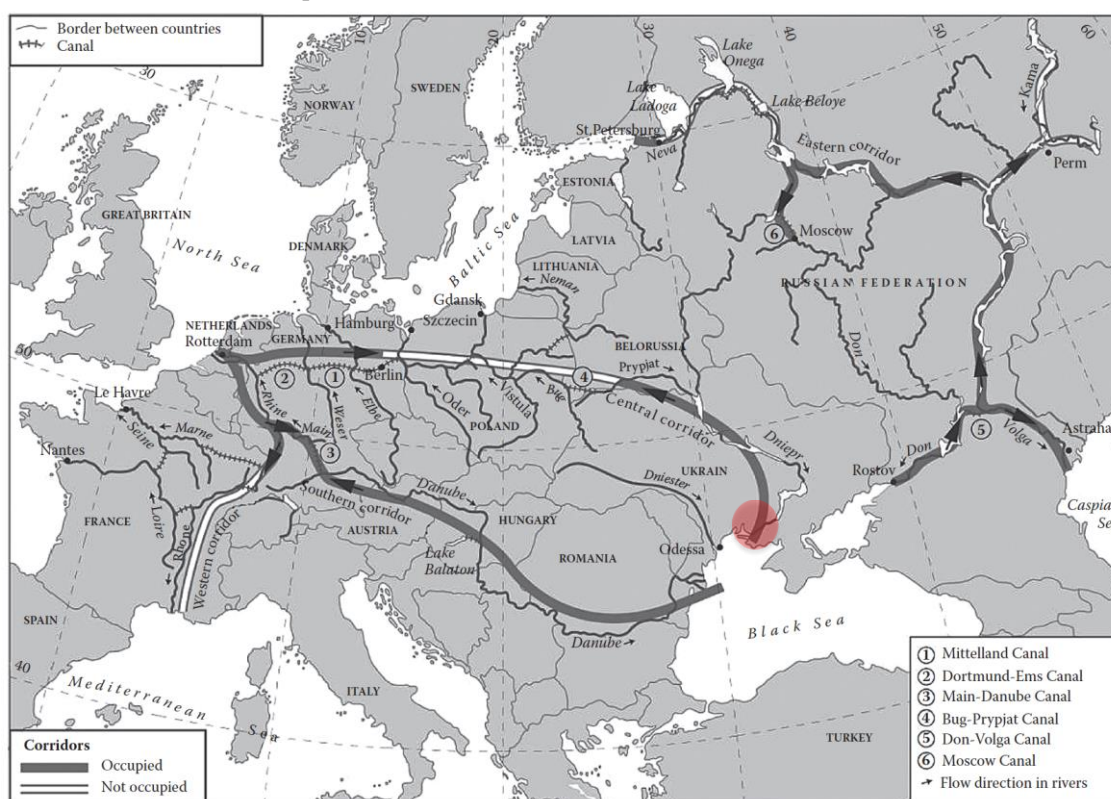


Figure 25: La dispersion en Europe des moules Quagga à partir de leur aire d'indigénat (zone rouge) pourrait être le fait de deux patrons distincts. Il est vraisemblable qu'une progression le long du Danube, vers le nord-ouest, à partir de la Mer Noire ait eu lieu. Une introduction par bonds dans au moins un des grands ports des Pays-Bas aurait pu fournir une population source pour une diffusion dans les réseaux du Rhin, de la Moselle et de la Meuse. L'origine de cette population source n'est pas complètement certaine, il

peut s'agir d'une population de la zone d'indigénat ou, selon une étude de Marescaux *et al.* (2014), d'une population implantée en Amérique du Nord. D'après bij de Vaate *et al.* (2014) modifié.

Dans une revue de la bibliographie sur les vecteurs, Matthews *et al.* (2014) hiérarchisent les différents vecteurs évoqués dans la littérature au premier rang desquels se placent les embarcations et bateaux de plaisance. C'est un loisir courant en Amérique du Nord que d'avoir un bateau de loisir chez soi et que l'on va mettre à l'eau à l'occasion d'un week-end ou de vacances. Ces déplacements entre lacs ont fortement contribué aux déplacements d'un grand nombre d'espèces invasives dont la moule quagga (Johnson *et al.*, 2001). En Europe, le patron de colonisation de la rivière Volga n'a vraisemblablement pu se faire qu'à partir de vecteurs anthropiques tels que bateaux, pêcheurs, expéditions scientifiques (Orlova *et al.*, 2004). Avec un vecteur humain, il découle que le succès d'une nouvelle implantation ne dépend plus de la distance à une population source et peut être réalisée par bonds très disjoints dans l'espace (MacIsaac *et al.*, 2001).

Le fait pour les dreissènes de gagner tardivement des milieux isolés soutient la théorie d'une diffusion par bonds *via* les transports de marchandises ou d'une fixation sur des bateaux de loisirs. La pression de propagules étant moins forte, le temps avant introduction est plus long. Il est par ailleurs remarquable que les barrières que constituaient les Alpes, les Pyrénées et la Manche aient toutes été franchies durant les dernières années du XX^{ème} siècle (bij de Vaate *et al.*, 2014).

3.3. L'arrivée de la quagga dans le Léman et les lacs alpins

La première observation sur le Léman de *Dreissena r. bugensis* date de 2015 au niveau d'une station située à Rivaz-gare (RG) (XY 2549774/1147151) sur la côte vaudoise de l'est du Léman. C'est la collecte de 2 individus juvéniles à 5 et 13 m de profondeur qui donne l'alerte de la présence de la quagga. Ce site est suivi annuellement depuis 2003, à des profondeurs comprises entre 0,5 et 20 m (Lods-Crozet & Chevalley, 2018). La moule zébrée est observée dans le Léman depuis 1962 (Lods-Crozet & Chevalley, 2018).

Un an après la découverte de la quagga, les investigations sur les mêmes sites aboutissent à des estimations d'abondances moyennes de plus de 5000 ind./m² et jusqu'à plus de 20.000 ind./m² à 10 m de profondeur. Une taille d'environ 3 cm de plusieurs individus atteste d'une colonisation antérieure à 2015, que les auteurs estiment à environ 3 ans.

Dès 2016, la quagga semble dominer en effectifs la zebra sur la station Rivaz (Lods-Crozet & Chevalley, 2018). Les assemblages de dreissènes sur les sites de St Prex sont dominés à 70 % au moins par de la quagga dès 2016, date de la première observation sur ce site. Labbat (2020) trouve en 2019 une dominance de la quagga sur la zone littorale.

Dans le Lac de Constance, la première observation date de 2016 avec 1 individu observé fortuitement à 25 m de profondeur lors d'une plongée privée. Un an plus tard, les 20 stations littorales qui sont suivies chaque année pour estimer les variations d'effectifs des espèces exotiques présentent toutes des quagga. Ces informations proviennent du site <http://www.neozoen-bodensee.de/aktuelles> qui diffuse des résumés des principaux résultats issus des études menées sur le lac de Constance.

Dans le Lac de Neuchâtel, la date de première observation est 2017 sur la seule station suivie, localisée à Chez-le-Bart. La moule zébrée y est observée depuis 1969 (Lods-Crozet & Chevalley, 2018). Une coupure de presse de février 2020 fait état de la présence de la quagga dans le Lac de Bienne, très proche de celui de Neuchâtel.

3.4. La possibilité d'une arrivée par vagues

Il est important d'éviter aussi bien les introductions nouvelles que les introductions secondaires (introductions potentielles de nouvelles lignées là où l'espèce est déjà présente), pour éviter d'avoir à gérer une prolifération très impactante sur l'écosystème. 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. Dans la Meuse, les populations de quagga en place pourraient être issues à la fois d'une origine Est-européenne et d'une introduction d'individus provenant d'Amérique du Nord, territoires colonisés il y a une trentaine d'années. Les grandes diversités génétiques observées et leur relative homogénéité suggère des transports massifs d'individus sur de grandes distances.

Lorsqu'une population nouvelle s'implante sur un milieu donné, elle favorise l'arrivée de nouvelles lignées génétiques de la même espèce (Roman & Darling, 2007). Même la présence d'une lignée mal adaptée à un milieu peut, par un effet de facilitation, favoriser l'arrivée de congénères. En retour, ces nouveaux arrivants apporteront alors, par le jeu de l'hybridation entre lignées, de la diversité génétique favorable à l'émergence de descendants plus vigoureux ou mieux adaptés au milieu colonisé.

Lorsque les introductions dans le milieu receveur proviennent de populations de différentes origines géographiques qui n'avaient pas (ou plus) l'opportunité de se croiser, l'hybridation peut conduire à la création de combinaisons génétiques originales qui n'étaient jusque là pas présentes dans la nature. Ce patron favorise souvent l'émergence d'une forme de vigueur hybride, c'est-à-dire que les descendants hybrides sont plus performants que n'importe lequel de leurs parents.

Les travaux de Marescaux *et al.* (2016c) ont permis d'investiguer si des échanges avaient eu lieu à large échelle pour expliquer en particulier la diversité génétique des populations de quagga de la Meuse en Belgique. Ces auteurs observent une diversité génétique très forte qui suggère des échanges massifs d'individus à l'échelle intercontinentale. Une hypothèse intéressante soutenue par ces données est que les populations invasives d'Europe de l'Ouest sont issues à la fois des populations à l'Est de l'Europe et des populations invasives d'Amérique du Nord. Le patron de dispersion le plus plausible selon des modèles génétiques serait que des quagga observées en Belgique soient issues de populations de la région des Grands Lacs nord-américains, eux-mêmes envahis à la fin des années 1980.

Ce scénario est basé sur une lecture à une période précise des diversités génétiques en place et ne repose pas sur un suivi chronologique de changements. Des études d'un même site à différentes dates permettent de constater des évolutions génétiques. Dans la rivière Hudson (USA), au fil du temps, les populations de quagga n'ont pas changé en terme de signature génétique mais les populations de zebra actuelles ne sont pas du tout

celles des années 2000 (Marshall & Stepien, 2021). Dans le cas de la moule quagga, les populations introduites dans la Volga ne présentent pas un goulot d'étranglement qui aurait pour conséquence une perte de diversité génétique par rapport à la zone d'indigénat, mais au contraire une diversité relativement forte qui peut, là aussi, laisser supposer à des introductions multiples sur le même milieu récepteur (Therriault *et al.*, 2005). Au contraire, au sein du Lac Mead (Nevada-Arizona) la diversité génétique très faible des quagga laisse penser à un effet fondateur dû à une implantation via un nombre restreint d'individus (Stepien *et al.*, 2014).

Les patrons génétiques sont très divers pour la quagga et ils nous informent sur les possibles introductions multiples ou les effets de goulot d'étranglement qui auraient opérés pendant le processus invasif.

3.5. Densités/biomasses et dynamique démographique sur les milieux envahis

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. Les milieux où la quagga se maintient mal sont peu profonds (mixité de la colonne d'eau, présence de la zebra).

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, même dans des lacs peu profonds, 3 à 4 ans après l'arrivée de la quagga.

Les biomasses totales de dreissènes ne cessent d'augmenter au fil du temps dans les milieux profonds, du fait des structures d'âge et la dominance de la quagga. Elles sont maximales entre 30 et 100 m de profondeur.

Les herbiers de macrophytes pourraient démultiplier les supports à dreissènes dans la zone littorale.

La dynamique populationnelle est très importante à considérer car les impacts des bivalves invasifs sont très clairement densité-dépendants (Karatayev *et al.*, 2014). La densité est le paramètre le plus rapporté dans la littérature mais la dissection d'une étude à long terme (voir chapitre 3.6.2.) montre l'intérêt de connaître les biomasses, soit par pesée soit par extrapolation à partir d'un abaque et de la mesure d'une longueur. La biomasse est généralement un élément indispensable à l'estimation du pouvoir filtrant des populations. Strayer *et al.* (2019) recommandent de réaliser les mesures de biomasses plutôt que de les estimer compte-tenu de la variabilité de la relation entre la taille de la coquille et la biomasse, et du faible pouvoir prédictif de certaines relations observées (grande variabilité inter-individuelle).

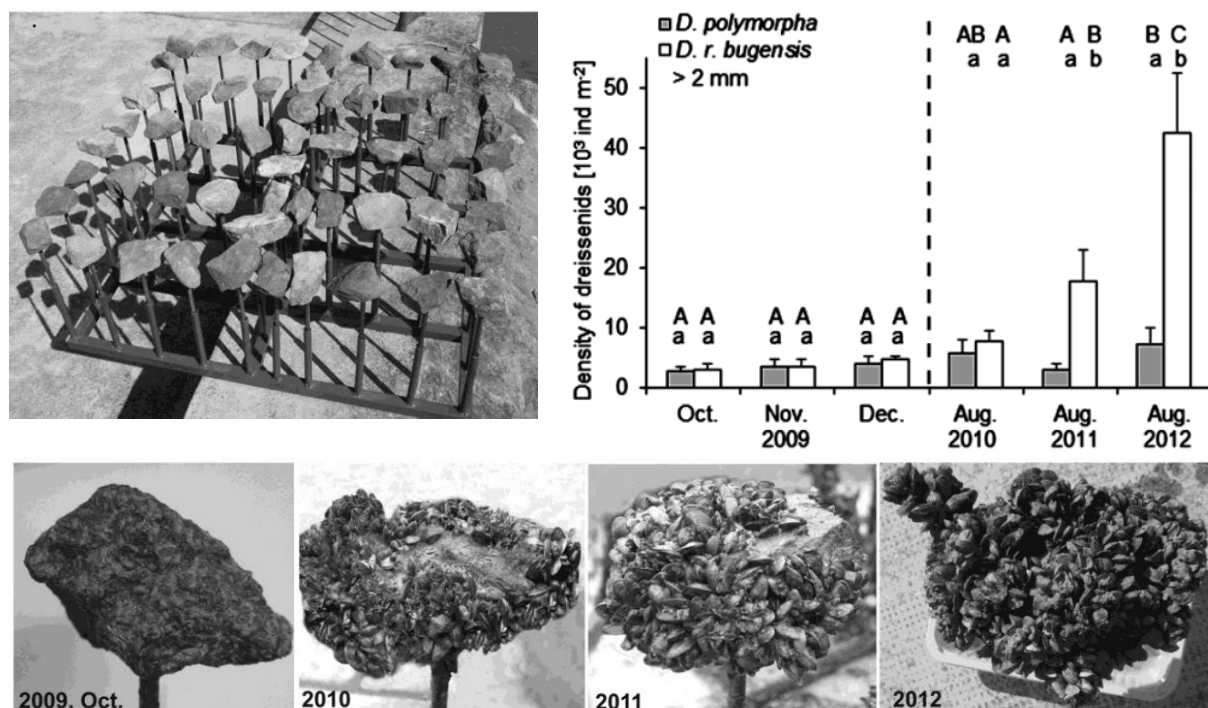


Figure 26: Approche expérimentale in situ menée au sein du Lac Balaton (Hongrie) par Balogh *et al.* (2018) pour suivre la dynamique des dreissènes. Un dispositif expérimental avec plusieurs cailloux est déposé dans le milieu naturel et la colonisation de ces cailloux est suivie au fil du temps. Les photographies du bas sont des cailloux représentatifs des dates de prélèvement. Le graphique en haut à droite donne une indication des valeurs de densité extrapolées à partir de la colonisation de ces substrats (en milliers d'individus par m^2). L'expérimentation a été lancée en août 2009.

Les densités sont estimées à partir de quadrats réalisés *in situ* ou à l'aide de pièges immergés qui ont pu être conçus pour un suivi diachronique en standardisant des supports artificiels prélevables à différentes dates (Figure 26). Les densités sont très variables selon les milieux et s'échelonnent de quelques dizaines à quelques milliers d'individus par m^2 (Tableau 3). 10.000 ind./ m^2 semble être une valeur moyenne supérieure mais les valeurs extrêmes observées localement peuvent être bien plus élevées, en témoignent les écart-types obtenus autour des valeurs moyennes.

Tableau 3. Synthèse des densités de populations de dreissènes observées en milieu lacustre. D'après Wegner *et al.* (2019).

Lake	Investigated depths (m)	Mean quagga mussel density (n m ⁻²)	Reference
Szczecin Lagoon (PL)	3.8–8.5	4,000 ± 355	Woźniczka et al., 2016
Lake Mead (USA)	2–112	747 ± 398	Wittmann et al., 2010
Lake Müggelsee (DE)	0.7–5.6	3,600 ± 1,200	This study
Lake Eem (NL)	2.1	2,300	Noordhuis et al., 2016
Lake Simcoe (CA)	2–20	334 ± 65	Ginn et al., 2018
	>20	39 ± 21	
Lake Ontario (CA)	5–20	9,400 ± 7,200	Wilson et al., 2006
Lake Huron (USA)	46–73	72–811	French et al., 2009
Lake Michigan (USA)	20–45	6,900 ± 4,500	Nalepa 2010
Lake Erie (USA)	0–>24	380 ± 40	Karatayev et al., 2014

Les valeurs de biomasses ont souvent été utilisées pour modéliser les taux de filtration des dreissènes. La figure 27 fournit une synthèse réalisée par Karatayev *et al.* (2021) sur les Grands Lacs nord-américains qui permet d'apprécier les biomasses (toujours exprimées en g de poids sec de tissus mous) en fonction du temps après installation et de la profondeur. Les biomasses les plus fortes (jusqu'à 15 g de poids sec des tissus par m²) sont clairement observées au sein de lacs profonds (Figure 27, graphique de droite) à des profondeurs de 30 à 100 m pour les périodes d'observation les plus longues.

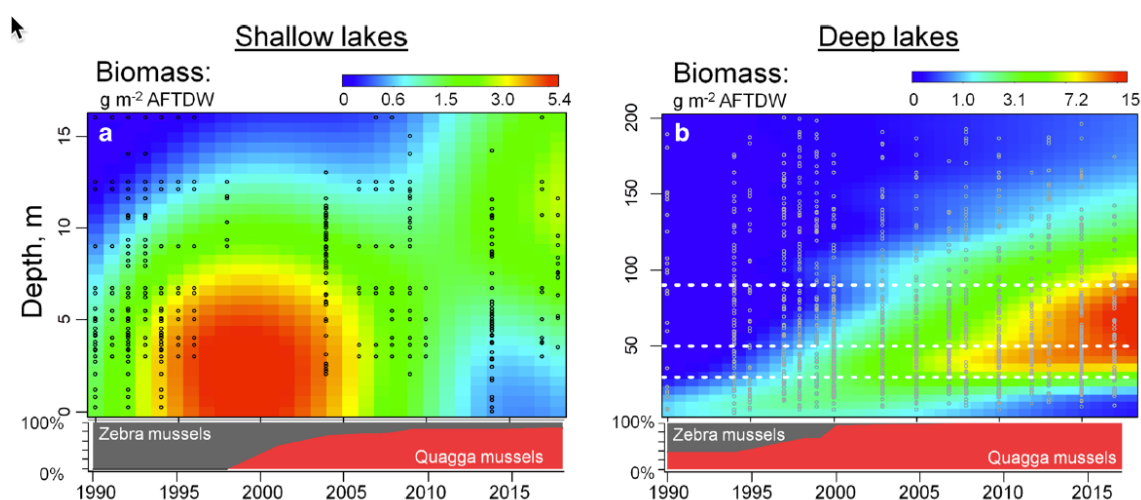


Figure 27: Biomasses (en g de poids sec des tissus par m²) de dreissènes selon le type de lac (profond ou pas), la profondeur et le temps depuis l'introduction. D'après Karatayev *et al.* (2021).

Par ailleurs, il est de moindre intérêt pour une étude de dynamique des populations de suivre finement les densités de véligères qui sont mal corrélées aux stocks d'adultes en place (Mueting *et al.*, 2010 ; Hetherington *et al.*, 2019 ; Strayer *et al.*, 2019).

En France, pour la zebra, les ordres de grandeurs sont difficiles à donner mais lors d'explosions démographiques, les densités maximales ont déjà pu atteindre de l'ordre de 1.000 à 10.000 ind./m², les moules quagga de 10.000 à 100.000 ind./m². Au sein des lacs européens par exemple, les zebra se développent généralement entre 1 et 6 m sur les

substrats durs et atteignent de 3.500 à 11.000 ind./m² (Karatayev *et al.*, 2014). Par comparaison, les densités les plus fortes de moules quagga ont été observées dans un réservoir Ukrainien et atteignaient 130.000 ind./m². En dehors de ces pics démographiques, il est classique de trouver de 10 à 200 ind./m² de dreissènes. Ces chiffres sont donnés à titre indicatif, pour fixer les idées, et n'ont pas valeur de repères scientifiquement établis.

Les évolutions sur plusieurs décennies des quagga au sein de lacs profonds plaident pour une prise en compte des densités à toutes les profondeurs et en particulier dans la tranche des 30 à 100 m de profondeur. C'est sur ces espaces que les densités peuvent être les plus fortes, ce qui peut influencer le fonctionnement complet du lac.

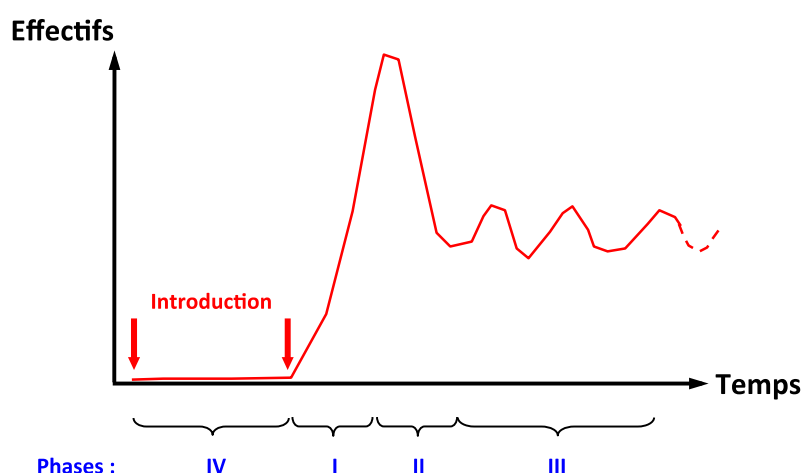


Figure 28: Evolution théorique en quatre phases de la dynamique d'une population introduite envahissante. La phase de latence (phase IV) n'est pas systématiquement rencontrée car la phase I (explosion démographique) se produit quelque fois dès l'introduction. Les phases I à III représentent une dynamique temporelle avec successivement une explosion démographique, la mise en place d'un contrôle (une diminution) des effectifs et une stabilisation autour d'une valeur d'équilibre. Schéma de l'auteur.

En terme de dynamique des populations, la moule zébrée est une espèce exotique ancienne en France et pendant longtemps (jusqu'aux années 1960), l'espèce était présente sur de nombreux milieux avec des effectifs faibles (Figure 28 ; phase IV, de latence, de près de 150 ans). C'est ensuite que les effectifs ont explosé et que les effets de sa présence sont devenus gênants. Par contre, les écosystèmes colonisés récemment par la moule zébrée et par la moule quagga, dont la première observation en France ne date que de 2011, correspondent à une dynamique populationnelle immédiatement explosive (absence de la phase IV).

Des grandes fluctuations d'effectifs de dreissènes sont courantes, et un déclin des effectifs après la phase du pic démographique est souvent marqué (Strayer & Malcom, 2006 ; Karatayev *et al.*, 2015 ; Strayer *et al.*, 2017 ; 2019). Les effets de densité-dépendance et une limitation de la disponibilité de la nourriture ou de substrats aptes au développement sont souvent en cause (Karatayev *et al.*, 2020). En plus d'un contrôle par les ressources (trophiques, habitationnelles), la dynamique d'invasion, les densités

et biomasses dépendent aussi de la morphométrie du lac, ce qui rend les généralisations difficiles (Strayer *et al.*, 2019 ; Karatayev *et al.*, 2021). La dynamique en fonction de la morphométrie du lac est traitée au paragraphe 3.6.2.

Il n'existe pas de cas de disparitions spontanées de la quagga après qu'elle se soit implantée quelque part. Une synthèse de 67 sites envahis montre que sur le long terme (> 10 ans), il n'existe pas de preuves d'un déclin des populations zebra-quagga en sympatrie (Strayer *et al.*, 2019).

Les supports végétaux mériteraient plus d'attention que ce qu'ils ont eu jusqu'ici car ils démultiplient l'habitat potentiel des moules, en leur fournissant un support de fixation dans la colonne d'eau. Le phénomène est connu dans la zone d'indigénat des zebra (Burlakova *et al.*, 2006) où les individus fixés tombent sur le fond à la période de senescence des plantes, et dont la plupart meurent très probablement, ensevelis de substrats fins. Le milieu avec la densité la plus élevée jamais recensée en Europe est ainsi localisé en Ukraine (Estuaire du Bug du Sud) avec des millions d'individus par m², ce qui était rendu possible grâce à un développement massif des dreissènes sur des tiges d'hélophytes.

En Amérique du Nord, Ginn *et al.* (2018) observent sur les tiges de macrophytes (surtout *Myriophyllum spicatum*) des zones peu profondes du lac Simcoe (Canada) des moules zébrées jusqu'à 10 mm (recrutement de l'année). Diggins *et al.* (2004) constate une dominance à plus de 95% de la moule quagga sur le fond mais de seulement 30 à 60% sur les macrophytes.

Le phénomène est souvent qualifié d'épibiontie dans la mesure où le coût pour le végétal semble faible. Des travaux récents montrent cependant expérimentalement que l'Elodée de Nuttall présente une croissance plus importante en présence de zebra, et que les moules peuvent intervenir dans l'interaction entre Elodée de Nuttall et Elodée du Canada (Crane *et al.*, 2020). L'interaction serait donc plutôt mutualiste. Il est connu que l'éclaircissement de la colonne d'eau favorise l'implantation d'herbiers de macrophytes, ce qui représente un effet de facilitation réciproque entre moules et macrophytes (Skubinna *et al.*, 1995 ; MacIsaac, 1996). C'est ce qu'observent Wegner *et al.* (2019) dans le Lac Müggel (Allemagne). Turbide et sans macrophytes dans les années 1970-1989, les herbiers s'y sont développés à partir de 1990 à la faveur d'une baisse des nutriments. L'invasion de l'Elodée de Nuttall semble avoir suivi l'explosion de la quagga à partir des années 2012, suggérant une relation de facilitation réciproque.

Les suivis réalisés au sein du canton de Vaud montre peu de colonisation des macrophytes par la quagga (Mme Menétrey - Canton de Vaud, communication personnelle). Les rares individus observés sur les myriophylles sont des juvéniles et ils font plier les tiges. L'élodée de Nuttall, non observée dans les transects de l'étude 2019 commandée par la CIPEL mais encore très présente dans les ports (Labat, 2020), ferait sans doute une meilleure espèce candidate pour supporter des dreissènes.

Cet aspect d'utilisation des tiges de plantes comme support de fixation et développement n'a pas beaucoup été étudié en Europe. 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. Ce phénomène mériterait des investigations. Est-ce qu'il existe une différence zebra-quagga dans leurs capacités respectives à se fixer sur des brins de macrophytes aquatiques ? De combien la densité projetée au sol est-elle multipliée ? Que deviennent ces individus lors de la sénescence des plantes ?

3.6. Susceptibilité et vulnérabilité des milieux, le cas du Léman

3.6.1. Cadre général

Un milieu est susceptible aux invasions s'il reçoit sans cesse de nouvelles propagules. Il est plus vulnérable si les conditions locales permettent leur succès d'installation (niches vacantes par exemple). Les écosystèmes dont les usages par l'homme sont multiples et intensifs peuvent recevoir des propagules de nouvelles espèces de manière importante et/ou répétée (par les bateaux par exemple). Ces milieux très susceptibles aux invasions peuvent aussi être plus vulnérables du fait d'une perturbation, naturelle ou anthropique, qui amoindrit la faune et la flore locales. Pour les bivalves, le succès d'une invasion tiendrait plutôt à la pression d'introduction (fréquence d'événements et nombre d'individus impliqués) qu'à la nature biotique du milieu récepteur.

Un écosystème donné peut être plus ou moins *susceptible* ou plus ou moins *vulnérable* à une invasion.

Il est plus *susceptible* qu'un autre à une invasion s'il reçoit sans cesse des propagules de nouvelles espèces, par exemple sous l'effet de déversements répétés d'eaux de ballasts ou d'arrivées de bateaux de plaisance avec des bio-salissures. Dans ce cas, le nombre de bateaux qui naviguent sur ce milieu mais également la nature des usages qui en sont faits (navigation commerciale, navigation de plaisance, pêche de loisir, loisirs nautiques) font varier les chances de voir une nouvelle espèce exotique s'implanter. Le nombre d'événements d'introduction ainsi que le nombre d'individus impliqués à chaque événement définit un « effort d'introduction » dont le rôle est central dans la dispersion et l'invasion de nombreuses espèces (Simberloff, 2009), parmi lesquelles les bivalves d'eau douce (Sousa *et al.*, 2013).

Un écosystème est réputé comme étant plus *vulnérable* s'il est perturbé. Cette perturbation peut être physico-chimique (altération de la qualité de l'eau y compris de sa température), physique (dégradation du milieu en tant qu'habitat), hydrologique (modification du régime d'écoulement de l'eau), biologique (des espèces exotiques sont déjà présentes), ou d'une nature qui correspond à l'interaction de tout ou partie de ces 4 types. Il est important de noter que dans tous les cas (1) les communautés originelles ont été modifiées, et que (2) les espèces autochtones sont devenues mal-adaptées à « leur » propre milieu (Beisel & Lévêque, 2010).

Lorsque les communautés d'origine sont modifiées, elles sont généralement amoindries en nombre d'espèces mais pas nécessairement en nombre d'individus présents. Le patron général est que les espèces les plus sensibles face à la perturbation disparaissent alors que les espèces les plus résistantes auraient tendance à augmenter en effectif. De nouvelles espèces autochtones qui n'étaient pas présentes auparavant peuvent également s'établir sur le milieu dégradé mais la richesse totale reste généralement inférieure à celle d'un milieu non perturbé. L'idée sous-jacente est que des niches sont vacantes au sein de l'écosystème et que les espèces les plus opportunistes peuvent en profiter pour s'y implanter ou proliférer. Le corolaire est que les communautés autochtones riches en espèces sont saturées, occupent un maximum de niches écologiques et sont par conséquent moins vulnérables aux invasions que les

communautés pauvres ou appauvries en espèces. Ce modèle, dit de « résistance biotique », a été proposé par Elton (1958) (synthèse dans Levine, 2000), un des pionniers dans le domaine des invasions biologiques. En dehors de la question de la disponibilité des ressources, le réseau dense d'interrelations entre espèces permettrait également aux communautés riches de mieux résister aux introductions.

Dans un milieu naturel non dégradé, les caractéristiques du milieu ont façonné les espèces en place en ne retenant, générations après générations, que les individus aptes à survivre et se reproduire pour pérenniser la population. Lorsque le milieu change du fait d'une dégradation du milieu, le tri des individus qui vont se reproduire ne peut s'opérer qu'au sein des variants existants. Si le milieu change vite ou en dehors de la gamme de tolérance de l'espèce, il est possible qu'aucun des variants de la population en place ne soit apte à survivre. L'espèce autochtone se trouve alors dans une situation de piège évolutif (ou anachronisme évolutif) : elle est façonnée pour un milieu qui n'existe plus et a du mal à survivre dans ce qui était « son » milieu. Dans ces circonstances, la résistance biotique, si elle existait, est considérablement amoindrie face à une invasion. Une synthèse des travaux sur ce thème tend à montrer qu'il existe en fait une concomitance entre une érosion des espèces natives et un accroissement des naturalisations, mais pas de relations de cause à effet. Les espèces exotiques occuperaient simplement les nouvelles niches créées par les modifications du milieu et laissées vacantes par mal-adaptation des espèces natives (Beisel & Lévêque, 2010). Dans les écosystèmes aquatiques, il n'existe pas aujourd'hui de preuves convaincantes de l'existence d'une résistance biotique, surtout pour la faune.

Concernant les dreissènes, si les conditions abiotiques sont favorables et s'il existe des possibilités de dispersion, de nouvelles espèces auront de bonnes chances de s'implanter, quasiment quelle que soit la composition de la communauté d'accueil. Un profil d'espèces avec un stade juvénile planctonique et un stade adulte fixé est complètement inédit dans les eaux douces de l'ouest de l'Europe et de l'Amérique du Nord (Karatayev *et al.*, 1997, 2007).

3.6.2. Un contraste entre lacs peu profonds et lacs profonds (Le cas du Léman)

La morphométrie des lacs gouverne en partie la prolifération des quagga. Quand la zebra est déjà présente, la quagga devient dominante en 8 à 13 ans selon des études dominées par les exemples nord-américains. 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 des milieux profonds, 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. Pourtant, c'est en lac peu profond, non stratifié, que les impacts sur le plancton peuvent être les plus grands (jusqu'à un facteur 4 selon des modélisations). Le Lac Ontario (profond) a fait l'objet d'un suivi bien documenté de 30 ans post-introduction. 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) et intermédiaire (30-

50m), juste avant de décliner. A partir de ce moment les zones profondes (50-90 m, >90 m) ont été colonisées en masse par 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.

Un retour d'expérience est que pour être pertinente, l'analyse doit se baser sur (1) des densités mesurées à différentes profondeurs, (2) des spectres de taille, (3) des biomasses. La densité peut diminuer au fil du temps alors que la biomasse augmente. Hors la biomasse rend compte du pouvoir filtrant des individus et par conséquent de leur impact principal.

Karatayev *et al.* (2015) avancent qu'au sein des lacs polymictiques peu profonds, les dynamiques d'invasion des zebra et quagga sont synchrones et concernent la totalité de la masse d'eau. La quagga n'y remplace pas la zebra dans des proportions dominantes mais co-existe avec elle, en second rang. La récente invasion de lagons au sud de la Baltique (première observation en 2014) semble par exemple suivre cette prédiction (Wawrzyniak-Wydrowska *et al.*, 2019). Une exception concerne le Lac Balaton (Hongrie, profond de 3,5 m en moyenne et au maximum de 12), où un quasi remplacement de la zebra par la quagga semble avoir eu lieu en seulement 3-4 ans après l'arrivée de la quagga (Balogh *et al.*, 2018).

Au contraire, dans les milieux profonds, les dynamiques respectives des deux populations sont différentes et liées à la profondeur. Pour rendre compte de cela, on peut se reporter à des lacs profonds nord-américains dont l'histoire d'invasion a déjà quelques dizaines d'années: les lacs Ontario, Michigan et Huron. Dans les zones peu profondes (littorales), la dynamique populationnelle est maximale au bout de 13 à 15 ans après l'introduction et elle décline ensuite (Karatayev *et al.*, 2020). Le développement en zone profonde met en général plus de temps. A l'échelle du lac, la bascule du ratio zebra/quagga en faveur de la quagga a généralement lieu au bout de 8 à 13 ans, quel que soit le milieu (Karatayev *et al.*, 2021).

La morphométrie du lac est donc un déterminant majeur de l'impact de la quagga (Karatayev *et al.*, 2021). En résumé, en milieu peu profond, les deux espèces cohabitent et avec des zebra qui maintiennent quelques fois leurs effectifs observés avant l'arrivée de la quagga. En milieu profond, la quagga explose en effectif après que la zebra décline et ne se maintienne que dans la zone littorale. La somme des densités des deux espèces est toujours supérieure à celle de la zebra avant arrivée de la quagga. Les biomasses sont donc plus importantes (la quagga est plus grande en moyenne que la zebra), et celles de lacs profonds valent trois fois celles de milieux peu profonds. Cependant, les conséquences en lacs peu profonds, compte tenu du volume d'eau, sont jusqu'à 4 fois plus importantes si l'on en juge par une modélisation de la pression de consommation du plancton par l'activité de filtration (Karatayev *et al.*, 2021).

Le lac Ontario est le lac profond au sein des Grands Lacs qui est sans doute le mieux documenté et avec un historique déjà long (arrivée de la zebra en 1989 et de la quagga en 1990). L'extrapolation de la cinétique des dreissènes aux lacs européens est possible selon Karatayev *et al.* (2020). Le bilan récent de 30 années de suivi du Lac Ontario après l'invasion des dreissènes permet de restituer quelques enseignements (Karatayev *et al.*,

2020). Dix ans après son arrivée (1999), la quagga dominait à 98 % les assemblages de dreissènes et à partir de 2003, la zebra avait virtuellement disparue du lac hormis au sein de la zone littorale des 10 premiers mètres. Le pic de densité de la quagga a été atteint dans le Lac Ontario 13 ans après son arrivée dans le milieu, puis a diminué aux profondeurs inférieures à 50 m (Birkett *et al.*, 2015; Nalepa & Baldrige, 2016; Karatayev *et al.*, 2020). Ce patron avait déjà été observé dans d'autres lacs nord-américains, Michigan, Huron (Karatayev *et al.*, 2020). C'est à ce moment là (2003) que la zone profonde (> 90 m) a été plus largement colonisée. A des profondeurs de 50 à 90 m, les densités ont décliné de 2003 à 2018 mais les biomasses ont augmenté (quasi doublement de la taille moyenne des moules fixées). Au-delà de 90 m de profondeur, les densités et les biomasses ont continué à augmenter au fil du temps. Or 48 % du fond du lac se situe à une profondeur inférieure à 90 m. La résultante de ces évolutions d'effectifs et de biomasse est une augmentation constante des dreissènes à l'échelle du lac. La biomasse record est observée 28 ans après l'arrivée de l'espèce. Dans le Lac Ontario, précisons qu'une partie de la dynamique de population des dreissènes est contrôlée par un poisson invasif qui s'en nourrit : le gobie à tache noire (*Neogobius melanostomus*). La prédation par des gobies (dont la densité moyenne est estimée à 4,2 ind./m² entre 10 et 35 m de fonds) semble opérer jusqu'à 90 m (surtout jusqu'à 60 m) par une sélection des individus qui présentent une taille comprise entre 5 et 15 mm.

Le cas des lacs Huron et Michigan est un peu différent du Lac Ontario. Leur histoire est également bien documentée mais compliquée par des changements de qualité survenus dans les années 2000 (réduction des apports anthropiques en phosphore -Barbiero *et al.*, 2018) et dont les déterminants sont multiples. Au sein du Lac Huron les densités de quagga n'ont ainsi jamais cessé d'augmenter à toutes les profondeurs (Karatayev *et al.*, 2020). Au sein du Lac Michigan, une (faible) régression des quagga a été observée 15 ans après son introduction (2010) (Mehler *et al.*, 2019, Figure 29).

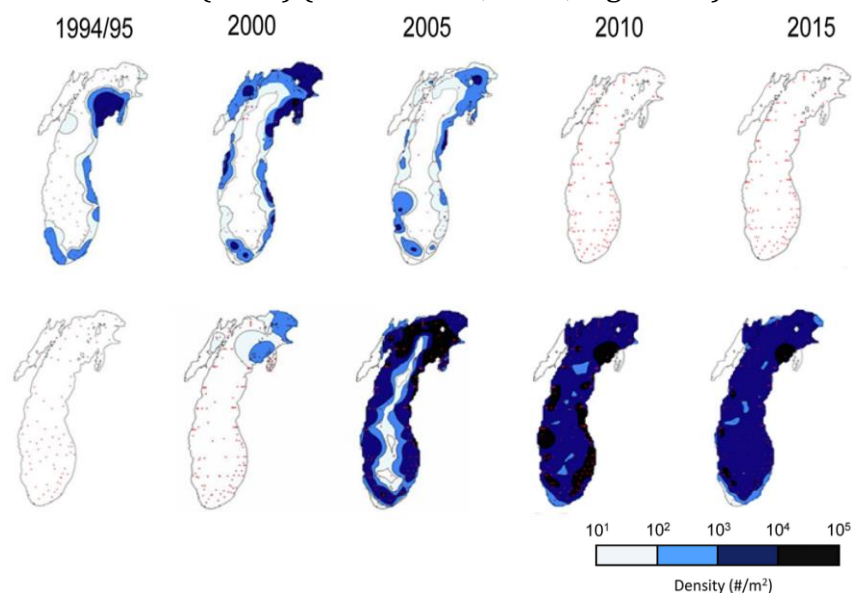


Figure 29: Carte de distribution au fil du temps des deux espèces des dreissènes (zebra en haut, quagga en bas) au sein du Lac Michigan (Mehler *et al.*, 2019).

D'une manière générale, la capacité de la quagga à coloniser une zone plus profonde que la moule zébrée peut lui fournir un avantage car les populations plus importantes en effectifs de certains espaces au sein des lacs et réservoirs leurs permettent la production

d'une descendance plus nombreuse (Ram *et al.*, 2011 ; Karatayev *et al.*, 2014). 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 30). Ces déterminants expliqueraient une grande part des évolutions d'effectifs de ces deux espèces.

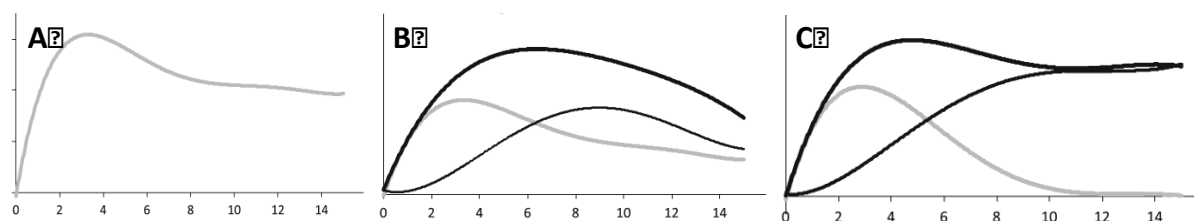


Figure 30: Illustration conceptuelle de la dynamique de la moule zébrée et de la moule quagga dans un milieu lentique basée sur l'observation que zebra atteint son maximum de densité 2,5 ans ($\pm 0,2$) après sa première observation alors que la quagga l'atteint après 12,2 ans ($\pm 1,5$). Dans la situation 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 lentique est peu profond : la dreissène 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 lentique 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).

Sur un plan méthodologique, on perçoit à travers ces exemples l'intérêt de regarder à la fois les densités, les biomasses et les spectres de taille pour une analyse fine des dynamiques. Dans leur étude de synthèse sur des suivis à long terme, Strayer *et al.* (2019) insistent sur le fait que la qualité des données (et leur mesure, pas leur extrapolation) est primordiale pour apporter une expertise utile tant en terme de gestion que de connaissance.

Strayer *et al.* (2019) observent dans leur synthèse sur des suivis à long terme de 67 milieux une grande variabilité de patrons d'évolution temporelle des densités ou biomasses de dreissènes. Très localement une situation peut différer de ce qui est mesuré à une échelle plus grande. Les variations interannuelles peuvent en plus être marquées par des grandes fluctuations (souvent d'un facteur 10 ou plus) ce qui complique les interprétations à partir de données spatio-temporelles ponctuelles.

La quagga finit par être l'espèce dominante sur une majorité de milieux stagnants (8 fois sur 11 dans l'étude de Strayer *et al.*, 2019), et l'inversion du rapport entre une faible densité de quagga et une forte densité de zebra peut être observée en seulement 2 ou 3 ans (Heiler *et al.*, 2013 ; Burlakova *et al.*, 2018 ; Strayer *et al.*, 2019).

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 & 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).

Il apparaît qu'une analyse spatio-temporelle à large échelle est nécessaire pour appréhender correctement les effectifs et densités de dreissènes qui ont une influence sur son fonctionnement.

3.6.3. Relation à la qualité de l'eau

Des caractéristiques du milieu ont souvent été examinées pour tenter de prédire la dispersion et/ou l'impact des Dreissènes. Le calcium a ainsi longtemps été considéré comme le facteur limitant la progression de la moule zébrée, puis de la quagga, mais la qualité de l'eau (pollution chimique, niveau trophique) a également souvent été évoquée.

En termes de polluants, les deux espèces sont bien connues des écotoxicologues comme organismes modèles du fait de leur grande résistance. Des différences marquées existent entre les niveaux de tolérance et de bioaccumulation des zebra et quagga à des micropolluants.

Il ne peut y avoir un déterminant unique aux proliférations de moules mais la concentration en Calcium (Ca) est considérée comme un facteur limitant la survie, le développement ou la dynamique de mollusques. Le calcium est requis par les bivalves pour la croissance de leur coquille, la mobilité de leurs spermatozoïdes, leur balance ionique, la survie des larves et la croissance des juvéniles. Si le calcium est vital, son rôle limitant est très discuté et les valeurs rapportées au-dessous desquelles il devient limitant sont assez variables. L'intégration du calcium dans la coquille ne se fait pas au prorata de la concentration ambiante en calcium.

Les concentrations en Ca ont été utilisées pour réaliser des projections de l'aire d'expansion théorique de la moule zébrée (Mellina & Rasmussen, 1994 ; Whittier *et al.*, 2008). Chez la zebra, des limites inférieures entre 12 et 28 mg/L ont été évoquées (Marsden *et al.*, 2014). Whittier *et al.* (2008) utilisent la limite inférieure de 12 mg Ca²⁺/l pour prédire la distribution nord-américaine de *Dreissena polymorpha*, mais cela a été jugé inapproprié (trop élevé) par d'autres auteurs (Garton *et al.*, 2014). La reproduction a déjà été observée à des valeurs de 12,3 mg/l et la présence dans des eaux à 11 mg/l est avérée dans un lac de l'état de New-York, même si ce cas est unique. La quagga supporte des eaux à 12 mg/l en conditions de laboratoire (Davis *et al.*, 2015). Son optimum de filtration serait 137 mg/l en conditions de laboratoire pour une gamme testée allant de 0 à 180 mg/l (Gopalakrishnan & Kashian, 2020).

Hallstan *et al.* (2010) ont constaté que la concentration en magnésium (Mg^{2+}) était un meilleur élément que le calcium pour prédire la présence des moules zébrées au sein de 30 lacs de Suède. Si le rôle du magnésium semble important, c'est en fait une étude du volant ionique qui permettrait d'obtenir les meilleures prédictions en intégrant les autres ions majeurs pour le métabolisme des bivalves (Na^+ , Cl^- , K).

Par le passé, la pollution de l'eau en Europe a souvent été considérée comme une barrière à la progression des Dreissènes (Van der Velde *et al.*, 2002). Ces dernières décennies, la qualité de l'eau a nettement été améliorée sous l'impulsion de politiques publiques nationales et internationales (Directive Cadre européenne sur l'Eau notamment), ce qui a diminué d'autant le rôle de ces barrières. En Grande Bretagne, des populations sont ainsi réapparues là où elles semblaient avoir disparues, ce qui peut être imputé à l'amélioration de la qualité de l'eau mais également au raccourcissement des temps de transports qui permettent des pressions de propagules plus fortes car un plus grand nombre d'animaux survit au transport (Aldridge, 2010). En Pologne, la moule zébrée est présente depuis deux siècles dans certains lacs et, dans les années 1960, les densités pouvaient atteindre quelques centaines à quelques milliers d'individus. Un déclin très net a été observé des années 1970 aux années 1990, avant que les populations ne remontent en effectif, probablement à la faveur de l'amélioration de la qualité de ces milieux autrefois hypereutrophes (Lewandowski & Stanczykowska, 2014). Il en ressort que la diminution du niveau trophique serait relativement favorable à la prolifération des moules et la quagga est connue pour s'accommoder de milieux dont les teneurs en phytoplancton sont faibles (Baldwin *et al.*, 2002 ; Stoeckmann, 2003).

Des études écotoxicologiques d'exposition à des sédiments pollués ont permis d'apprécier des différences entre zebra et quagga face un stress chimique à base de molécules organiques (Schäfer *et al.*, 2011). Les quagga se sont avérés accumulés plus de pesticides organochlorés que les zebra, probablement du fait de teneurs en lipides plus élevées (d'un facteur moyen de 1,8). Les dommages à l'ADN au niveau des branchies étaient plus importants chez la quagga qui contenait également plus de protéines hsp70, un biomarqueur d'exposition à une contamination chimique. Si les quagga bioaccumulent des pesticides plus que les zebra, les éléments traces métalliques sont souvent plus accumulés par les zebra que par les quagga (Mills *et al.*, 1993c : chrome, molybdène, zinc, Rutzke *et al.*, 2000 : cuivre, zinc, Richman & Somers, 2005 : zinc, nickel, mercure, cuivre, cadmium, Matthews *et al.*, 20015 : zinc, cadmium, cuivre, nickel, cobalt, molybdène) avec cependant des exceptions face par exemple au vanadium (Mills *et al.*, 1993c), au cadmium (Rutzke *et al.*, 2000), à l'aluminium et au fer (Matthews *et al.*, 2015).

Le caractère bioaccumulateur clairement démontré des moules quagga peut engendrer des problèmes de bioamplification le long des réseaux trophiques, amenant à contaminer les espèces en position de top prédateurs (Mills *et al.*, 1993c). Matthews *et al.* (2015) avancent que la différence constatée de bioaccumulation entre zebra et quagga face à des éléments traces métalliques engendre une moindre exposition aux prédateurs dans le cas d'un remplacement de la zebra par la quagga. La plus grande vulnérabilité des quagga en tant que proie pourrait cependant contrecarrer cette hypothèse.

Par ailleurs, l'utilisation de la moule quagga en biomonitoring serait moins performante que la zebra dans la mesure où une exposition des deux espèces aux mêmes conditions se traduit par un niveau de biomarqueurs plus faibles chez la quagga (14 biomarqueurs testés face au nickel et au chrome, Potet *et al.*, 2016). Les réponses à un stress oxydant causé par des polluants organiques et la réponse immunitaire en terme de nombre d'hémocytes sont également très différentes entre la zebra et la quagga (Evariste *et al.*, 2018). Sans études fines des patrons de réponses spécifiques de la quagga face à un stress chimique, cette espèce ne peut être utilisée en biomonitoring et ne doit pas être assimilée à une zebra (Kerambrun *et al.*, 2018 ; Evariste *et al.*, 2018).

4. Interactions entre espèces

4.1. Le remplacement de zebra par quagga

La question de l'interaction zebra-quagga intrigue et est au cœur de la compréhension de l'implantation de la quagga. Une observation étonnante est qu'il n'existerait pas de sites en Europe colonisés par la moule quagga et où la moule zébrée ne serait pas déjà présente, mais cette situation a déjà été observée en Amérique du Nord. Certains pensent que la zebra, espèce ingénieuse s'il en est, modifie le milieu de sorte que l'implantation de sa consœur est favorisée (relation de facilitation). La quagga présente l'avantage de consommer peu d'énergie pour son métabolisme et d'avoir une assimilation efficace. Elle réussit à se reproduire lorsque la nourriture est peu abondante, c'est-à-dire quand la zebra a déjà bien filtré et que le milieu est pauvre en plancton. La quagga colonise une zone bien plus profonde que la moule zébrée, ce qui lui procure un avantage en terme de démographie (densité de reproducteurs). Dans le jeu de la compétition qui s'est installée avec la zebra, la quagga ressort gagnante en milieu profond.

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 : 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). L'arrivée de la quagga après la zebra est qualifiée par certains auteurs de « sur-invasion » (over-invasion, Russel *et al.*, 2014 ; Hetherington *et al.*, 2019).

En France, il n'existe pas de signalement d'écosystèmes où la moule quagga est présente sans que la moule zébrée y soit déjà. Il semble bien que ce soit très souvent le cas partout dans le monde (une exception est le Lac Mead, dans l'Ouest des Etats-Unis). La quagga est clairement un moins bon colonisateur (Karatayev *et al.*, 2011).

En Europe, l'introduction de la moule zébrée étant souvent ancienne, le décalage temporel entre les deux introductions dépasse souvent un siècle. La raison de cette soudaine sympatrie quagga-zebra questionne et la relation passe probablement d'une

facilitation qui permet l'implantation de la quagga, à une compétition qui tend à diminuer ou éliminer la zebra.

En effet, lorsque les deux espèces coexistent sur un écosystème récepteur, un remplacement au fil du temps des moules zébrés par les moules quagga a souvent été observé et dans différents endroits du monde (Mills *et al.*, 1996 ; Stoeckmann 2003; Wilson *et al.*, 2006; Ram *et al.*, 2011; Stewart 2014; Zhulidov *et al.*, 2010, Heiler *et al.*, 2013, Karatayev *et al.*, 2021). Tout récemment, dans le canal Albert (Belgique), la moule quagga a été découverte en petite quantité et pour la première fois en 2009 alors que la moule zébrée était très proliférante dans ce milieu. Deux ans après, Marescaux *et al.* (2016b) observent 90 % de moules quagga au sein des dreissènes échantillonnées. Dans la rivière Meuse, le remplacement de la moule zébrée par la quagga est également observé mais avec un rythme beaucoup moins important. Plus globalement, Heiler *et al.* (2013) estime que le taux de remplacement des abondances relatives de la moule zébrée par la quagga en Europe (Allemagne surtout) augmente de 36 % par an, ce qui avoisine les valeurs obtenues en Amérique du Nord dans les lacs laurentiens et canaux attenants (Stoeckmann 2003; Wilson *et al.*, 2006; Stewart, 2014).

Il semble exister une bien plus grande variété de situations en milieu d'eau courante qu'en milieux stagnants. En cours d'eau, la quagga peut devenir dominante, coexister avec la zebra ou rester à un effectif très faible. En Amérique du Nord par exemple, sur les rivières Mississippi et Ohio, les quagga ne représentent que 1% des dreissènes après 12 ans de coexistence (Grigorovich *et al.*, 2008). Au contraire, dans le canal Soulange (Québec), la proportion de quagga dépend de la profondeur et elle représente 99 % des dreissènes au niveau du fond (Ricciardi & Whoriskey, 2004). Les résultats sont contrastés sur des écosystèmes à proximité des zones d'indigénat. Zhulidov *et al.* (2010) observent par exemple que dans la Dniepr, la moule quagga déplace la moule zébrée mais que dans la Don la moule quagga déclina rapidement après son invasion, alors que la zébrée était présente.

Par contre, en lacs et réservoirs, dans environ 80 % des cas, la quagga devient dominante et cette valeur augmente si l'on ne considère que des milieux profonds où la quagga peut se développer et pas la zebra (Strayer *et al.*, 2019 ; cf paragraphe 3.6.2.).

Dans les cas de cohabitation des deux espèces sur le même milieu, comme dans des lacs artificiels des Pays-Bas, la biomasse totale de dreissènes augmente après le développement de la quagga, même si ce développement est concomitant avec un déclin des moules zébrées (bij de Vaate, 2014). Il en est de même sur des Grands Lacs nord-américains où la biomasse augmente même si la densité reste stable ou décroît au fil du temps (Lac Oneida : Hetherington *et al.*, 2019 ; Lac Ontario : Karatayev *et al.*, 2020) du fait de la taille plus grande des quagga par rapport aux zebra.

Ce type de quantification des ratios zebra-quagga, relativement unique, serait à réaliser sur le Léman. Pour cela il est nécessaire de réaliser des relevés quantitatifs, de bien distinguer les deux espèces et de travailler à la fois en effectifs et biomasses. Ces données peuvent servir de base à des modèles théoriques de filtration des eaux du lac par les bivalves. L'évaluation de la filtration ne peut se faire qu'à partir de données mesurées ou extrapolées des biomasses.

Un intérêt complémentaire aux évolutions d'effectifs entre quagga et zebra est de mieux définir leur spectre de tolérance écologique. Le phénomène de remplacement implique que les moules quagga aurait une ou des caractéristiques qui leur procurent un avantage

concurrentiel par rapport aux moules zébrées. Les moules quagga présentent par exemple des taux de respiration plus faibles que les moules zébrées, ce qui diminue les coûts énergétiques de cette activité. Le gain énergétique servirait à la moule quagga soit pour un investissement dans la croissance de la coquille et de la masse corporelle, soit dans le développement d'un métabolisme permettant une meilleure survie en cas de stress, soit dans la reproduction, ce qui lui procure un avantage vis-à-vis de la moule zébrée lorsque les conditions de nourriture sont limitantes (Baldwin *et al.*, 2002; Stoeckmann, 2003). La moule zébrée présente pour sa part des taux plus élevés de respiration, une plus petite taille et consacre plus d'énergie à la reproduction que la quagga à taille standardisée (Stoeckmann, 2003).

Les moules quagga sont d'autant plus importantes en proportion au sein d'un lac que l'on considère une grande profondeur (Figure 31). 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).

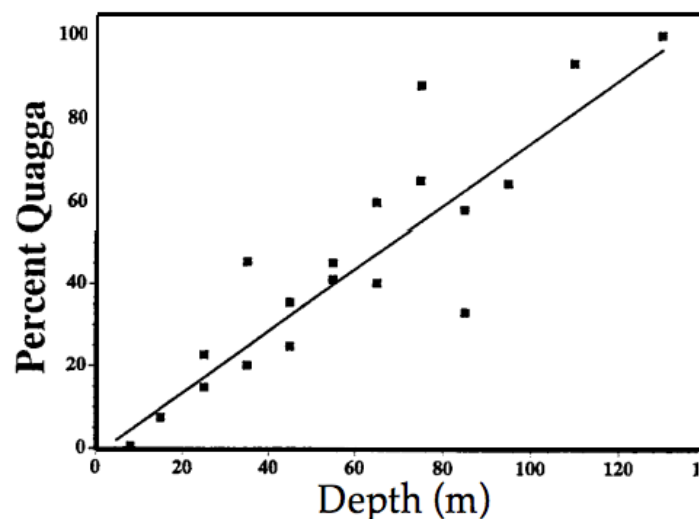


Figure 31: Relation entre la proportion de quagga et la profondeur sur 19 sites différents échantillonnés entre Juin et début Novembre 1992 dans les lacs Erie et Ontario. La régression (significative, $r=0,79$) a pour équation $\%quagga = -0.42 + 0.770 \times (\text{profondeur} - \text{en m})$. D'après Mills *et al.* (1993a). Cette période correspond à une date peu éloignée de l'introduction dans ces milieux (< 10 ans).

Des expériences récentes menées à Namur montrent que si les taux de filtration saisonniers (rapportés à la masse du corps) ne sont pas significativement différents, le taux de croissance des moules quagga est supérieur à celui des moules zébrées (Marescaux *et al.*, 2013). Diggins (2001) dans une expérience de laboratoire avec des animaux du Lac Erie observe un taux de filtration de 37 % supérieur pour les quagga que les zebra de 20 mm de long mais pas de différences significatives pour celles de 15 mm en ne prenant que la taille comme déterminant. Ackerman (1999) dans l'étude pionnière de comparaison de la filtration des deux espèces ne trouvait pas non plus de différences de filtration pour des animaux de 11 mm, mais un avantage aux quagga pour les plus grandes. Baldwin *et al.* (2000 in Diggins, 2001) n'ont pas trouvé de différences significatives entre les taux de filtration de deux espèces même si une tendance se dégageait pour les grandes quagga à filtrer plus. Diggins (2001) relève que la comparaison à taille équivalente ne correspond pas à un âge équivalent, la quagga

grandissant plus vite. A âge équivalent, la quagga aurait probablement un taux de filtration plus important.

Il serait intéressant d'analyser la distribution de la quagga et de ses densités en fonction du niveau trophique du lac et son hétérogénéité spatiale.

Un autre élément est que la ponte des moules quagga serait plus précoce dans l'année, ce qui permet aux animaux de croître plus longtemps que les moules zébrées qui arrivent ensuite (Baldwin *et al.*, 2002 ; Claxton & Mackie, 1998). Une conséquence est que les jeunes individus de moules quagga atteignent une taille plus grande leur permettant de mieux survivre aux rigueurs hivernales. La moule quagga est également apte à se reproduire à des températures plus basses (eaux profondes) que la zebra (Roe & MacIsaac, 1997 ; Claxton & Mackie, 1999). Une modélisation en structure d'âge a permis de montrer la dominance des quagga en conditions d'eau froide (< 20 °C), quelle que soit la turbidité (Huang *et al.*, 2016).

Le suivi des véligères au sein du plancton serait d'intérêt pour vérifier que la reproduction de la quagga est effectivement précoce et permet un développement sur un temps plus long que la zebra.

4.2. Compétition avec d'autres espèces

4.2.1. Des assemblages inédits

Les activités humaines et la globalisation des échanges commerciaux ont permis à des espèces aquatiques dont les milieux sont disjoints de sortir de leur aire d'origine pour gagner de nouveaux écosystèmes, quelques fois très loin de leur aire native. Les milieux aquatiques de France métropolitaine sont ainsi aujourd'hui envahis par au moins cinq espèces de bivalves d'eau douce *Dreissena polymorpha* (la moule zébrée), *D. r. bugensis* (la moule quagga), *Corbicula fluminea*, *C. fluminalis* (toutes deux appelées palourdes asiatiques) et *Sinanodonta woodiana* (l'anodonte chinoise) mais aussi plus de 150 autres espèces exotiques, invertébrés, poissons, plantes (Beisel *et al.*, 2017).

Au sein des bivalves, l'association moule zébrée-*Corbicula fluminea* sur un même milieu est la plus fréquente alors que ces deux espèces n'étaient *a priori* jamais observées en sympatrie auparavant. C'est ainsi un melting-pot d'espèces d'origines variées qui est observé sur des grands milieux (Beisel *et al.*, 2001). Ces assemblages inédits (aussi bien entre exotiques qu'entre exotiques et faune locale) conduisent à des interactions souvent difficiles à prévoir et même à imaginer.

Compte tenu de leur profil très singulier, il n'y a pas de véritable compétition pour l'espace avec les autres espèces de bivalves, qu'elles soient d'origine native ou exotique car ce sont des espèces fouisseuses qui affectionnent les substrats meubles, plutôt lotiques pour les Corbicules, plutôt lenticules pour les Unios et Anodontes. Au contraire, l'épibiontie permet à des grappes de Dreissènes de se fixer sur la partie émergée de coquilles de bivalves partiellement enfouies dans le substrat. Une compétition peut exister vis-à-vis de ressources trophiques, toutes ces espèces étant filtreuses.

4.2.2. Comme une moule à son rocher : l'épi-biontie des dreissènes sur d'autre animaux

La fixation des dreissènes est un facteur clé de leur impact sur d'autres animaux, les moules Unionidae autochtones en particulier. L'impact à forte densité de Dreissènes peut être fort sur la dynamique de population des Unios et Anodontes mais n'a jusqu'à présent jamais engendré d'extinction. L'épibiontie par la zebra serait plus impactant (car plus dense) que celui de la quagga.

Les dreissènes se développent sur une grande variété de supports et y compris sur des organismes vivants au premier rang desquels figurent les coquilles des mollusques lamellibranches (Figure 32). La présence des dreissènes les gêne, que ce soit pour ouvrir leurs valves, filtrer l'eau (respirer et se nourrir), se déplacer ou s'enfoncer dans le sédiment (Schloesser *et al.*, 1996). Ce sujet a été beaucoup plus sensible en Amérique du Nord qu'en Europe, car la diversité de mollusque lamellibranches est très différente entre les deux continents : 297 espèces d'Unionidae en Amérique du Nord (Bogan, 2008), contre seulement 14 en Europe. Une différence importante entre ces continents est qu'une partie des Unionidae et Dreissenidae ont un passé évolutif commun en Europe alors que les espèces nord-américaines sont naïves vis-à-vis de l'épibiontie (Karatayev *et al.*, 1997). Il en résulte que l'épibiontie existe en Europe sur les Unionidae mais pas avec l'ampleur de ce qui est observé en Amérique du Nord. Le nombre d'animaux parasités et la charge parasitaire (nombre de dreissènes par moule-support) sont généralement plus faibles en Europe et par conséquent moins impactant (données de l'auteur). Pourtant, l'impact de cette épibiontie est clairement négatif sur les individus Unionidae qui la subissent (Bodis *et al.*, 2013).



Figure 32: Photos de bivalves subissant l'épibiontie par des *Dreissena*: *Anodonta anatina* (a), *Sinanodonta woodiana* (b), *Unio pictorum* (c), *Unio tumidus* (d), et *Corbicula fluminea* (e). L'impact est négatif pour tous les Unionidae, y compris l'Anodonte chinoise, mais pas pour les Corbicules. D'après Bodis *et al.* (2013). Animaux du Lac Balaton (Hongrie) où la densité de dreissènes (des zebra à l'époque) peut atteindre 220.000 ind./m² (Balogh *et al.*, 2008).

Malgré le phénomène indiscutable d'infestation des Unionidae par les Dreissènes, l'impact très négatif des Dreissènes sur les grands bivalves en Amérique du Nord est un sujet controversé car le déclin des Unionidae avait commencé bien avant l'introduction des dreissènes (Gurevitch & Padilla, 2004). De nos jours, aucune espèce n'a complètement disparu du fait des dreissènes, mais localement les populations ont quelques fois déclinées jusqu'à l'extinction. La destruction et la transformation des habitats, la pollution, l'eutrophisation et la détérioration de la qualité de l'eau pouvant conduire à des périodes d'anoxie. La perte des poissons hôtes pour les larves d'Unionidae, obligatoirement parasites, serait aussi en réalité une cause du déclin des grands lamellibranches. Dans la rivière Hudson (Etat de New-York), ce n'est pas l'épibiontie par les dreissènes qui est la première cause du déclin des Unionidae mais plutôt une compétition par exploitation de la ressource planctonique (Strayer & Malcom, 2014). Les données manquent pour comparer les effets de la zebra et de la quagga sur les Unionidae (Lucy *et al.*, 2014) mais les quelques données disponibles suggèrent que l'impact des quagga est moindre que celui des zebra (Karatayev *et al.*, 2014), ce qui fait de la quagga une menace assez faible pour la survie des mollusques natifs.

Si les effets au niveau de la population sont controversés, les effets physiologiques ont souvent été mis en évidence tant aux Etats-Unis qu'en Europe (Sousa *et al.*, 2011b). *D. polymorpha* colonise le côté postérieur de la coquille des Unionidae ce qui affecte son taux de filtration, gêne sa locomotion et son comportement d'enfouissement. L'occlusion des valves, à forte densité de dreissènes, est responsable de la suffocation de l'individu hôte (par manque d'oxygénation), ce qui peut se répercuter sur la nature du phytoplancton présent (Schloesser *et al.*, 1996). La conséquence est une diminution des réserves énergétiques, du taux de croissance et *in fine* de la survie de l'individu (Sousa *et al.*, 2011b).

Il est probable qu'il n'y ait pas de différences entre les conséquences liées à la zebra et celles liées à la quagga. Cependant, la variabilité des résultats reportés dans la littérature montre que l'importance de l'épibiontie et de ces conséquences est contexte-dépendante : toutes les espèces hôtes ne réagissent pas de la même manière (taux de mortalité différents entre espèces nord-américaines, Strayer & Malcom, 2007a). Les Dreissènes, en fonction des populations que l'on considère, n'ont pas toujours la même aptitude à se fixer sur un bivalve natif (Haag *et al.*, 1993). Des études locales sont donc nécessaires pour une meilleure analyse de ces phénomènes, en fonction des enjeux locaux.

4.3. Impact sur le fonctionnement d'un écosystème : effets des traits ingénieurs et d'un profil singulier

Dans l'absolu, l'impact de la moule quagga n'a jamais véritablement pu être étudié car les milieux suivis étaient déjà impactés par la moule zébrée. Le suivi du fonctionnement d'un écosystème envahi avec uniquement des moules quagga constituerait une première en Europe. En attendant ce type d'investigations, 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. Les impacts sont quasi

impossibles à prédire avec précision: les fluctuations d'effectifs peuvent être très variables et relativement imprévisibles au fil du temps (Strayer & Malcom, 2006 ; Karatayev *et al.*, 2011, 2014). *D. polymorpha* est classée parmi les 100 espèces invasives les plus nuisibles en Europe (DAISIE, 2008).

4.3.1. Filtration et réseau trophique

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. 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. Si ce lien existait déjà, l'arrivée des invasifs en démultiplie l'importance qui était jusqu'alors relativement anecdotique. Pourtant les taux de filtration sont aujourd'hui mal évalués du fait d'un manque d'études sur l'extrapolation de résultats de laboratoire au milieu naturel, des facteurs qui contrôlent cette activité (température, nature et diamètre des matières en suspension, pressions biotiques ou chimiques) ou encore de son impact sur le bactério-plancton.

4.3.1.1. Comment « fonctionne » la filtration ?

La filtration assure des fonctions sur le plan de la nutrition, de la respiration, de l'excrétion (produits du catabolisme, régulation ionique) et de la reproduction (éjection des produits génitaux). Le mécanisme fait intervenir deux siphons et des branchies, appelées aussi cténidies chez les bivalves. L'eau est pompée par le siphon inhalant pour entrer dans la cavité palléale. Les particules sont triées au niveau des branchies, puis l'eau passe par une cavité suprabranchiale avant d'être expulsée par le siphon exhalant. Les particules suivent un trajet complexe au sein des hémibranchies et certains éléments filtrés sont rejetés après une sorte de tri interne (très bien décrit dans Baker *et al.*, 2000, pour la zebra). Chez la zebra, le siphon inhalant est dirigé dorsalement, de section ronde et large, entouré de 80 à 100 tentacules disposés en deux cercles concentriques. Le siphon exhalant a une section plus petite et il est dépourvu de tentacules (Morton, 1993).

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 de 20 à 407 ml/ind./h, soit de 44 à 381 l/g de carbone de la masse de l'individu par jour (synthèse de Marescaux *et al.*, 2016a, Tableau 4). Ils sont donc très variables selon les conditions de laboratoire et, par exemple, le type de nourriture utilisé.

Tableau 4. Synthèse de différentes valeurs obtenues dans la littérature sur les taux de filtration de la quagga ramenée en ml/ind.h ou en l/g de C de l'animal par jour. Les valeurs de l'encadré pointillé sont données pour la zebra à titre comparatif. D'après Marescaux *et al.* (2016a).

Author	Type of food	T (°C)	ml/ind.h	l/gC.d
Diggins (2001)	Natural sediments	8–22	400	72–336
Baldwin et al. (2002)	<i>Chlamydomonas</i>	20	20–85	6.88–29.22
	<i>Nannochloris</i>	20	10–407	3.44–139.88
Vanderploeg et al. (2010)	Natural seston	1–7	–	117–381
	<i>Cryptomonas</i>	1–7	–	133–625
Tang et al. (2013)	Natural Seston	5–23	–	44–158
Sprung & Rose (1988)	<i>Chlamydomonas</i>	–	50–230	–
Reeders et al. (1989)	Natural Seston	0.6–17.7	15–170	–
Reeders and bij de Vaate (1990)	Natural Seston	3–21	10–80	–
Bunt et al. (1993)	<i>Cryptomonas</i>	20	0.2–2	–
Fanslow et al. (1995)	Natural Seston	6–25	–	96–976.8
Sprung (1995)	<i>Chlamydomonas</i>	5–25	20–400	–
Roditi et al. (1996)	Natural Seston	20	115	–
Diggins (2001)	Natural sediments	8–22	300	72–264
Baldwin et al. (2002)	<i>Chlamydomonas</i>	20	20–125	13.83–86.43
	<i>Nannochloris</i>	20	18–402	12.45–277.96
Vanderploeg et al. (2010)	<i>Cryptomonas</i>	3	–	200.16

Le taux de filtration dépend étroitement de la quantité de ressources dans le milieu. Des mesures en laboratoire permettent de décrire la forme de la relation entre le taux d'ingestion ou le taux de filtration et la concentration en nourriture. Marescaux *et al.* (2016a) observent chez les quagga de la Meuse une courbe de type III (sigmoïde) dans la classification proposée par Rothaupt (1990) (Figure 33). Kemp & Aldridge (2018) observent des courbes de type I dans toutes leurs conditions expérimentales pour les zebra comme pour les quagga. Les taux de filtration n'étaient pas différents entre les deux espèces à 4°C et à 12 °C. Grossièrement, une concentration en chlorophylle *a* d'environ 10 µg /l permettait d'observer les meilleurs taux de filtration dans l'étude de Marescaux *et al.* (2016) (Figure 34). Ces patrons de réponses théoriques et observés sont d'importance pour comprendre et modéliser les effets induits par la filtration en fonction des concentrations de plancton.

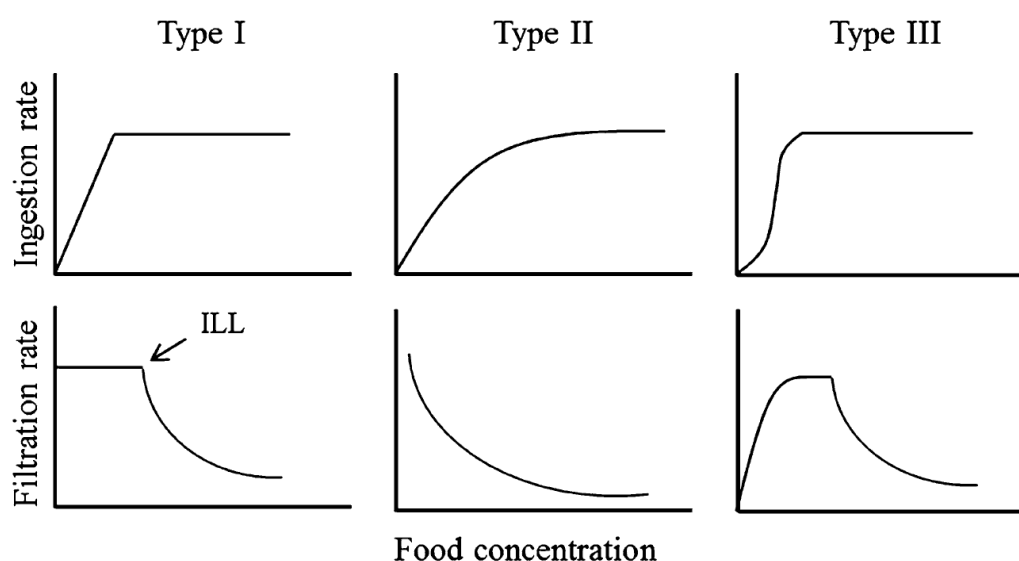


Figure 33: Il existe trois modèles théoriques de réponses fonctionnelles d'organismes filtreurs face à une augmentation de la ressource. Les travaux de Marescaux *et al.* (2016a) tendent à montrer que la quagga appartient au type III (modèle sigmoïde),

Kemp & Aldridge (2018) observent des courbes de type I. D'après Marescaux *et al.* (2016a).

	$\mu\text{g Chl-a/L}$	Mean filtration rate $\pm$ standard deviation (L/gC.d)			
		Summer	Fall	Winter	Spring
Zebra	2.5	34 $\pm$ 58	114 $\pm$ 198	250 $\pm$ 263	151 $\pm$ 162
	5	94 $\pm$ 95	275 $\pm$ 354	225 $\pm$ 272	159 $\pm$ 199
	10	60 $\pm$ 104	671 $\pm$ 291	151 $\pm$ 181	208 $\pm$ 185
	20	186 $\pm$ 144	517 $\pm$ 88	0 $\pm$ 0	78 $\pm$ 135
	40	133 $\pm$ 106	57 $\pm$ 99	0 $\pm$ 0	100 $\pm$ 83
Quagga	2.5	63 $\pm$ 65	69 $\pm$ 81	18 $\pm$ 31	0 $\pm$ 0
	5	94 $\pm$ 94	184 $\pm$ 169	83 $\pm$ 75	166 $\pm$ 26
	10	245 $\pm$ 217	155 $\pm$ 145	95 $\pm$ 24	144 $\pm$ 19
	20	135 $\pm$ 54	267 $\pm$ 150	78 $\pm$ 62	153 $\pm$ 23
	40	89 $\pm$ 37	103 $\pm$ 71	25 $\pm$ 18	120 $\pm$ 74

Figure 34 : Résultats des mesures de taux de filtration moyens de Marescaux (2014) avec des individus de la Meuse, selon la saison et la concentration de phytoplancton (algues de culture) exprimée en $\mu\text{g Chl-a/l}$.

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./m². 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.

4.3.1.2. Un réseau trophique modifié

La filtration est le trait comportemental qui induit des conséquences trophiques où les bivalves prolifèrent. L'activité de filtration, intense à l'échelle d'une population de dreissène, est un trait d'union entre la colonne d'eau et le fond d'un cours d'eau, entre le seston et le benthos. 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 moule zébrée adulte filtre très grossièrement 1 à 2 litres 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 & Davids, 1982 ; Sprung & Rose, 1988 ; Aldridge *et al.*, 2006). La taille des particules conditionne donc ce qui entre ou pas à l'intérieur d'un individu. Il est utile en terme de gestion de garder à l'esprit que ce sont les animaux de grande taille, c'est-à-dire les plus vieux, qui influenceraient le plus la composition en microzooplancton (Pace *et al.*, 2010 ; Strayer & Malcom, 2014), par une consommation directe proportionnelle à la taille et une moins grande sélectivité des particules ingérées car les siphons de grands animaux présentent un plus grand diamètre (MacIsaac *et al.*, 1995).

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) (synthèse d'un modèle bioénergétique dans Schneider, 1992, sur la zebra dans les Grands Lacs US mais avec un calage du modèle sur des données issues du Lac Constance). La moule zébrée est considérée comme sélective vis-à-vis de sa nourriture (Baker *et al.*, 1998, 2000 ; Dionisio Pires *et al.*, 2004a, b), c'est-à-dire vis-à-vis du tri de ce qui est retenu comme ressource alimentaire par rapport à ce qui est rejeté comme pseudo-fèces.

L'animal perçoit chimiquement la qualité de ce qui est ingéré, ce qui stimule ou inhibe son activité de filtration (Ten Winkel & Davids, 1982 ; Pires *et al.*, 2004). Des algues peuvent être toxiques, comme *Microcystis* (cyanobactérie) qui a des effets négatifs sur les dreissènes (Vanderploeg *et al.*, 2009), provoquant une baisse de la filtration, des pseudo-diarrhées et un défaut d'absorption (Juhel *et al.*, 2006). On retiendra qu'un milieu avec présence de *Microcystis* est de faible qualité pour la moule zébrée. Paradoxalement, l'augmentation des *Microcystis* au sein des lacs Ontario, Michigan et Huron a pu être associée à l'éclaircissement de l'eau, au recyclage d'éléments nutritifs solubles et au tri de particules tous trois liés à l'activité de filtration des dreissènes (Watson *et al.*, 2016).

La qualité de la nourriture pour un organisme filtreur peut s'exprimer au sein du seston par le rapport entre la matière organique et la matière inorganique, la présence de toxines, la présence d'acides gras polyinsaturés, et la taille/la forme des cellules algales (Juhel *et al.*, 2006). La filtration étant peu sélective dans ce qui est ingéré, elle devrait en retour favoriser le plancton à croissance rapide et possédant des mécanismes de flottabilité qui lui permettent d'éviter de partager son habitat avec les dreissènes (MacIsaac, 1996a – sur zebra).

Les individus perçoivent aussi l'écoulement des fluides autour des siphons. Ackerman (1999) dans une étude utilisant une chambre d'écoulement a examiné l'influence de la vitesse de l'eau sur la filtration par zebra et quagga. La filtration du plancton augmentait de 50 % entre 0,4 à 3,2 cm/s et 9 cm/s (l'optimum) pour diminuer ensuite (- 20 % à une vitesse d'environ 20 cm/s). Cette valeur et ce patron de réponse (Figure 35) sont très similaires à ce qui est observé par Xia *et al.* (2021) chez la quagga. On relèvera que la valeur optimum est très proche des 10-12cm/s d'écoulement de l'eau qui semblent être l'optimum de filtration de moules marines (Ackerman & Nishizaki, 2004).

Xia *et al.* (2021), chez la quagga, croisent plusieurs facteurs susceptibles de faire varier le taux de filtration et observent expérimentalement à l'aide d'une chambre à flux des variations d'un facteur 2 à 10. Les températures les plus froides induisent jusqu'à 10 fois moins de filtration que les températures les plus chaudes testées. Xia *et al.* (2021) observent surtout des taux de filtration 3,5 fois supérieurs chez des individus obtenus à

plus de 20 m de profondeur par rapport à des individus récoltés plus en surface (2 à 10 m).

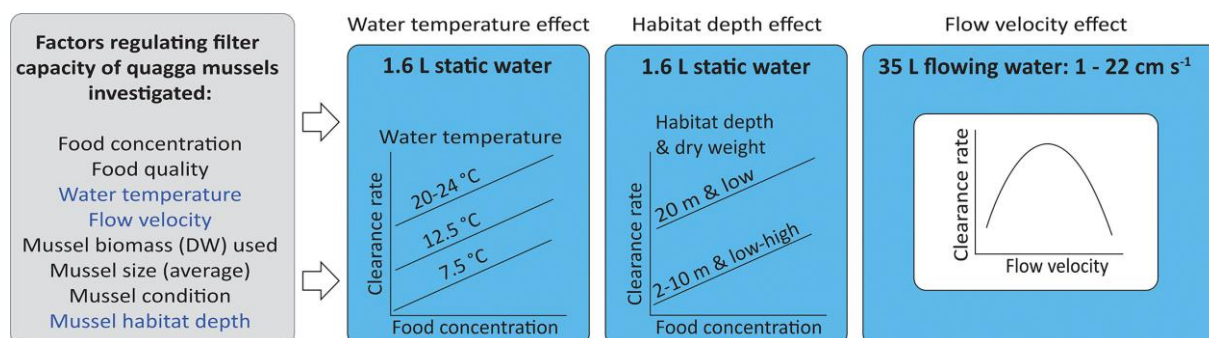


Figure 35: Les facteurs abiotiques qui influencent la filtration par la quagga. D'après Xia *et al.* (2021).

Les vitesses de courant s'avèrent primordiales pour comprendre la filtration mais aussi la fixation. Leurs rôles critiques sont largement ignorés par les écologues (Chen *et al.*, 2011). Il serait intéressant d'investiguer le rôle des vitesses d'écoulement dans une gamme écologiquement réaliste par rapport à des contextes précis où les dreissènes posent problème.

La dissection d'un exemple permet de mieux comprendre l'importance de la filtration en tant que modulateur du réseau trophique et cette illustration a une portée très générale car le processus est quasiment toujours le même.

Le cas de la moule zébrée dans la rivière Hudson (État de New York, États-Unis) est particulièrement bien documenté, car les scientifiques (en particulier l'équipe du Dr Strayer) disposaient d'un suivi relativement long des compartiments biologiques avant et après l'introduction de la dreissène (voir par exemple Strayer *et al.*, 1999 pour une vue très synthétique). L'activité de filtration sert à la respiration et à l'alimentation en phytoplancton et en zooplancton de petite taille. Tout ce qui est en suspension dans l'eau et de taille inférieure au diamètre du siphon inhalant passe à l'intérieur de l'animal. Suite à l'implantation massive de la moule, les volumes d'eau de la rivière filtrés par des organismes ont été multipliés par cinquante. Une conséquence directe est la production de fèces et pseudo-fèces (partie filtrée non digérée) qui traduit un transfert d'énergie (de matière organique) du seston (de la colonne d'eau) vers le benthos (Botts *et al.*, 1996 ; MacIsaac, 1996b). Les densités de plancton en suspension dans la colonne d'eau se sont effondrées: le phytoplancton *via* une consommation directe par les moules, le (micro)zooplancton faute de nourriture phytoplanctonique à brouter. Sans ce plancton auparavant présent, les eaux sont devenues extrêmement claires et la lumière a pu pénétrer beaucoup plus profondément dans la rivière. La quantité de nutriments dans l'eau (azote et phosphore essentiellement) permet le développement massif de macrophytes, végétaux supérieurs et algues, sur le fond. Cette modification de l'habitat a des conséquences significatives, directement ou pas, sur les populations d'invertébrés benthiques et sur les populations piscicoles.

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 décrits ci-dessus (Higgins & Vander Zanden, 2010 ; Higgins, 2014, Figure 36). 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). Mayer *et al.* (2014) parlent d'une benthification du lac (Figure 37) 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).

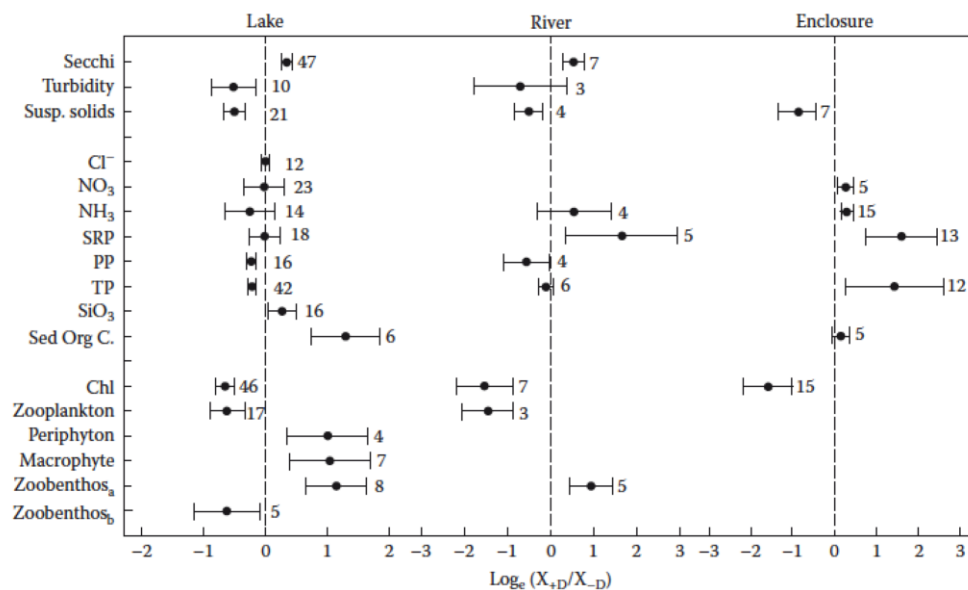


Figure 36 : Amplitude des effets des Dreissènes dans les lacs, les rivières ou des enclos expérimentaux, sur des paramètres physiques, chimiques ou biologiques. Les valeurs représentées en abscisses sont des différences entre les périodes pré- et post-introduction des moules, rapportées à une échelle 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.

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 (Figure 36) 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 promus 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).

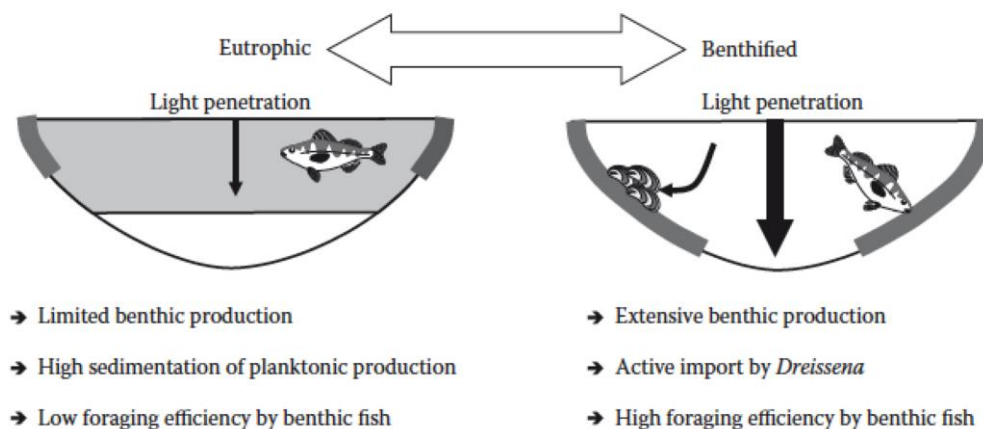


Figure 37: Description des changements associés au processus de « benthification » : la diminution de la turbidité de l'eau permet une production primaire benthique plus importante et sur une surface plus vaste. Le transfert de matière de la zone pélagique vers la zone benthique passe d'une sédimentation 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).

Kissman *et al.* (2010) ont comparé 25 lacs nord-américains (Etat du Michigan) colonisés par les dreissènes et 25 lacs non-colonisés, tous avec une stratification thermique et des concentrations en nutriments comparables, pour investiguer les effets des moules sur le micro- et macro-zooplancton. Dans les lacs envahis, la biomasse de phytoplancton était de 24 % plus faible que dans les lacs non envahis et la biomasse de microzooplancton était de 44 % plus faible (-39 % de ciliés, -45 % de rotifères). La biomasse de macrozooplancton était de 33 % plus faible (-40 % de daphnies). Ces valeurs sont hautement significatives mais plus faibles que celles généralement observées sur des systèmes moins profonds et plus brassés. L'influence des dreissènes est due à la fois au broutage du phytoplancton, à la prédation du microzooplancton et à une compétition pour les ressources planctoniques avec le zooplancton quelle que soit sa taille (Figure 38). L'effet est majoritairement celui d'un herbivore vis-à-vis des ciliés et majoritairement celui d'un compétiteur vis-à-vis des rotifères par exemple. Barbiero *et al.* (2006) relèvent que les taux de silice ont significativement augmenté dans le lac Érié après l'introduction des dreissènes, probablement du fait d'un relâchement de tension sur cette ressource par le phytoplancton appauvri suite à l'activité de filtration. La favorisation d'espèces de diatomées à haut besoin en silice aurait alors pu opérer pour expliquer les changements de communautés planctoniques.

Vanderploeg *et al.* (2009) posent l'intuitive question d'un retour de cette sélection envers les bivalves: si des espèces du plancton résistantes à la filtration sont sélectionnées, ne pourrait-il y avoir à terme des conditions moins favorables pour les

moules et finalement un taux de filtration plus faible ? Un équilibre prédateur-proie peut-il s'établir compte tenu des temps de développement du plancton et des moules ?

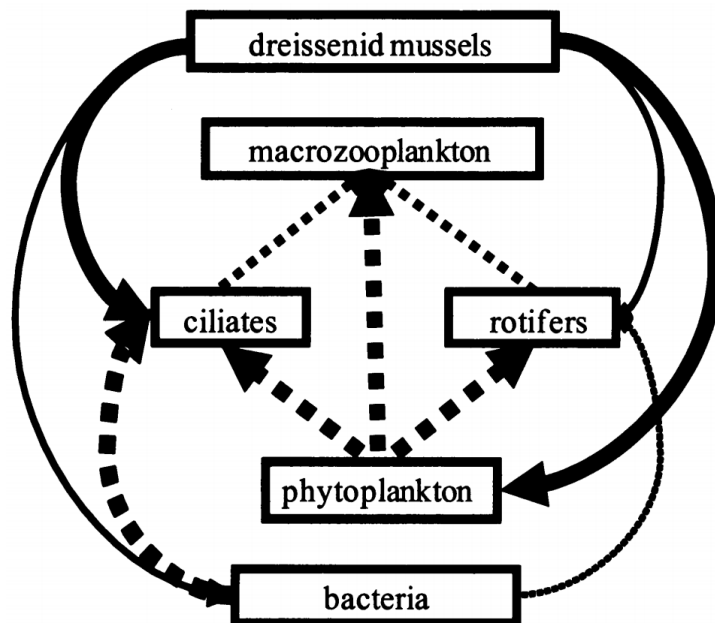


Figure 38: Schéma simplifié des effets trophiques de la filtration par les dreissènes sur le zooplancton dans des lacs stratifiés. Les lignes pleines représentent des effets directs dont l'importance est figurée par l'épaisseur du trait. Les lignes pointillées représentent des effets indirects. Les ciliés, rotifères, et le macro- zooplancton peuvent être affecté de multiples manières par l'activité de filtration des dreissènes. Les effets indirects liés à la transparence de l'eau, aux nutriments ou au carbone organique dissous ne sont pas représentés. D'après Kissman *et al.* (2010).

Une autre question intéressante, traitée en partie par Strayer (2013), est celle du devenir de la biomasse produite par les bivalves. Chez les Unionidae par exemple, plusieurs auteurs considèrent que les nutriments utilisés pour la production de biomasse sont finalement perdus pour l'écosystème aquatique car les Unionidae adultes sont rarement consommés par des prédateurs. On parle d'un cul de sac dans le transfert d'énergie ou de matière au sein de l'écosystème. Cette conception est fautive pour les dreissènes qui sont consommées par des organismes aquatiques et ont une durée de vie relativement courte (2 à 4 ans). La biomasse des bivalves peut en fait être considérée comme un stockage temporaire plutôt que comme une perte dans un flux de matière. Des écologistes utilisent le terme de « capacitance » par analogie en physique avec un stockage par accumulation d'énergie électrique avant d'être délivrée sur un temps court. Les nutriments accumulés au sein des tissus des organismes peuvent être redonnés au milieu à trois occasions : (i) lors de la production de gamètes, (ii) lors de l'excrétion de protéines dégradées en conditions de stress, (iii) à la mort de l'individu. Strayer (2013) a synthétisé que chacune de ces occasions correspond à une restitution quantitativement importante d'énergie ou de matière chez des Unionidae nord-américains. S'agissant de la moule quagga, il est probable qu'il en soit de même.

Le nombre très limité d'études de l'effet des proliférations de bivalves sur les poissons ne permet pas de réaliser une synthèse quantitative. Tout dépend probablement de leur

aptitude à adapter leur régime alimentaire aux nombreux changements induits par les dreissènes sur l'écosystème. La première réponse des espèces piscicoles est comportementale mais ce volet de recherche n'est malheureusement pas fortement soutenu et les études sont rares. Dans le cas de la rivière Hudson et face à *Dreissena polymorpha*, les poissons ont augmenté leur taux de croissance (+ 12 %), leur abondance de poissons littoraux (+ 97 %), et dans le même temps diminué la croissance (-17 %) et l'abondance (-28 %) des poissons pélagiques (Strayer *et al.*, 2004). Ce schéma est celui le plus probable dans le cas d'une prolifération par les dreissènes. Cependant, les conséquences sont moins facilement prévisibles si elles s'accompagnent de l'introduction simultanée de poissons exotiques, comme les gobies arrivés en même temps que la moule quagga dans beaucoup de systèmes colonisés (voir chapitre 4.3.3.1.).

4.3.1.3. Un contrôle 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.

Les fèces et pseudo-fèces de dreissènes sont riches en azote comparativement à d'autres filtreurs (Atkinson *et al.*, 2010) et peuvent augmenter significativement les teneurs en ammonium et nitrates dans l'eau (Nogaro & Steinman, 2014). Le contrôle du plancton au sein des Grands Lacs nord-américains serait majoritairement lié à la disponibilité du Phosphore (Jiang *et al.*, 2015 ; Scavia *et al.*, 2016 ; Li *et al.*, 2021). Il faut cependant garder à l'esprit que même quand la limitation de la production planctonique est liée à la disponibilité du P, la disponibilité et les formes de l'azote peuvent contrôler la structure des communautés planctoniques (Watson *et al.*, 2016).

Le développement des dreissènes peut modifier à la baisse les teneurs en phosphore de la colonne d'eau (Vanderploeg *et al.*, 2001, 2009 ; Raikow *et al.*, 2004) en le piégeant et le rendant indisponible pour le plancton (contrôle du réseau trophique dit *bottom-up*, par la base). Les généralisations sont cependant difficiles et dans des lacs sans stratification avec peu de matière organique dans le sédiment, le relargage de nutriments dans l'eau par les Dreissènes peut au contraire représenter une source de phosphore importante qui peut stimuler la production phytoplanctonique (Sarnelle *et al.*, 2005 ; Nogaro & Steinman, 2014). Dans tous les cas, les dépôts de fèces et pseudo-fèces rejetés par les bivalves sont transformés par des bactéries en éléments dissous qui

stimulent les productions primaire et/ou secondaire et influencent fortement le cycle des éléments nutritifs (Vaughn *et al.*, 2007 ; Ozersky *et al.*, 2013).

Dans la partie Ouest du Lac Erie, des efflorescences à cyanobactéries plus fréquentes et les augmentations de leurs biomasses à la suite d'une dominance des quagga ont conduit Conroy *et al.* (2005) à examiner le rôle des deux espèces zebra et quagga sur les taux d'excrétion d'azote et de phosphore. Les moules consomment du plancton, et participent clairement à la reminéralisation des nutriments par voie d'excrétion. Selon les résultats de Conroy *et al.* (2005) la zebra présente un taux d'excrétion plus important que la quagga. A l'échelle du lac, les dreissènes démultiplient la reminéralisation, rendant plus court le temps de turnover des cycles de l'azote et du phosphore. Cette augmentation du flux de nutriments en provenance des dreissènes peut faciliter la croissance du phytoplancton et les efflorescence de cyanobactéries dans les milieux peu profonds et/ou brassés.

Les quagga peuvent donc limiter le plancton par l'action de filtration (Barbiero *et al.*, 2006, 2018 ; Higgins & VanderZanden, 2010) mais également en stimuler la croissance par la reminéralisation, directe par excrétion ou via des bactéries, des matières filtrées (Hecky *et al.*, 2004). La résolution de ce paradoxe apparent tient à la spatialisation des processus. Ce phénomène est nommé « déviation côtière » (*nearshore shunt*, Figure 39) en référence à la densité plus forte de moules zebra dans les zones littorales qui augmentent à ces endroits la disponibilité du phosphore au dépend de la zone pélagique (Hecky *et al.*, 2004). Le phénomène serait assez analogue à ce qui se passe sur des récifs coralliens. La rétention du phosphore sur les bordures se fait au dépend de la zone pélagique au sein de laquelle la production planctonique peut être affectée très significativement (Vanderploeg *et al.*, 2010), en particulier au printemps et en été pendant la plus forte croissance des dreissènes et des plantes du littoral (Hecky *et al.*, 2004).

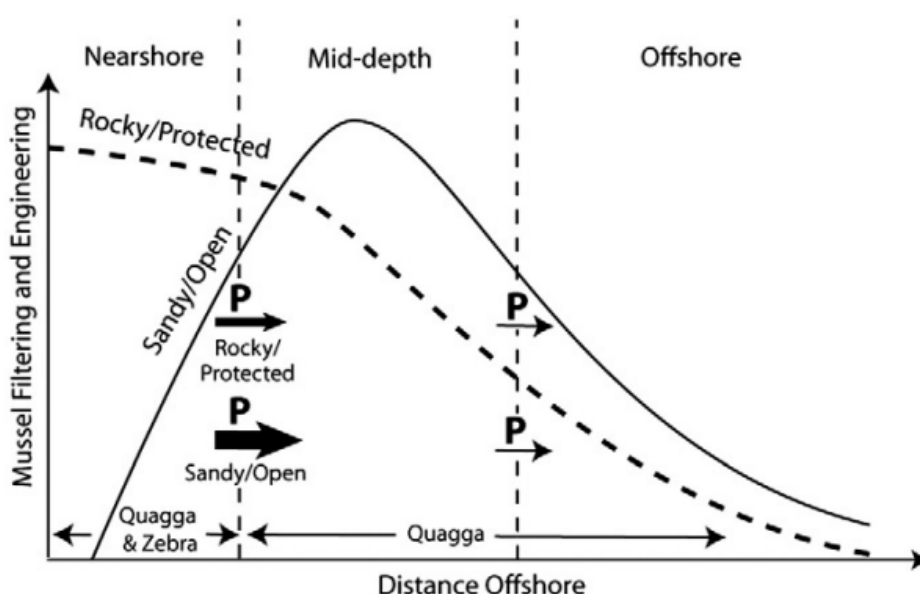


Figure 39: Schéma hypothétique de l'effet de la distribution spatiale des dreissènes sur la filtration et leur activité ingénieure, en lien avec le transfert du phosphore (P) et du carbone (C) de la zone littorale vers la zone pélagique, selon les substrats types dominants. Quand les substrats durs sont absents des profondeurs intermédiaires, les

les moules quagga deviennent un important puits à P et C transitant normalement (sans dreissènes) du littoral vers la zone pélagique. D'après Vanderploeg *et al.* (2010).

Dans tous les cas, il s'agit d'un piégeage par les moules de phosphore qui pourrait au départ n'être qu'en transit au sein de la masse d'eau (Figure 40). Au fil du temps, le milieu devrait tendre à s'enrichir même si le P piégé par la biomasse benthique n'est plus biodisponible dans la colonne d'eau mais au fond ? Cela a pu être montré *in situ* dans le Lac Michigan, et avec un relargage de nutriments à proximité des dreissènes dans une quantité suffisante au développement d'algues benthiques du genre *Cladophora* (Dayton *et al.*, 2014).

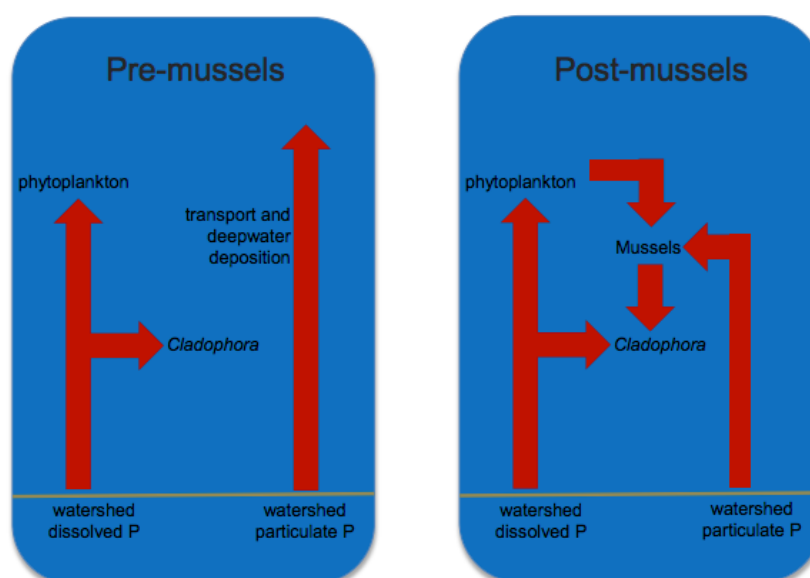


Figure 40: Illustration de la déviation côtière du phosphore (extrait du mémoire de fin d'étude de Dayton, 2011, Univ. Michigan).

En profondeur cependant, dans l'hypolimnion, 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 & 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). Si l'incidence globale semble démontrer, l'influence locale des conditions d'écoulement et du niveau trophique n'est cependant pas bien connue sur le taux de recyclage du phosphore lié aux dreissènes (Williamson & Ozersky, 2019)

Historiquement, les cycles biogéochimiques ont été considérés comme contrôlés par des micro-organismes et des conditions abiotiques (Vanni, 2021). Les flux liés directement aux animaux benthiques étaient considérés comme négligeables, à l'exception précisément des animaux des milieux aquatiques dont le rôle a été considéré avec un intérêt croissant au fil du temps (Atkinson *et al.*, 2017). L'étude récente de Li *et al.* (2021) bouscule cette vue et **place la quagga 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 livrés 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 41). 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).

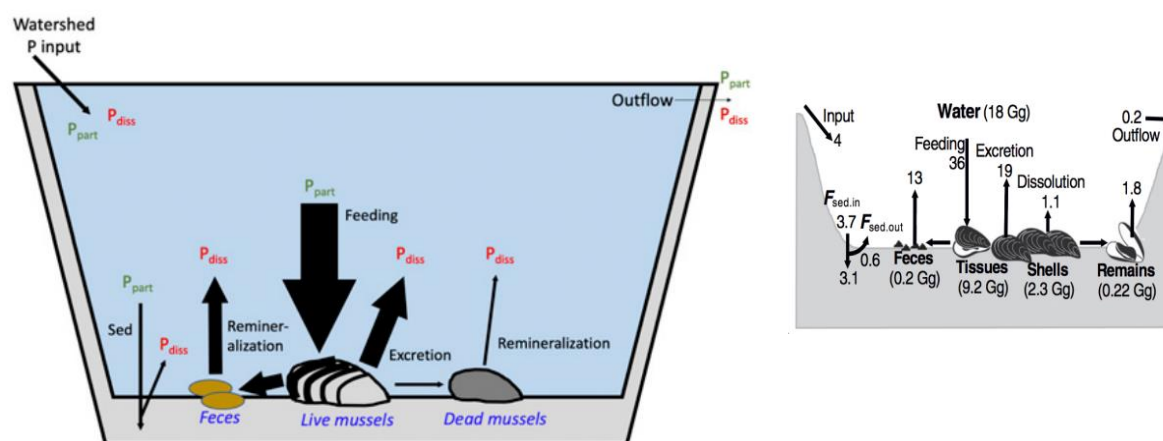


Figure 41: Schéma de l'impact des dreissènes sur les flux de P dans les Grands Lacs laurentiens (20 % des eaux douces de surface de la planète). Les flèches ont une amplitude proportionnelle aux flux et les valeurs numériques sont celles du Lac Michigan (Li *et al.*, 2021). La filtration représente le flux majoritaire (36 Gg·y⁻¹) et l'export (vers le Lac Huron à l'aval du bassin-versant) le plus petit 0.2 Gg·y⁻¹. 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= 10⁹ g, soit des milliers de t.

4.3.1.4. Un outil de biomanipulation ?

La filtration massive des dreissènes associée à leur forte tolérance à une qualité d'eau médiocre en a fait des organismes candidats pour filtrer des eaux eutrophes. Le procédé

a été proposé hors sol mais aussi par l'introduction volontaire d'individus dans des milieux où ils pouvaient avoir cet effet « bénéfique ». Dans les milieux naturels, il est acquis que cette biomanipulation ne fait que déplacer des problèmes et ne saurait être recommandée. Les effets sur les cyanobactéries en particulier sont relativement difficiles à prévoir.

Certains ont pu voir dans les effets d'une filtration massive par des bivalves une réponse salvatrice aux problèmes d'eutrophisation (Munawar *et al.*, 2005 ; Ojaveer *et al.*, 2002): l'azote et le phosphore d'origine anthropique (engrais, eaux domestiques) augmentent la productivité phytoplanctonique, mais ce phytoplancton est filtré par les moules qui le transforment, directement ou pas, en biomasse animale, peut-être même dans certains cas en biomasse piscicole. Mais ce schéma ne résiste pas à une approche écosystémique globale qui montre que la présence des filtreurs n'a rien résolu et que d'autres problèmes apparaissent. Le schéma initial est en effet trop simpliste pour illustrer le fonctionnement d'un milieu envahi par les dreissènes: il ne tient compte ni du développement des végétaux supérieurs (la lumière pénètre plus profondément dans la colonne d'eau), ni des *blooms* (efflorescences) difficilement prévisibles de cyanobactéries, ni des impacts sur le reste de la faune en place.

Aux Pays-Bas l'idée a été proposée dès 1990 de manipuler les densités de la moule zébrée pour lutter contre des efflorescences algales (Reeders & Bij de Vaate, 1990, 1992 ; Reeders *et al.*, 1993). Il s'agit là d'une proposition de biomanipulation qui porte habituellement plutôt sur le compartiment piscicole et l'opération consiste par exemple à retirer des poissons zooplanctonophages pour permettre une plus grande consommation de phytoplancton par du zooplancton. Dans le cas des dreissènes, il s'agit d'utiliser leurs propriétés de filtration au sein de programmes de biomanipulation pour augmenter la qualité de l'eau (Smit *et al.*, 1993). L'intérêt potentiel de la moule zébrée pour le contrôle de cyanobactéries est sans doute l'application qui a été la plus explorée, en particulier aux Pays-Bas dans le cas de lacs peu profonds (Thèse de Dionisio Pires, 2005).

A l'époque de ces propositions, la moule quagga n'était pas arrivée dans l'Ouest de l'Europe mais depuis elle y a explosé en effectifs (dans le sud du Lac IJsselmeer, la quagga était absente en 2006, puis représentait 1% des dreissènes en 2007, 49% en 2008, 61% en 2009 et 88% en 2010, Bij de Vaate & Beisel, 2011). Des travaux récents ont permis de tester avec succès l'utilisation potentielle de la moule quagga pour réguler des proliférations d'algues dans des mares urbaines eutrophes (Waajen *et al.*, 2016). Les pseudofécès peuvent contenir des cellules algales viables (Baker *et al.*, 1998) susceptibles de fournir une source populationnelle après remobilisation dans la colonne d'eau (actions des vagues, bioturbation).

D. polymorpha est connue pour promouvoir des efflorescences à cyanobactéries en Amérique du Nord car elle rejette d'une manière sélective dans ses pseudofécès des colonies de *Microcystis aeruginosa* (Knoll *et al.*, 2008 ; Vanderploeg *et al.*, 2001 ; Raikov *et al.*, 2004). Cela n'a cependant pas été observé dans des lacs hyper-eutrophes des Pays-Bas (Waajen *et al.*, 2016), et des expérimentations montrent que *D. polymorpha* peut au contraire permettre un abattement de certaines cyanobactéries, comme celles du genre *Anabaena* (Dionisio Pires, 2005), ce qui confirme son rôle de filtreur sélectif (Tang *et al.*, 2013). Cependant, une certaine hétérogénéité de résultats entre différents travaux ne

permet pas aujourd'hui de prédire l'effet de la filtration sur des concentrations en cyanobactéries (Waaen *et al.*, 2016).

Il est intéressant de relever que les cyanobactéries réduisent très significativement l'émission de gamètes et la fertilité chez la quagga (Boegehold *et al.*, 2018, expériences en laboratoire).

Si il a déjà été considéré que la filtration permet de combattre l'eutrophisation, elle permet aussi dans certains cas un abattement des matières en suspension d'eaux usées (Reeders & Bij de Vaate, 1992). Mais un risque important d'une utilisation pour traiter des eaux usées est alors la bioaccumulation de polluants qui peuvent être transmis le long des chaînes trophiques si les bivalves sont consommés. La question du devenir de ces biomasses reste également ouverte.

4.3.1.5. Modélisation de l'impact sur le bilan en oxygène

La filtration sert aux bivalves pour se nourrir mais aussi pour s'oxygéner. La décomposition de la matière organique rapportée vers le fond est également consommatrice d'oxygène. En été, période aux températures élevées, l'effet des bivalves sur le bilan en oxygène peut parfois conduire à une désoxygénation locale préjudiciable à d'autres compartiments, comme la faune piscicole.

Il existe au moins trois mécanismes qui engendrent des désoxygénations potentielles de milieux envahis par les moules quagga. Le premier tient très simplement à la respiration des moules qui peut représenter une grande quantité d'oxygène lorsqu'elles sont en forte densité. Le second est lié aux processus chimiques de décomposition de la matière organique. Ces phénomènes deviennent importants lors de la benthification du milieu du fait de l'activité de filtration. Le troisième mécanisme est celui d'une production phytoplanctonique plus faible du fait de teneurs moindres en phytoplancton. Ce dernier phénomène pourrait être compensé par le développement d'herbiers dans la zone littorale.

Il n'existe pas de bilans en oxygène sur des milieux lacustres mais des bilans assez fins ont été réalisés sur des grands cours d'eau comme la Moselle et la Meuse. Dans le cas de la Moselle, le milieu était envahi à la fois par la moule zébrée et par des Corbicules. C'est Bachmann *et al.* (1998) qui ont décrit finement les processus de production et de consommation d'oxygène des différents compartiments de l'écosystème Moselle (Figure 42). Une démarche expérimentale de mesure de chaque compartiment dans le bilan global d'un tronçon montre que le compartiment benthique, habituellement largement sous-estimé, peut consommer jusqu'à 25 des 40 tonnes d'oxygène produites par jour, ce qui est énorme. Ce résultat est la conséquence directe d'une prolifération de la moule zébrée et de la palourde asiatique (*C. fluminea*), qui représentaient localement à elles seules jusqu'à 95 % des invertébrés qui vivent sur le fond de la rivière. Ce compartiment surreprésenté du fait de la prolifération de ces invasives consomme de l'oxygène qui manquera alors à d'autres organismes. L'équilibre production/consommation est dans ces conditions précaire, et il tient à peu de chose que cet état bascule vers un déficit en oxygène qui se répercuterait sur l'ensemble des organismes de l'écosystème.

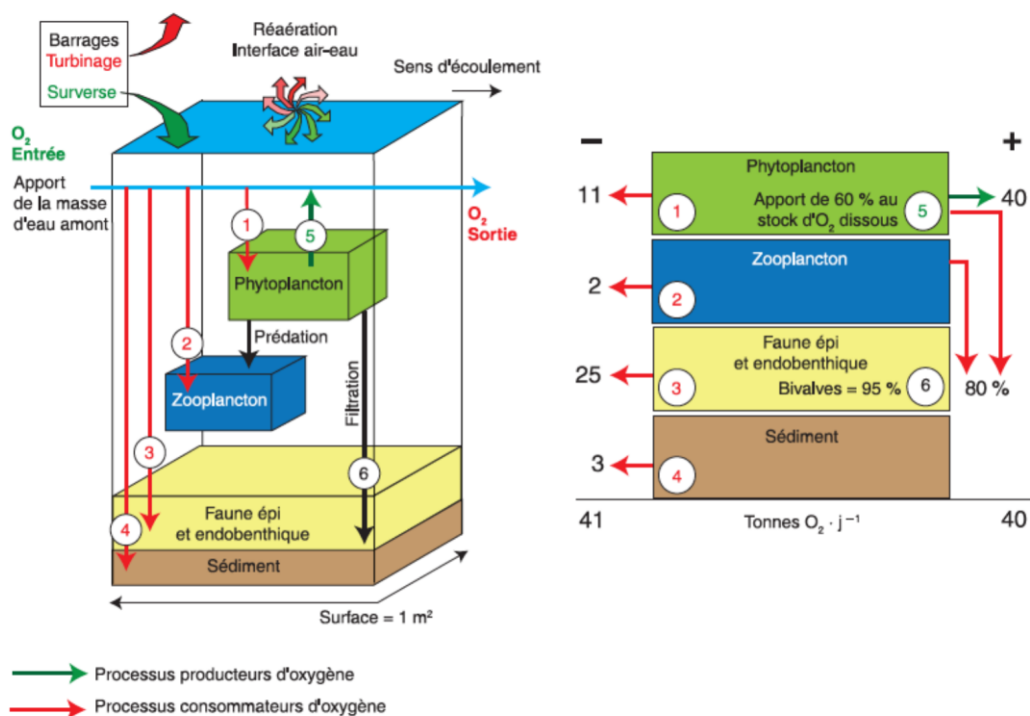


Figure 42: Le bilan en oxygène d'un tronçon de cours d'eau peut être modélisé par un grand compartiment producteur (en vert) ou consommateur (en rouge), en intégrant le flux entrant, les effets de l'aération et des centrales hydroélectriques. Des travaux réalisés dans les années 1990 sur la rivière Moselle ont permis de montrer le rôle prépondérant du compartiment benthique occupé largement par des espèces exotiques, sur le bilan en oxygène (Bachmann, figure non publiée reprise dans Beisel & Lévêque, 2010).

4.3.1.6. Un concentrateur de pathogènes avant transfert dans la chaîne trophique

Les bivalves peuvent accumuler, et par conséquent concentrer, des agents pathogènes (microorganismes) qu'ils hébergent sans que leur santé ne soit affectée. Par cette action, ils jouent le rôle de réservoir mais aussi de diffuseur car les consommateurs de ces mollusques s'exposent plus à une infection en les consommant que s'ils se nourrissaient de proies saines. Des mortalités massives de poissons et d'oiseaux ont ainsi été liées à une bioamplification de l'agent du botulisme aux Etats-Unis. Pour une action de surveillance, il est possible de considérer avantageusement l'action accumulatrice en se servant des moules comme concentrateur susceptible de révéler la présence de pathogènes.

La filtration par des bivalves peut engendrer des conditions favorables à l'émergence de pathogènes. Des mortalités massives de poissons et d'oiseaux d'eau dans la région des Grands Lacs ont été reliées au botulisme de type E (Riley *et al.*, 2008). Les moules zébrées ont pu jouer un rôle dans cette épidémie de deux manières (Pérez-Fuentetaja *et al.*, 2006, 2014) : (i) par la création de conditions favorables à la prolifération de *Clostridium botulinum*, notamment du fait de la présence en masse de fèces et pseudofèces (en créant des micro habitats avec des conditions d'anoxie et des nutriments abondants), et (ii) par l'accumulation de bactéries et spores. La présence de

les moules accumulatrices favorise une contamination des chaines trophiques notamment du fait d'une consommation des moules par les gobies à tâches noires (*Neogobius melanostomus*), espèces invasive, qui concentrent les bactéries déjà concentrées par les moules et permet des routes supplémentaires aux pathogènes pour une ingestion par des poissons ou des oiseaux (Figure 43). Les deux hypothèses sur le rôle des moules zébrées ne sont pas exclusives dans la mesure où il est possible que le substrat favorable à la présence du botulisme soit précisément celui qui est ingéré occasionnellement par les moules.

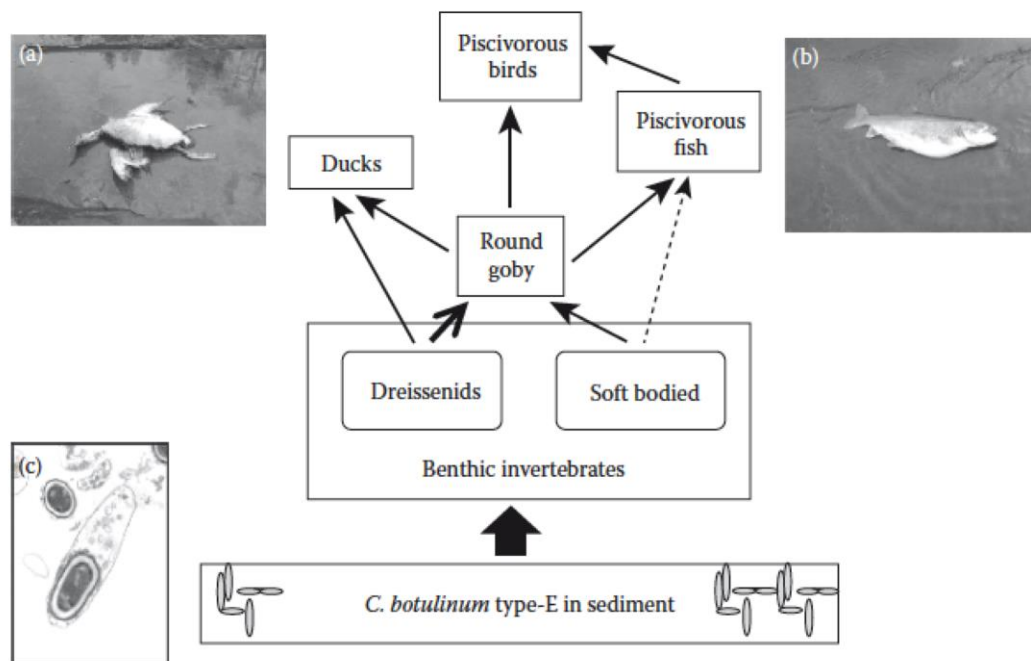


Figure 43: Routes possibles pour la transmission de *Clostridium botulinum* type-E à travers le réseau trophique des Grands Lacs. (a) Oiseau d'eau et (b) Truite de lac, victimes du botulisme. (c) Spore dormante de *C. botulinum* type-E. L'épaisseur des flèches traduit l'importance potentielle de la connexion entre les organismes (Pérez-Fuentetaja *et al.*, 2014).

L'aptitude chez les dreissenés à accumuler des pathogènes peut être avantageusement utilisée en suivi sanitaire environnemental de pathogènes pour la santé humaine (Graczyk *et al.*, 2003 ; Conn *et al.*, 2014 ; Palos Ladeiro *et al.*, 2014). Les milieux aquatiques sont des réservoirs épidémiologiques à pathogènes qu'il convient de suivre pour éviter une épidémie. Jusqu'à aujourd'hui, c'est en général une filtration massive d'eau qui permet de récupérer un échantillon sur lequel est recherchée la présence de protozoaires parasites comme par exemple *Cryptosporidium parvum*, *Giardia duodenalis* (deux parasites intestinaux qui provoquent des diarrhées) ou *Toxoplasma gondii* (agent de la Toxoplasmose). Ces espèces engendrent des milliers de malades chaque année en Europe comme aux Etats-Unis. Des études de laboratoire (Palos Ladeiro *et al.*, 2014) montrent que les trois parasites précités sont bioaccumulés par la moule zébrée au prorata de leur concentration dans le milieu. Même si les parasites impliqués dans les infections humaines et qui sont recherchés par les autorités sanitaires n'infectent pas réellement les mollusques qui les filtrent, ils sont plus facilement détectables à l'intérieur de ces organismes accumulateurs. La présence de plusieurs autres parasites, comme des microsporidies, peut être révélée par une investigation à l'aide d'outils

moléculaires sur des mollusques accumulateurs (Conn *et al.*, 2014). Les conditions sont aujourd'hui réunies pour utiliser les moules zébrée et quagga comme outil de suivi sanitaire des eaux de surface, et un criblage à large échelle serait possible.

Pour une action de surveillance sanitaire, il est possible de considérer avantageusement le caractère accumulateur des moules comme concentrateur susceptible de révéler la présence de pathogènes à l'aide d'outils moléculaires. Cette approche serait d'autant plus intéressante à mener que la présence de dreissènes est connue pour engendrer des conditions favorables à l'émergence de pathogènes.

4.3.2. Un habitat d'aubaine : Moules-hôtel

Si la filtration est le mécanisme clé qui modifie en cascade le fonctionnement d'un milieu, les dreissènes ont aussi une incidence sur la capacité biogène du site, en tant qu'habitat. Les dreissènes se développent soit en tapis, soit en grappes. Dans les deux cas, elles complexifient l'habitat en lui donnant une hétérogénéité dans l'espace que le substrat-support avant dreissènes n'avait pas. Il en est de même des zones d'accumulation des coquilles qui sont généralement des zones de sédimentation où l'on ne trouverait sans les moules que des sédiments fins.

4.3.2.1. Le gîte et le couvert offert par les dreissènes

Les coquilles de moules constituent des habitats originaux, en trois dimensions, qui peuvent servir d'abri hydraulique et protéger de certains prédateurs. La matière organique rejetée par les bivalves (fèces et pseudo-fèces) profite surtout à des organismes détritivores qui y trouvent ainsi le gîte et le couvert. La densité d'invertébrés d'un petit nombre d'espèces opportunistes peut ainsi être multipliée par 7 au sein d'assemblages de moules par comparaison avec des substrats sans moules.

Les dreissènes complexifient l'habitat qu'elles occupent en lui donnant une hétérogénéité dans l'espace que le substrat support n'avait pas, qu'il s'agisse d'un développement en tapis ou d'un développement en grappes.

Cet impact des dreissènes sur la diversité des habitats et ses capacités d'accueil a quelque fois été jugé « positif » pour la faune en place (Gutiérrez *et al.*, 2003): les grappes de mollusques abritent une faune d'autant plus abondante que la densité de moules est importante. Cet effet a souvent été vérifié : les bivalves abritent du courant et de certains prédateurs des organismes qui prennent place au sein de la structure en trois dimensions que constituent les grappes. Celles-ci rejettent dans le même temps de la matière organique (fèces et pseudofèces) qui profitent en particulier à des organismes détritivores. Les moules leur fournissent ainsi à la fois le gîte et le couvert.

Bially & Mac-Isaac (2000) ont montré que des colonies de moules zébrées hébergeaient jusqu'à 700 % plus d'individus que les habitats voisins dépourvus de moules. La variété des espèces qui peuvent profiter de l'habitat « bivalve » est cependant restreinte au sein des communautés d'invertébrés en place. En zone littorale, elles hébergent plus d'individus qu'il n'y en aurait si les moules n'étaient pas présentes mais cette densité correspond à un nombre réduit d'espèces, en général détritivores. Dans la Meuse, les assemblages de quagga ont clairement fait le lit de nouveaux crustacés amphipodes qui

ont vu leurs densités augmenter quand les dreissènes se sont développées (Marescaux *et al.*, 2016b). Ces relations de facilitation entre dreissènes et amphipodes sont bien documentées et depuis longtemps: les dreissènes abritent du courant et nourrissent les espèces d'amphipodes dont le régime alimentaire est au moins partiellement détritivore (Ricciardi *et al.*, 1997 ; Palmer & Ricciardi, 2005 ; Ward & Ricciardi 2014).

Un suivi de plus de 50 années permet à Burlakova *et al.* (2021) de dresser un bilan de la l'impact des dreissènes sur les communautés benthiques du Lac Ontario par comparaison des situations pré-invasion, post-invasion par zebra, post-invasion par zebra et quagga. La quagga s'est avérée être le déterminant majeur des changements faunistiques qui se résument très simplement à un appauvrissement des communautés. Les Sphaeriidae et Gammaridae ont drastiquement diminué en effectifs et seuls les quagga et les oligochètes sont aujourd'hui dominants. Au sein du Lac Mead, la biodiversité aurait diminué mais seulement pour des densités aussi forte que 2500 dreissènes/m² au moins (Wittmann *et al.*, 2011). Les communautés benthiques de lacs envahis changent beaucoup au fil du temps mais il est toujours délicat d'imputer ces changements aux seules densités de quagga, les facteurs confondants pouvant être nombreux.

Dans le Léman, les communautés benthiques changent significativement sous l'impulsion de multiples facteurs dont la prolifération des quagga (Lods-Crozet, 2020).

4.3.2.2. Un nouveau substrat : les lits de coquilles

Les amas de coquilles peuvent perdurer plusieurs dizaines d'années après la mort des bivalves. Accumulés dans des zones de sédimentation ils constituent des habitats originaux et peuvent influencer des processus morphodynamique par un changement de la taille moyenne des particules fines qui constituent le fond.

Les bivalves constituent aussi un habitat singulier lorsque les individus sont morts et que les coquilles s'accumulent sur le fond. Les coquilles vivantes et mortes s'accumulent sur une grande variété de surfaces et cela tend à transformer un substrat de sédimentation, souvent du sable ou de la vase, en un substrat équivalent à des particules minérales avec une granulométrie plus importante.

Ces structures physiques ont une durée de vie qui peut avoisiner plusieurs décades ce qui en fait une conséquence importante d'une invasion de bivalves sur le milieu même longtemps après qu'elle ait eu lieu. Les conséquences de ces amas de coquilles sur les processus géomorphologiques de la rivière n'ont jamais été vraiment explorées mais ce thème mériterait très largement que l'on s'y intéresse. La granulométrie des fonds de sédimentation augmente avec l'accumulation de coquille et les forces hydrodynamiques nécessaires pour les mobiliser sont forcément plus importantes.

Sur le Lac de Neuchâtel, les coquilles d'individus morts de *D. polymorpha* ont fait l'objet d'estimations de la biomasse dans la zone littorale lors d'investigations des assemblages de macroinvertébrés benthiques en place (Schmidlin *et al.*, 2012). Les zebra représentaient des biomasses avoisinant 191 g/m² dans la zone peu profonde (< 3,5m, 137 et 54 g/m² de coquilles vivantes et mortes respectivement) et 748 g/m² dans la zone profonde (5 à 22 m, 459 et 289 g/m² de coquilles vivantes et mortes respectivement). Ces données ne sont fournies qu'à titre indicatif car selon les

conditions écologiques et la structure d'âge de la population en place ils peuvent très logiquement varier beaucoup. De plus le processus est cumulatif et dépend de la durée de vie des zebra (3-4 ans maximum dans la plupart des milieux), et du temps de décomposition d'une coquille d'individus morts. Par ailleurs, des coquilles mortes représentent une source de Calcium et même de CO₂ (Chauvaud et al., 2003, Strayer & Malcom, 2007b).

4.4. Le rôle des prédateurs de moules

La prolifération de bivalves constitue une ressource nouvelle et subitement importante pour beaucoup d'espèces de poissons, d'oiseaux mais aussi d'invertébrés et de mammifères. La coquille est une protection naturelle qui ne constitue pas forcément un obstacle face à certains consommateurs. L'attachement par un byssus (dreissènes) et certaines réponses comportementales (agrégation, fermeture des valves) sont clairement des réactions face à un danger de prédation. Les nouvelles relations prédateurs-proies qui se mettent en place sur un milieu envahi régulent les proliférations mais favorisent aussi l'arrivée et/ou le développement de nouveaux consommateurs adaptés à cette ressource.

La prédation peut moduler une invasion mais le contrôle de bivalves invasifs par un prédateur à un seuil tel qu'il ne produise plus de nuisances n'est pas une solution réaliste.

4.4.1. Une ressource appétante ?

Les prédateurs de dreissènes adultes sont d'abord des poissons et des oiseaux, et très secondairement des invertébrés aquatiques.

Molloy *et al.* (1997) a réalisé la synthèse la plus exhaustive des prédateurs de Dreissènes. Mammifères, oiseaux, poissons, crustacés peuvent en consommer et dans certains cas moduler la dynamique de population. La nature du prédateur dépend de l'âge des individus, reflet de leur taille potentielle et de leur comportement (Figure 44). Il est important de souligner qu'on ne peut compter sur des prédateurs ni pour éliminer ni pour réguler d'une manière durable des bivalves proliférants (Molloy *et al.*, 1997). Au moins 27 espèces de poisson en Europe et 14 en Amérique du Nord consomment des dreissènes parmi lesquelles 3 espèces communes : la carpe commune (*Cyprinus carpio*, native d'Eurasie), la perche-soleil (*Lepomis gibbosus*, native d'Amérique du Nord), et le gobie à tâche noire (*Neogobius melanostomus*, natif d'Eurasie). Dans leur aire d'indigénat 90 % de la production annuelle de ces animaux est consommée par des poissons (soit, 130.000 tonnes, synthèse dans Molloy *et al.*, 1997).

Encart : Le gobie à tache noire, *Neogobius melanostomus*, futur invasif du Léman?

Le gobie à tache noire est l'espèce de gobies ponto-caspiens avec la plus grande part de dreissènes dans son régime alimentaire. C'est un envahisseur qui a « suivi » avec un délai les zebra et quagga sur beaucoup de milieux colonisés.

En Amérique du Nord, le gobie consomme activement des grandes quantités de dreissènes (Kornis *et al.*, 2012) au point qu'il a été suggéré que ce prédateur contrôle les populations des Grands lacs laurentiens, au moins dans la zone littorale (Barton *et al.*,

2005 ; Lederer *et al.*, 2008), même si des exceptions existent (Houghton & Janssen, 2014). En été, la densité maximale de gobies est généralement observée au niveau de la thermocline et l'hiver les individus migrent vers les profondeurs jusqu'à 150 m (Andres *et al.*, 2020).

La relation prédateur-proie entre le gobie à tache noire et les dreissènes est le fruit d'une co-évolution sur leur bassin d'indigénat qui a permis une forme d'adaptation du poisson à la consommation de moules. Le gobie met une coquille dans sa bouche et réalise un mouvement de torsion d'un côté puis de l'autre pour casser les filaments de byssus. Cette torsion serait homologue aux mouvements de rotation d'un carnassier pour déchirer un morceau de chairs d'une proie trop grosse pour être avalée d'une pièce, mouvement qui nécessite une coordination musculaire a priori peu commune chez les poissons téléostéens (Helfman *et al.*, 2009). Une fois décrochée, la moule est avalée entière (surtout si elle est petite) ou broyée par les dents pharyngiennes qui présentent une forme de molaire particulièrement adaptée à cette usage (Ghedotti *et al.*, 2006).

Des gobies aussi petits que 30 mm consomment des dreissènes mais la proportion de moules dans le bol alimentaire augmente avec la taille des poissons (Foley *et al.*, 2017). La taille des moules consommées est généralement comprise entre 5 et 12 mm, ce qui signifie que les jeunes individus et les vieux individus sont moins prédatés (Naddami & Rudstam, 2014b). Dans le Lac Ontario, la consommation de moules par les gobies n'a pas eu une incidence remarquable sur l'évolution des densités de moules même si certaines classes de tailles (5 à 15 mm) sont préférentiellement consommées à des profondeurs < 60 m (Karatayev *et al.*, 2020). Un contrôle des quagga par les gobies à tache noire est cependant probable dans la mesure où leur vulnérabilité face à la prédation serait plus grande que celle des zebra, ce qui modulerait l'équilibre d'effectif entre les deux espèces en faveur des zebra en situation de pression de prédation forte (Rudstam & Gandino, 2020). Sur un réservoir peu profond situé aux Pays-Bas, Verstijnen *et al.* (2019) observent que 27 % du bol alimentaire des gobies et 29 % de celui des grémilles sont constitués de quagga. Ce sont des valeurs plutôt faibles par comparaison avec d'autres études mais cela représente tout de même $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{3}$ de ce qui est consommé par ces poissons de fonds.

Les conditions abiotiques et biotiques (fortes densités de moules) sont désormais réunies pour faire du Léman un milieu où le gobie pourrait proliférer. Des populations sources existent dans le bassin-versant du Rhin et dans celui du Rhône.

Dans l'Ontario (Canada), à Long Point Bay, trois espèces de canards au moins se nourrissent des moules zébrées et quagga. Cette observation est loin d'être anecdotique car le nombre d'oiseaux d'eau inventoriés par jour est passé de 43.200 avant l'invasion des moules (en 1986) à 3,6 millions 10 ans plus tard in 1997. Cette explosion démographique aurait réduit la biomasse des moules de 83% (Petrie & Knapton, 1999). Plus généralement, les oiseaux sont des organismes homéothermes qui ont besoin d'énergie pour réguler leur température corporelle et les espèces qui fréquentent les milieux aquatiques peuvent y rester en hiver tant que la glace ne le recouvre pas. Dans ce contexte, la prédation par les oiseaux devient plus importante (multiplié par 2 chez le fuligule morillon, *Aythya fuligula*, entre l'été et l'hiver, De Leeuw *et al.*, 1999) , notamment par rapport à celle des poissons, qui marquent un arrêt de croissance hivernal et ne se nourrissent alors quasiment plus.

Sur le Lac de Neuchâtel, les abondances de moules zébrées sont régulées dans les parties les moins profondes (< 3 m) par la prédation par des canards (Schmidlin *et al.*, 2012). Ce phénomène avait déjà été observé dans le Lac Constance avec une réduction de 95 % des populations à des profondeurs entre 1 et 3 m (Werner *et al.*, 2005).

Les espèces invasives bénéficient souvent d'un relâchement de pressions biotiques sur les nouveaux milieux envahis (*enemy release hypothesis*, Keane & Crawley 2002) : moins de parasites, prédateurs absents ou naïfs par rapport à ces nouvelles proies, cohabitation avec de piètres compétiteurs. Au fil du temps, le relâchement de pression diminue par l'arrivée de nouvelles espèces dont des compétiteurs ou des ennemies, par l'évolution de la faune en place. Sur un site comme la rivière Hudson (Etats de New-York) où le crabe bleu (*Callinectes sapidus*) s'est mis à consommer massivement des dreissènes au point d'en faire sa nourriture principale, la densité de dreissènes n'a pas été significativement affectée (Pace *et al.*, 2010; Strayer *et al.*, 2017). Il en est de même sur des Grands Lacs où les dreissènes sont consommées par des gobies : malgré une consommation forte par les poissons prédateurs, eux aussi invasifs, la densité globale de dreissène ne paraît pas affectée (Karatayev *et al.*, 2021). Dans les deux cas la pression de prédation ne semble pas influencer la dynamique des populations de dreissènes, probablement du fait d'une influence très orientée sur une classe de taille seulement (voir le chapitre suivant).

D'une manière plus anecdotique, les dreissènes représentent quelques fois une ressource nutritive pour des espèces à valeur commerciale (Boltovskoy *et al.*, 2006) et des stocks ont déjà été utilisés pour nourrir des animaux d'élevage (y compris des canards, des porcs et des poissons ; Mackie & Claudi, 2010).

4.4.2. Coquille et byssus comme système anti-prédateur

La nature a doté les Dreissènes d'une stratégie anti-prédateur basée sur la fixation par le byssus et la protection que procure la coquille. Ces deux « outils » sont mobilisés de manière ajustée au risque de prédation perçue, c'est-à-dire que l'investissement dans la production de byssus ou une coquille solide dépendent de la perception du risque de prédation.

Les quagga sont moins fortement fixées à un support que les zebra et la différence est d'autant plus forte que les individus sont fraîchement fixés. La coquille de la quagga est nettement moins résistante à l'écrasement (mâchoires d'un prédateur potentiel) que celle de la zebra, et la différence est la plus forte pour des petits individus.

Mollusque signifie étymologiquement « corps mou » mais les coquilles des bivalves compensent une vulnérabilité face à la prédation par la protection que procure les deux valves de la coquille. Cependant, leur efficacité anti-prédatrice est très variable selon les espèces.

Par comparaison à d'autres bivalves (comme les Corbicules), les dreissènes ont des coquilles relativement fragiles qui cassent vite à l'épreuve de forces d'écrasement. Leur forme les rend également plus facile à écraser que d'autres bivalves. La quagga présente une asymétrie des valves qui la rend plus facilement cassable que sa consœur mais elle a aussi une coquille plus fine et une forme (la section transversale est moins ronde) qui la rend moins résistante à l'écrasement (Naddafi & Rudstam, 2014b). Les zebra sont

toujours plus résistantes que les quagga à l'écrasement mais la différence est d'autant plus forte que les individus sont de petite taille (Balogh *et al.*, 2019).

Chez les Dreissènes, le byssus relie l'individu à un support stable et il semble bien que cela dissuade des poissons prédateurs comme la brème commune (*Abramis brama*), la brème bordelière (*Blicca bjoerkna*) ou le gardon (*Rutilus rutilus*). En conditions de laboratoire, au bout de 2 secondes d'essais, un découragement des individus prédateurs à prendre leur proie les détourne de cette ressource (Nagelkerke & Sibbing, 1996).

Les poissons sont surtout capables d'arracher et de briser avec leurs dents pharyngiennes les coquilles d'individus jeunes (8 à 17 mm pour les dreissènes, Figure 44, 5 à 16 mm pour les quagga - note de l'auteur) alors que le gésier des oiseaux peut briser des individus plus gros. Les écrevisses cassent les coquilles avec leurs mandibules (pièces buccales courtes et fortement chitinisées) pour accéder aux parties molles avec les maxillipèdes (sortes de patte-mâchoire) (Ermgassen & Aldridge, 2011). L'épaississement de la coquille est par conséquent une réponse adaptative pour éviter la prédation par les écrevisses (Naddafi & Rudstam, 2014a).

Les coquilles broyées ne sont pas toutes ingérées mais souvent régurgitées par la bouche, un peu à la manière de pelotes de rejection chez les rapaces, sauf que ces morceaux de coquilles sont en vrac. Des petits bivalves fermés et vivants peuvent être transportés dans le tractus digestif et rejetés avec les fèces après déplacement de l'animal.

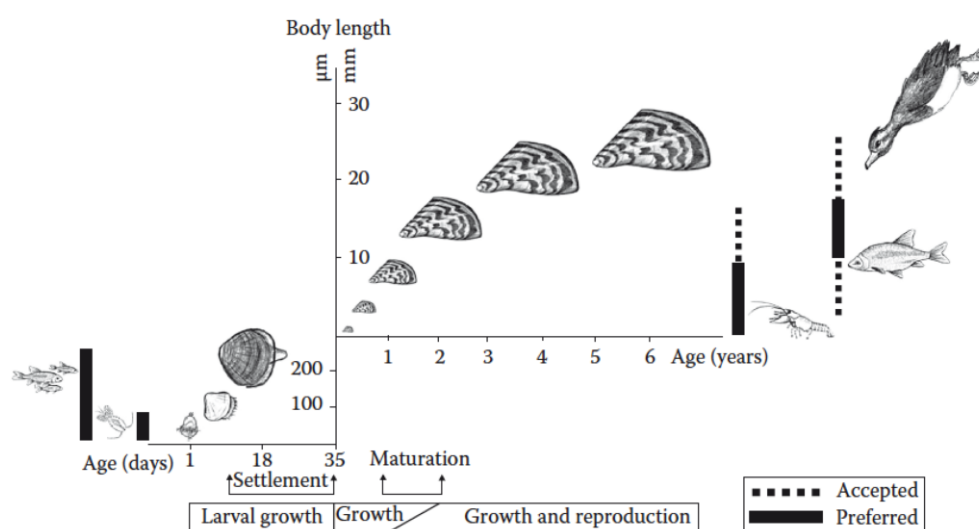


Figure 44: Sélectivité des tailles de proies par les prédateurs les plus communs de la moule zébrée. Résultats basés sur une synthèse bibliographique produite par Czarnoleski *et al.* (2006) et modifiée par Czarnoleski & Müller (2014). Les véligères sont surtout consommées par des alevins de poissons ou des copépodes calanoïdes. Ceux-ci se nourrissent moins de véligères à mesure que les larves se développent en un stade coquillé (stade dit de forme D, taille de 90 à 100 µm). Les prédateurs les plus importants des formes sessiles sont les poissons (surtout les Cyprinidae), les oiseaux (surtout les Anatidae) et, surtout en Amérique du Nord, les écrevisses comme *Orconectes limosus* (espèce exotique aussi présente en France). Ces dernières mangent surtout des petites tailles (< 8 mm) ne dépassant pas 12 mm. Les tailles de 8 à 17 mm sont surtout

consommées par des poissons et, secondairement, des oiseaux. En France, la durée de vie des dreissènes ne dépasserait jamais 3 à 4 ans.

Les bivalves perçoivent les prédateurs dans leur environnement *via* deux types de stimuli et y répondent mais de manière différente chez les zebra et les quagga. Le premier type de stimulus est chimique : les kairomones d'un poisson par exemple, ou les signaux, probablement liés à l'hémolymphe, d'un congénère blessé, ou même le produit de la digestion d'un congénère par un prédateur. Le second type de stimulus correspond à un contact physique qui engendre comme réaction rapide la fermeture des valves.

Un risque de prédation induit une réponse comportementale rapide de la part des moules, de quelques minutes à quelques heures, voir de l'ordre de la seconde pour la fermeture des valves. Cette réponse comprend une baisse de la mobilité, une réduction du temps d'alimentation et une augmentation de l'agrégation (Czarnoleski & Müller, 2014). La réaction est d'autant moins forte que l'animal est de grande taille, probablement parce que la vulnérabilité de la coquille est moindre. Une réponse plus lente (quelques jours) consiste à augmenter le nombre de filaments de byssus dans le cas d'une odeur de prédateur. Dans un cas de risque aigue de prédation (perception de congénères blessés), la réponse est très rapide : fermeture des valves et donc arrêt de la filtration. Le manque énergétique lié à cet arrêt de filtration induit généralement une qualité de byssus médiocre et un attachement moins résistant. La réponse comportementale face à la prédation peut ainsi avoir une incidence sur la dynamique d'une population, même si aucun individu n'a été ingéré (Kobak & Ryńska, 2014).

Exposées à des odeurs de prédateurs, les deux espèces (1) augmentent leur attachement, (2) s'agrègent plus, (3) utilisent des habitats refuges, et (4) diminuent leur filtration (Naddafi & Rudstam, 2013). Les patrons et amplitudes de réponse face aux odeurs de prédateurs étaient similaires pour les deux espèces sauf concernant la filtration dont l'arrêt est plus marqué chez la zebra que chez la quagga. Il est à noter que c'est une odeur d'écrevisse qui a engendré la réponse la plus forte en terme de diminution de la filtration.

Lorsqu'elles détectent un prédateur, les dreissènes produisent aussi des coquilles plus épaisses et présentent une croissance plus faible (Naddafi & Rudstam, 2014a). Cependant, la quagga diminue moins sa croissance et augmente moins la résistance de sa coquille que la zebra, ces deux qualités étant de toute façon meilleure au départ chez la zebra par comparaison avec la quagga. Une vulnérabilité à la prédation plus forte et un comportement moins protecteur conduisent à un taux de survie plus important chez la zebra que chez la quagga face à une prédation.

Les zebra et quagga sont consommées par les mêmes prédateurs, mais la quagga s'avère plus exposée et plus prédatée par des poissons ou des écrevisses. La prédation d'individus quagga plus grands par un spectre plus large de prédateurs affecte la structure de tailles (Naddafi & Russtam, 2014b).

Les poissons ingèrent les moules avant d'en casser la coquille alors que les écrevisses cassent d'abord la coquille puis grignotent les tissus mous. Les écrevisses s'attaquent à toutes les tailles mais ont du succès pour les individus petits (<12 mm). Grandir vite est par conséquent une possibilité d'éviter le gobage par les poissons (taille de la bouche trop petite) et d'avoir une coquille moins facilement cassable. Compte tenu de l'énergie nécessaire à faire une coquille épaisse, il est probable qu'un compromis existe entre ces

deux traits (épaississement de la coquille et grande taille rapidement atteinte) en réponse à tel ou tel type de prédation, les deux traits ne pouvant pas être maximisés en même temps (Naddafi & Rudstam, 2014a).

L'arsenal anti-prédateur des quagga est d'une manière générale moins performant que celui des zebra : coquille plus fine, comportement moins grégaire, moins bonne propension à se fixer au niveau d'un refuge physique, plus faible capacité d'attachement (Naddafi & Rudstam, 2013, 2014a, 2014b ; Balogh *et al.*, 2019). Les forces d'attachement de quagga fraîchement attachées sont également plus faibles que celle de zebra (Peyer *et al.*, 2009 ; Balogh *et al.*, 2019). Ces différences s'amenuisent pour des individus attachés depuis plusieurs mois (Peyer *et al.*, 2009).

En conditions de laboratoire, le taux de prédation avoisine 36 à 46 individus dreissènes par 24 heures, tant pour les gobies, que pour la perche soleil ou une écrevisse américaine (*Orconectes rusticus*) (Naddafi & Russtam, 2014b). C'est un ordre de grandeur cohérent avec ce qui a été observé par plusieurs autres auteurs dans des contextes variés et l'on retiendra que la nature de l'espèce (zebra-quagga) ne semble pas jouer sur ce taux de consommation quand la nourriture est fournie ad libidum. Cependant, la prédation est différentielle en cela que les zebra de grande taille ne sont que rarement consommées. Une quarantaine de proies par poisson prédateur est une valeur moyenne retenue par Karatayev *et al.* (2020) pour extrapoler grossièrement qu'à une densité de 4 gobies par m², 5.000 dreissènes par m² pourraient être consommées en 1 mois.

4.5. Synthèse sur les conséquences écologiques

En conclusion les dreissènes ont un impact fort sur le milieu via de multiples processus dont beaucoup sont liés à leur activité de filtration (Figure 45). Ces espèces sont souvent qualifiées d'ingénieures dans la mesure où elles contrôlent directement ou indirectement la disponibilité de ressources via différents processus. Ces processus sont en lien fort avec l'activité de filtration, la constitution d'une coquille et la répartition au sein des habitats (Figure 46). Sur ce point, la modification physique de l'espace par à la fois la monopolisation d'habitats et la création d'îlots de complexité sur la mosaïque qui constitue le fond du milieu est original en eau douce. Les quagga entrent en compétition avec les autres espèces tant par interférence que par exploitation des ressources disponibles.

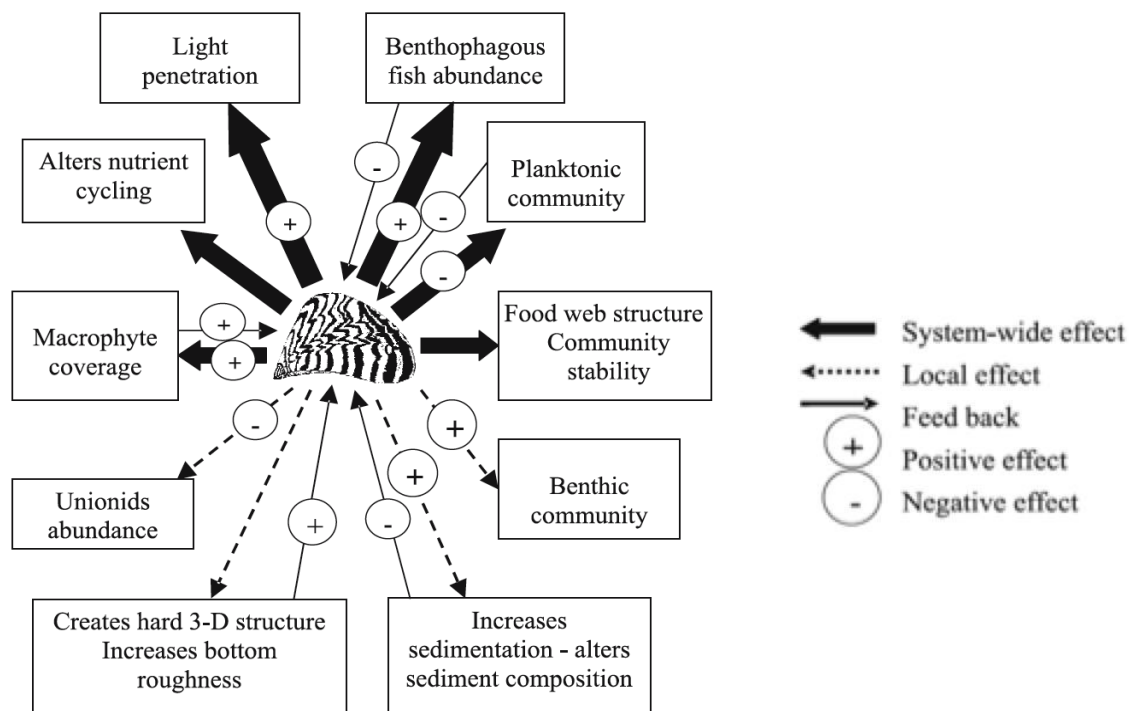


Figure 45: Panel de conséquences sur l'ensemble d'un écosystème liées à la prolifération de Dreissènes. L'épaisseur des traits de flèches illustre l'importance de l'impact. D'après Karatayev *et al.* (2007).

Les dreissènes constituent elles-mêmes une ressource potentielle qui est généralement sous-utilisée immédiatement après l'invasion. Cette ressource peut être incorporée dans le régime alimentaire de poissons généralistes ou spécialistes (Carlsson *et al.*, 2009). La haute densité des bivalves peut alors orienter, y compris avec un déterminisme génétique, une sélection des prédateurs sur un plan morphologique ou physiologique, par exemple en rendant une espèce qui est à la base omnivore plutôt consommatrice de coquilles.

Si ce type de relation évolutive semble possible, il n'existe pas à ce jour un exemple formel lié aux bivalves invasifs présents en France. Cette lacune peut simplement illustrer le manque d'étude sur le sujet de la spécialisation éco-évolutive mais ce thème mériterait une attention plus poussée.

Sur un plan éco-évolutif, la prolifération de la quagga peut, par le jeu de la sélection naturelle, favoriser la présence de certains gènes au sein des espèces avec lesquelles elles cohabitent. Si un bivalve présente par exemple un taux de filtration élevé pour certains diamètres de particules de plancton, cette sélection orientée peut engendrer l'évolution de populations vers des tailles plus grandes et les effets en cascade de cette sélection peuvent se répercuter loin sur les réseaux trophiques.

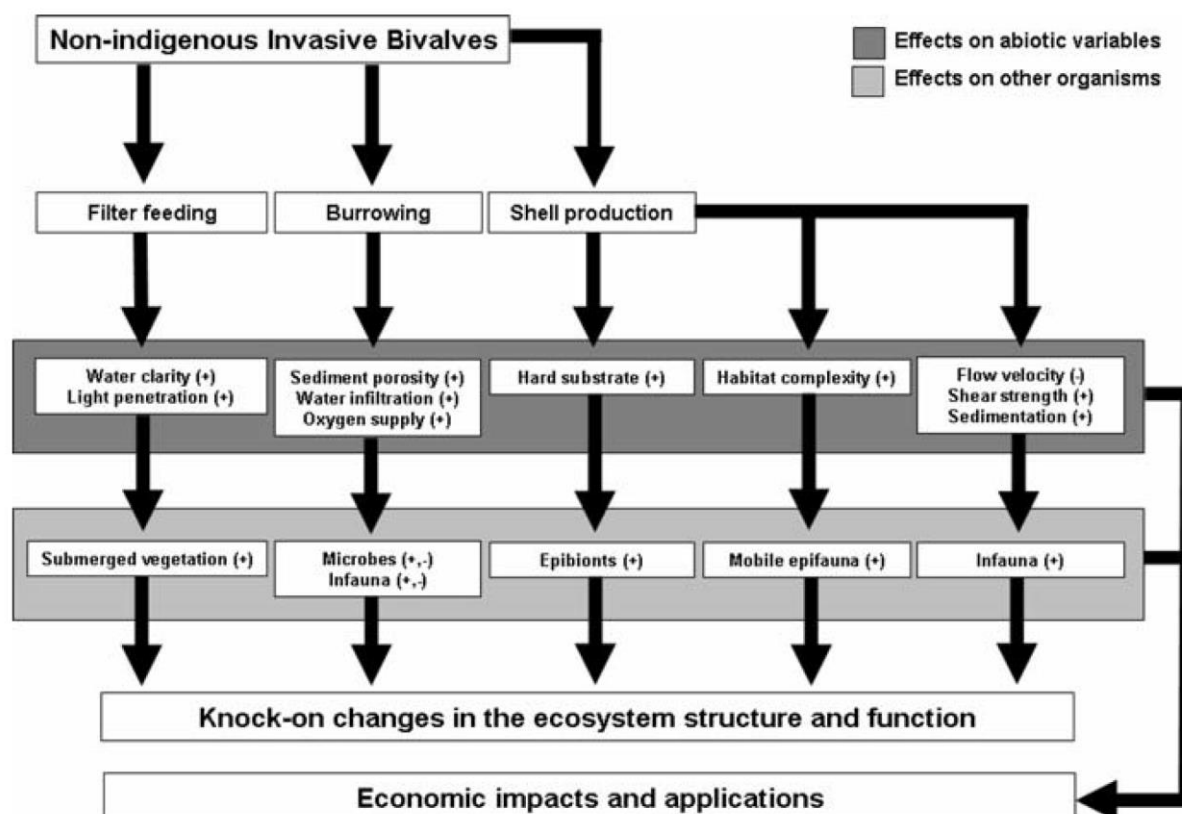


Figure 46: Approche mécanistique des différents impacts d'un bivalve invasif sur l'écosystème *via* une fonction ingénieure de l'espèce. D'après Sousa *et al.* (2009).

5. Bilan contextualisé des options possibles de gestion et d'actions vertueuses

En matière d'invasion biologique, comme dans d'autres domaines, si nous ne tenons pas compte des leçons de l'histoire et de ses enseignements, nous serons amenés à la répéter (Pollick, 2014). Par le passé, les interventions préventives en matière d'invasion biologique ont rarement été mises en oeuvre car le doute subsistait dans l'esprit des décideurs sur un éventuel impact. Le doute n'est pas permis sur les effets de la moule quagga et l'expérience que l'on peut tirer de l'étude de milieux envahis nous informe sur l'importance considérable des conséquences économiques et écologiques de son arrivée dans un nouveau milieu.

5.1. Au-delà de l'écologie, des conséquences économiques importantes

Les industries au sein desquelles les bivalves invasifs se développent supportent un coût lié à des interventions d'entretien, des baisses d'efficacité de process industriels et une augmentation d'un risque de perturbation (problèmes de sécurité par exemple). L'impact des moules zébrée et quagga représenterait à lui seul un coût par an de plusieurs centaines de millions de dollars Pour les Etats-Unis (production d'eau potable et d'énergie). Les réseaux d'irrigation sont également souvent colonisés par des dreissènes. Le Sud de l'Europe semble plus touché et la température des milieux

pourrait avoir son importance dans les cas de prolifération. Les conditions au sein de circuits industriels (eaux échauffées, sombres) peuvent favoriser la prolifération d'une manière exceptionnelle.

En Grande Bretagne les dreissènes ont posé de nombreux problèmes dans des unités de traitement d'eau (blocage de pompes, occlusion de filtres, réduction de l'efficacité de process). En Espagne, où la première observation date de 2001 dans l'Ebre, plusieurs centaines de kilomètres de tuyaux d'irrigation sont affectés par un développement massif. Aux Etats-Unis, l'impact de la dreissène s'est fait sentir deux ans seulement après sa première observation, notamment par le blocage d'usine d'eau potable dans le Michigan (Benson, 2014 – Figure 47) et dans l'Ontario (Canada), autour du lac Erié. Dans ces usines, les densités pouvaient varier de quelques milliers à quelques centaines de milliers d'individus par m² (des épaisseurs de 8 cm de moules disposées les unes sur les autres). Ces densités multipliées par la longueur des tuyaux d'amenée d'eau représentaient des biomasses de l'ordre de la centaine de tonnes. Le record de densité de moules zébrées dans un milieu artificiel est de 1 million d'individus par m² dans le canal d'amené d'eau de la centrale nucléaire de Tchernobyl (Ukraine) dans les années 1980. Les impacts économiques aux industries nord-américaines utilisant de l'eau brute (production d'eau potable et d'énergie) sont estimés entre 161 et 467 millions USD/an entre 1989 et 2004 (Connelly *et al.*, 2007).

En France, les dreissènes sont souvent en cause dans des installations qui utilisent l'eau brute des rivières comme source froide de refroidissement d'une unité de production d'électricité (Khalanski, 1997 ; Jenner *et al.*, 1998). Un regain d'intérêt est actuellement porté sur cette problématique suite à des proliférations de la quagga (communications personnelles, sources variées).

A?

The Monroe Evening News

MONROE, MICH., SATURDAY, DECEMBER 16, 1989

35 CENTS

Mussels worsen water crisis

By BARBARA KROLAK
Evening News staff writer

Blame it on zebra mussels.

"That's the only condition that's changed," said Wilfred LePage, superintendent of the Monroe Water Treatment Plant, of the Monroe water system's breakdown.

A water emergency remains in effect indefinitely for 50,000 to 55,000 customers of the Monroe Water Department in the

**Fermi had no role
in water problems**

—Page 3A

City of Monroe and Frenchtown, Monroe and Raisinville townships.

Residents are being asked to conserve water and to boil it before using it.

An emergency shortage still existed Friday night in the city, according to Gregory Allen, operations supervisor at the Monroe water filtration plant off E. Front St.

"I think we're getting a lot of cooperation from consumers," a weary Mr. Allen said Friday night. "We need everyone to keep their water use to non-essential things to get through this."

On Friday, the plant pumped about 5.5



SELLING OUT — Sales of bottled water — as well as other beverages — skyrocketed at area grocery stores, including

the Food Town supermarket at 211 N. Telegraph Rd.

million gallons a day while about 3.9 million gallons were going out. Mr. Allen said. That's well below the normal intake of 8 million gallons that are needed. The plant drew about 3 million gallons from the lake and 2.5 million gallons from the river, he said.

He said by today the system should have

more water coming in from auxiliary pumps placed in Stony Point to bring water over land. The system still has no reserves to rely on and "it takes quite a while to build those up again," he said.

He could not say when things might improve.

"We have to conserve. We could be in dire straits" without more water, he said.

Plant officials ruled out the possibility of any breaks in the system after failing to locate any Friday, he said.

See **WATER**, Page 12

B?

Mussels, PART 1

Dec. 26

DEEP IN THE BOWELS OF THE CITY'S WATER SYSTEM, THE ZEBRA MUSSELS PREPARE THEIR INVASION:

...AND BY JUNE, THE CITY WILL BE OURS! ANY QUESTIONS?

WHY DIDN'T WE PICK SOMEPLACE WARM, LIKE MIAMI?

WHERE'S THE BEER?



Mussels, PART 2

Dec. 28

DO NOT BE ALARMED. THE ZEBRA MUSSELS ARE OUR FRIENDS. THEY MAKE GOOD NEIGHBORS, AND WILL HELP THE LOCAL ECONOMY.

OH MY GOD. THEY'VE TAKEN OVER THE RADIO STATION.



Figure 47: A. Page de couverture du quotidien *Monroe Evening News* (16 décembre 1989) après que le développement de la moule zébrée ait bloqué une usine de fourniture d'eau potable à Monroe (45.000 habitants) dans le Michigan. C'était le deuxième incident de l'année due aux Dreissènes, les deux premiers incidents depuis l'ouverture de l'usine en 1924, et une restriction a été mise en place par les autorités pour assurer les besoins les plus urgents. La population a pris d'assaut les supermarchés pour se fournir en eau et cet événement a marqué les esprits et les consciences sur la nuisance que peut représenter cette espèce. Dans les 2 ans qui ont suivi, l'usine a dépensé 300.000 US dollars pour se débarrasser des Dreissènes et faire en sorte que l'incident n'arrive plus. B. Dessins éditoriaux d'une série de 4 publiés les 26 et 28 décembre 1989 dans le même quotidien. D'après Pollick (2014).

5.2. Prévenir la dispersion ET la sur-introduction

5.2.1. La prévention par voie d'information aux usagers

Il est aujourd'hui reconnu que la prévention est préférable à tout autre action de gestion d'une espèce exotique envahissante. Il s'agit de prévenir la dispersion en informant qu'il est interdit de transporter et d'introduire ces espèces, de prendre toutes les mesures pour éviter des transferts accidentels aussi bien à de nouveaux milieux qu'à des milieux où l'espèce exotique est déjà implantée (coquilles fixées sur des coques de bateaux, repeuplement avec des poissons infectés par des glochidies, nettoyage du matériel de pêche par exemple). Il s'agit en effet d'éviter la sur-introduction pour les raisons de brassage génétique que cela pourrait entraîner.

Malheureusement, en France, il n'existe pas ou peu d'actions de prévention. Les nord-américains ont au contraire déployé toute une batterie d'outils d'information et de prévention (Figure 48) qui pourrait être reprise en France sur les dreissènes.

Une excellente initiative a été celle de l'Office français de la Biodiversité qui a réalisé en début d'été 2020 une campagne de prévention au tour de la retenue de Serre-Ponçon (Communiqué de presse OFB de juillet 2020 ; <https://ofb.gouv.fr/sites/default/files/Fichiers/Presse/20202307CPPACA.pdf>).

L'objectif affiché était de sensibiliser les touristes de passage aux risques d'introductions de nouvelles espèces et en particulier de la quagga déjà présente sur les lacs Léman et du Bourget. La communication insistait en particulier sur le nettoyage et le séchage des bateaux.



Figure 48: Exemple d'outils de communication destinés au grand public utilisés au Canada et aux Etats-Unis pour prévenir la dispersion des zebra et quagga. Document de l'auteur.

Diffuser des informations précises sur les espèces à risque est important dans le contexte de changements globaux que nous connaissons et qui va engendrer des modifications de la répartition des espèces. Il est probable que la distribution spatiale

des invasives va changer au fil du temps et que leur dynamique sera modulée par des effets d'explosion démographiques qui feront suite à des épisodes de mortalité massive. Toute action préventive vis-à-vis de la dispersion contribuera à limiter ces phénomènes.

Ne pas réaliser des transferts d'individus pour du biomonitoring

Une partie des chercheurs qui travaillent sur des principes de biosurveillance utilisent des bivalves du fait de leur résistance à la pollution car les individus examinés doivent supporter les conditions perturbées qu'on leur impose. Il faut aussi un nombre d'individus important et facile à prélever pour permettre la réalisation de plans d'expérience robustes sur un plan statistique. Les dreissènes répondent à ces critères et sont par conséquent très utilisés en écotoxicologie. Un paradoxe est que les dreissènes sont également capable de percevoir des toxiques et d'y répondre en fermant leurs valves jusqu'à 3 semaines (Claudi & Mackie, 1994; Sprecher & Getsinger, 2000; Aldridge *et al.*, 2006). Il est probable que ce mécanisme de fermeture valvaire soit issu d'une adaptation d'espèces d'eau douce au milieu estuarien soumis à la marée dynamique. C'est l'accumulation de produits de dégradation d'un métabolisme anaérobie (acétate, propionate, succinate) qui contraint l'organisme à revenir à une respiration aérobie (Grieshaber *et al.*, 1994) en ouvrant ses valves, renouvelant l'eau au niveau de ses branchies par l'activité de filtration et excréant les produits de dégradation accumulés en anaérobie.

Une recommandation simple à l'égard des chercheurs est de ne pas réaliser de transferts d'individus entre différents milieux de manière à ne pas répandre la quagga ou provoquer une sur-invasion là où elle est déjà installée.

5.2.2. Contrôler que les bateaux mis à l'eau soit exempts d'invasives

Connaissant les vecteurs, il est possible de travailler de manière ciblée pour éviter une sur-invasion.

Aux Etats-Unis, la mise en quarantaine dans des eaux salées a pu être testée pour « décontaminer » des bateaux avant leur entrée dans des milieux d'eau douce. Cette option n'est pas très efficace vis-à-vis de la quagga. A faible niveau de salinité (4 g/l), 99 % des quagga survivent plus de 16 jours (Hofius *et al.*, 2015). Les deux espèces sont clairement d'eau douce (jusqu'à 1 g/l de salinité) mais la tolérance des deux espèces dépend de leur acclimatation potentielle à des hauts niveaux de salinité et certaines populations vivent en milieu estuarien où elle subissent temporairement une eau à 10 g/l (Cohen, 2007 in Hofius *et al.*, 2015). En conditions de laboratoire, la quagga a déjà pu se développer jusqu'à l'âge de 5 mois dans une eau constamment à 8 g/l (Wright *et al.*, 1996). La quarantaine en eau salée, si elle devait être de nouveau testée, devrait sans doute être réalisée avec des saumures très concentrées pour être efficace.

Garder le matériel hors d'eau pour l'assécher est une autre option simple pour éviter une introduction d'exotiques. L'exposition à l'air est d'autant plus efficace que le taux d'humidité est faible et la température élevée (Figure 49). Les végétales par exemple ne survivent pas hors d'eau quand la température dépasse 25 °C, même avec une forte humidité (Snider *et al.*, 2014).

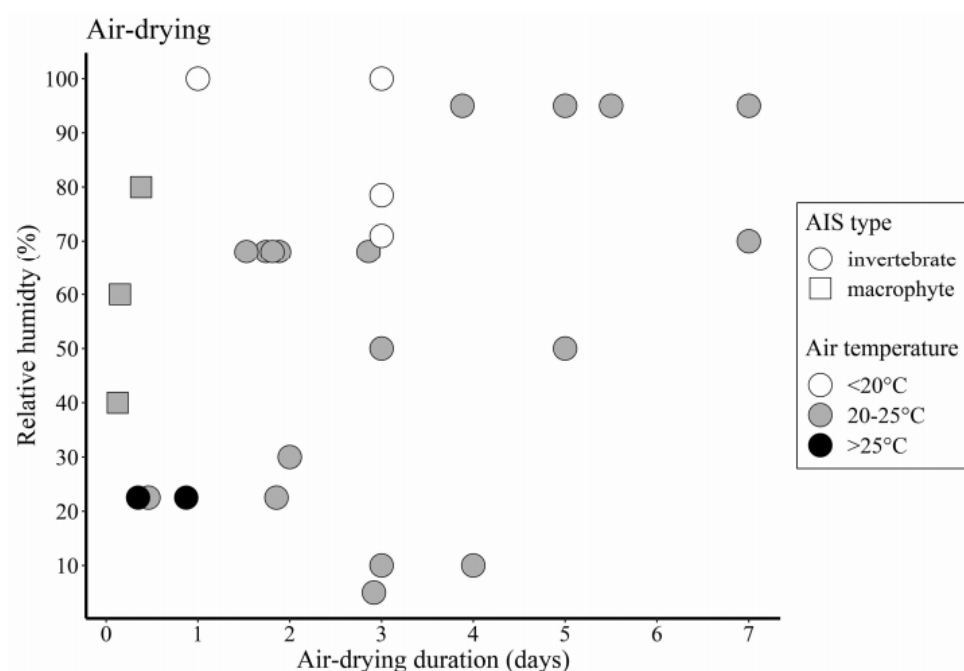


Figure 49: Synthèse de 26 travaux sur les recommandations ou observations, très variables, pour produire 100 % de mortalité d'espèces exotiques aquatiques par exondation (non spécifique aux dreissènes, d'après Mohit *et al.*, 2021).

En plus d'assécher le matériel, la pulvérisation ou l'aspersion d'eau chaude (souvent > 45 °C) connaît actuellement un regain d'intérêt. Ces méthodes ont été tout particulièrement recommandées par différentes agences gouvernementales pour faire de la prévention de dispersion secondaire des quagga par le nettoyage de bateaux qui sont transférés d'une pièce d'eau à l'autre (Tableau 5). Une immersion dans de l'eau à 50 °C pendant 15 mn tue 100 % des dreissènes, tout comme une aspersion d'eau chaude à 60 °C pendant 5 s seulement (Mohit *et al.*, 2021). Les nettoyages haute pression avec de l'eau chaude semblent avoir la préférence aux méthodes d'immersion plus passives.

Tableau 5. Exemples de recommandations de décontamination des équipements et bateaux avant leur utilisation dans un nouveau milieu selon différentes agences gouvernementales (Mohit *et al.*, 2021).

Agency	Hot water use	Air-drying conditions	Pressure-washing
Ministry of Natural Resources and Forestry, Ontario, Canada	> 50 °C	2–7 days	> 250 psi
Manitoba Government Wildlife and Fisheries Branch, Canada	> 60 °C for ≥ 10 s to 70 s	Yes, duration not specified	Yes, pressure not specified
Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Quebec, Canada	60 °C for 10 s	≥ 5 days (when relative humidity ≤ 65%)	2600 psi
Invasive Species Council of British Columbia, Canada	Not included	Yes, duration not specified	Yes, pressure not specified
Minnesota Department of Natural Resources, USA	~ 48.9 °C for ≥ 2 min, or 60 °C for ≥ 10 s	≥ 5 days	Not included
Wisconsin Department of Natural Resources, USA	Not included	Yes, duration not specified	Not included
US Aquatic Nuisance Task Force	~ 48.9 °C (2 minutes for motors)	≥ 5 days	Not included
Ministry for Primary Industries, New Zealand	> 60 °C for ≥ 1 min, or > 45 °C for ≥ 20 min	> 48 h after equipment has dried	Not included
Great Britain Non-Native Species Secretariat	Yes, temperature/duration not specified	Yes, duration not specified	Not included

5.3. Traiter les populations en place : les méthodes existantes de régulation

Des options techniques innovantes de régulation des dreissènes sont en développement et répondent à une demande croissante pour lutter contre leurs impacts. Au sein de la douzaine d'actions proactives (évitement de l'installation des larves) ou réactives (régulation des adultes) deux approches innovantes sont aujourd'hui proposées par des sociétés privées : la technique des « *biobullets* » et une lutte biologique à l'aide d'un agent microbien (Zequanox). Si les deux options sont aujourd'hui en phase de test, elles ne semblent pouvoir s'appliquer qu'en milieu artificiel.

Contrairement à une idée reçue, des solutions existent en milieu artificiel et paraissent efficaces, mais avec des coûts économiques et quelque fois écologiques importants. Souvent le champ d'application technique est très restreint. Les circonstances qui légitiment une intervention avec les moyens disponibles aujourd'hui sont bien particulières et ne peuvent souvent s'appliquer qu'en amont d'une prolifération et une dispersion importante. Aucune méthode n'est totalement inoffensive pour le reste de l'écosystème et des mesures d'accompagnement de la faune locale doivent compléter les efforts de régulation ou d'éradication.

5.3.1. Stratégies réactives et proactives

Mackie & Claudi (2010) ont recensé les méthodes utilisées pour le contrôle de populations de bivalves et proposé de les catégoriser en stratégies réactives ou proactives (Tableau 4).

Les *stratégies réactives* visent en général les adultes et sont envisagées lorsque le système à traiter peut tolérer la présence de moules mais qu'un seuil plancher de densité rend l'espèce indésirable, souvent par perte d'une efficacité de fonctionnement. Une autre raison d'intolérance d'une espèce proliférante peut être liée à un risque de sécurité au sein d'une industrie. Il peut s'agir d'une action de contrôle par voie chimique, mécanique (retrait physique des adultes) ou biologique (par un agent de contrôle).

Les *stratégies proactives* de contrôle visent le stade larvaire en inhibant ou limitant la fixation des larves. Il peut s'agir d'une filtration ou d'une action biocide sur les larves (par produits chimiques, par UV ou par assèchement par exemple).

Tableau 4. Aperçu des principales méthodes qui peuvent être utilisées pour lutter contre une prolifération de bivalves aquatiques en eau douce (adapté de Mackie & Claudi, 2010 ; Sousa *et al.*, 2013)

Méthode	Stratégie		Milieux		
	Proactive	Réactive	Artificiels	Naturels	
Chimique	+++	+	+++		Produit oxydant chlorures, dioxyde de chlore, chloramines, ozone, bromine, peroxyde d'hydrogène, potassium, permanganate, ferrate
	+	+++	+++	+	Produits non oxydants Molluscicide (Zequanox)* BioBullets (soude ?)** Nitrate d'ammonium

					Ions cuivre Ion potassium Metabisulfite de sodium Agents coagulants et/ou flocculants Modification de Salinité, Modification du pH
Non chimique			+++		Filtration (sables, grilles)
			+++		Lumière UV
			+++		Courant électrique
			+++	+++	Barrière acoustique
				+++	Bâches anti-salissures
			+++	+	Agitation de l'eau/Vitesse de courant
			+++	+++	Champ magnétique
			+++		Choc thermique (positif ou négatif)
			+++	+	Dessiccation
			+++		Désoxygénation
			+++	+++	Retrait physique (à la main ou via un aspirateur à sédiment)

* Dans le cas du Zequanox, des cellules de bactéries mortes sont utilisées pour une ou des molécules toxiques qu'elles contiennent. Il s'agit donc d'une lutte chimique dont la genèse provient d'un agent biologique (voir paragraphe 4.2.2.3).

** Dans le cas de biobullets, la formulation exacte de l'agent molluscicide n'est pas divulguée.

Force est de constater que la plupart de ces techniques peuvent s'appliquer pour lutter contre la quagga mais qu'il n'est pas réaliste de vouloir les utiliser en milieu naturel. Quelques options sont toutefois détaillées ci-après.

Dans les cas de détection précoce, sur un espace réduit, un retrait manuel des individus peut représenter une solution opportune et efficace. Le principe est de diminuer la population en-deçà d'un seuil tel que la reproduction ne permette plus de renouveler la population. Des plongeurs ont ainsi récoltés de manière récurrente les dreissènes du Lac Georges aux Etats-Unis au point que le milieu semblait débarrasser de l'espèce (Wimbush *et al.*, 2009). Le retrait peut aussi être opéré avec un aspirateur à sédiments mais l'impact de son utilisation dépasse celui sur l'espèce cible.

La gestion de l'eau dans la Meuse et le Rhin pendant l'hiver 2012 a conduit à une diminution importante du niveau de l'eau pendant 5 jours sur la rivière Nederrijn (Pays-Bas), mais pas sur la Meuse qui a ainsi pu servir de zone témoin (Leuven *et al.*, 2014). Les températures de l'air ont varié de -3.6 à -7.2°C et les effets de l'assèchement en période froide ont été suivis sur les bivalves. Si la dessiccation a clairement engendré de la mortalité massive de dreissènes et de Corbicules, la densité a commencé à re-augmenter (légèrement) seulement 6 mois après cet événement, pour aboutir aux densités pré-événement au bout de 18 mois. Il en résulte qu'en période hivernale, une baisse soudaine du niveau de l'eau peut permettre une réduction importante de la densité de moules. Cependant, l'apport en peu de temps d'une nécromasse importante au niveau des sédiments du chenal ou des berges peut alors profondément affecter la qualité de l'eau, en particulier du fait d'une augmentation des nutriments (Cherry *et al.*, 2005; Cooper *et al.*, 2005).

Poser une bâche imperméable aux gaz sur un fond de lac peut engendrer des conditions d'anoxie mortelles et de fait régulatrices d'une population de bivalves. Cette solution, déjà testée dans un grand lac naturel nord-américain face à *Corbicula fluminea*, présente l'avantage de ne pas être chimique, de pouvoir être temporaire et potentiellement maîtrisée mais elle engendre la mortalité de la plupart des espèces présentes.

Une anoxie peut restreindre l'établissement ou la survie d'individus. Favoriser cette anoxie est une solution technique pour réaliser un contrôle de mollusques invasifs. Cette solution présente l'avantage de ne pas être chimique et d'être temporaire. Il est possible (souvent inévitables) de cibler la zone géographique traitée sans nuire à l'efficacité de cette approche. Par contre, elle engendre très probablement la mortalité de toutes les espèces présentes (peu de recul sur des essais en grandeur nature).

Dans un lac nord-américain (Lac Tahoe, Sierra Nevada, 497 km², ultra-oligotrophe) où la densité de *Corbicula* pouvait atteindre 10.000 individus par m², une méthode de contrôle par bâchage du fond avec un textile imperméable aux gaz a été testée (Wittmann *et al.*, 2012). Une fois posée, la désoxygénation était constatée au bout de 72 heures et la mortalité de 100 % des Corbicules au bout de 28 jours (à 18 °C). Sur un essai à large échelle (1950 m²), l'efficacité a été démontrée avec des effets durables l'année suivante. Par contre, les autres invertébrés avaient également subi des diminutions importantes de leurs effectifs. Il ne peut par conséquent s'agir que d'une méthode à court terme, ponctuelle et ciblée.

Il est à noter que la technique d'un bâchage, y compris avec des textiles imprégnés de cuivre, a souvent été utilisée sur des plantes et avec des succès variables. L'utilisation d'une bâche sur des bivalves demeure à ce jour plus anecdotique mais dans certains cas, cette option est réaliste tant sur un plan technique qu'économique.

5.3.2. Zoom sur l'utilisation d'un molluscicide biologique

D. polymorpha et *D. r. bugensis* font partie des rares invasives pour lesquelles un agent de biocontrôle puisse être proposé. Cet agent est un produit du nom commercial de Zequanox, qui contient des bactéries mortes d'une lignée létale pour *Dreissena*. Parce que les bactéries sont mortes, on ne peut pas parler de lutte biologique, il s'agit clairement d'une lutte chimique dont les molécules efficaces sont synthétisées par des organismes vivants. L'agence de protection environnementale des Etats-Unis (EPA) a autorisé la société Marrone à commercialiser ce produit pour une utilisation sur n'importe quel milieu aquatique qu'il soit artificiel ou naturel. L'usage d'un tel agent en lac, par exemple, semble tout à fait irréaliste tant sur un plan économique que technique. L'utilisation d'agents naturels de lutte contre les proliférations est pourtant une voie d'avenir et les recherches peuvent aboutir rapidement mais elles manquent de soutien pour être développées.

L'histoire commence pour l'essentiel aux Etats-Unis. Un laboratoire de recherche a découvert une lignée particulière (du nom de CL145A) de la bactérie *Pseudomonas fluorescens* qui permet de lutter contre *Dreissena polymorpha* et/ou *D. r. bugensis*. Cette lignée fait actuellement l'objet d'une commercialisation par une société privée nord-américaine (Marrone Bio Innovations, Inc. - MBI) sous l'appellation Zequanox. Il s'agit bien d'une lutte par un agent biologique produit par un industriel et injecté sur des sites pour lutter contre la moule zébrée ou la moule quagga. Le 8 juillet 2014, l'agence

américaine de protection de l'environnement (*U.S. Environmental Protection Agency – US EPA*) a autorisé l'utilisation du Zequanox dans des milieux aquatiques ouverts pour lutter contre les dreissènes (rivières, lacs, étangs de baignade ou à usage récréatif et autres pièces d'eau). En 2012, l'*US EPA* avait déjà autorisé l'utilisation du Zequanox pour le contrôle de mollusques dans des systèmes artificiels clos et des infrastructures pour la production d'énergie, des canaux usiniers et des pièces d'eau au sein de parcours de golf.

Les résultats d'un essai grandeur nature en Irlande (deux sections de canaux en Irlande de 8 m sur 0,5) montre que même en milieu ouvert, le Zequanox permet de contrôler la densité de moules zébrées avec des mortalités comprises entre 46 et 75 % en quelques dizaines de jours après un traitement de 24 h (Meehan *et al.*, 2014a, Figure 50). Un essai dans un lac de l'Illinois (environ 16.000 ha, 14 m de fonds) est également rapporté comme une réussite et a priori sans dégâts collatéraux (Whitledge *et al.*, 2015). Cette solution a un champ d'application qui concerne surtout les milieux peu profonds.

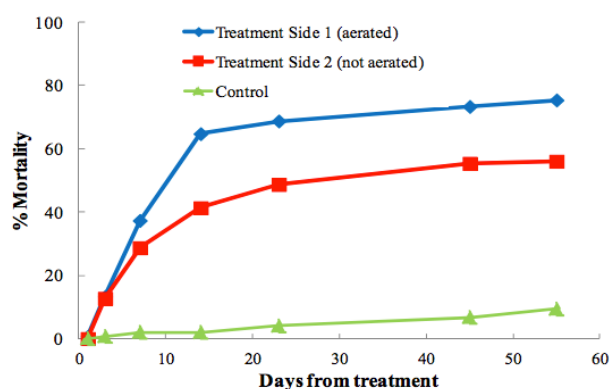


Figure 50: Isolement d'une portion de canal pour réaliser un traitement au Zequanox (Photographie de Sara Meehan). Le graphique représente le pourcentage de mortalité des adultes fixés sur les parois après traitement. D'après Meehan *et al.* (2014a).

Les recherches qui ont permis la mise au point de cet agent ont toutes été produites dans un laboratoire (*Cambridge Field Research Laboratory*) du Museum d'Histoire Naturelle de New York (*New York State Museum - NYSM*). Dan P. Molloy a dirigé et développé ces recherches et il est le découvreur de la lignée de *Pseudomonas fluorescens* létale pour *Dreissena*. Cette invention a ensuite été vendue par le NYSM à la société commerciale MBI qui a développé la partie production et assure maintenant la commercialisation.

Dan Molloy a publié une série d'articles sur la manière dont l'agent agit sur *Dreissena*, sur son innocuité vis-à-vis des autres organismes (Molloy *et al.*, 2013a, 2013b, 2013c), et il reprend dans une tribune (2014) son opinion sur cet outil et les perspectives qui peuvent être données à ce travail (<http://m.startribune.com/opinion/?id=249354851&c=y>). La suite de ce texte reprend des points importants livrés par les textes de Dan Molloy. La lignée de *P. fluorescens* utilisée a été trouvée dans le milieu naturel, ce n'est pas un produit fabriqué d'une quelconque manière en laboratoire. *P. fluorescens* est un microbe très commun dans le milieu naturel avec de multiples lignées différentes. Sous la forme du Zequanox, il s'agit d'une matrice avec des cellules mortes de la lignée létale pour *Dreissena*. Si une moule zébrée (ou quagga) en ingère, son tractus digestif est perturbé et cela conduit à la mort de l'individu. Comme il s'agit de bactéries mortes, le traitement d'un milieu avec le Zequanox ne devrait pas engendrer l'implantation de cette lignée bactérienne dans le

milieu et il n'est plus détectable 24 h après un traitement (Meehan *et al.*, 2014a). La spécificité du produit, testée indépendamment par plusieurs laboratoires, envers les moules zébrées et quagga est extraordinaire (Meehan *et al.*, 2014b). Des recherches continuent pour vérifier l'innocuité du Zequanox en dehors de sa cible et il s'agit bien là d'un des enjeux de la recherche qui a été développée pour produire un agent de lutte contre *Dreissena* qui soit inoffensif pour l'environnement. Si il est désormais autorisé de l'utiliser aux Etats-Unis dans des milieux artificiels et naturels, il paraît impossible tant sur un plan technique qu'économique de l'utiliser sur un lac, comme il est impossible d'éradiquer la moule de ce milieu quelle que soit la méthode envisagée. Pour ce type de milieu, le développement de recherches pour trouver un agent naturel pathogène des moules reste à réaliser.

5.3.3. Zoom sur un agent chimique spécifique aux dreissènes

L'usage de produits chimique est simple sur le principe : les animaux sont intoxiqués suite à l'ingestion (ou au contact) d'une molécule biocide. Cette approche se heurte cependant à de nombreux écueils et effets indésirables. Les quantités utilisées dans les approches chimiques sont souvent exprimées en tonnes pour obtenir *in fine* des concentrations dans le milieu qui soient suffisamment efficaces à l'encontre de l'espèce cible. Les produits qui fonctionnent le mieux sont à spectre d'action assez large et la gestion des effluents qui contiennent le biocide peut être délicate à gérer. La technique des *BioBullets* (une molécule biocide enrobée dans une coque digérable seulement par les dreissènes) permettrait de résoudre la plupart des problèmes habituellement posés par l'usage d'un agent chimique : on peut travailler à basse concentration avec une molécule peu impactant sur l'environnement et seule l'espèce cible est affectée par le traitement.

L'usage de produits chimiques vise à intoxiquer une population cible pour induire une mortalité ou un défaut de reproduction. Le contrôle chimique est l'option qui a jusqu'à présent eu la faveur des industriels car ils peuvent procéder en un seul essai et à partir d'un point d'injection unique au sein de leurs circuits. Une multitude de produits a été testée avec des succès et un rapport coût/bénéfice variables. Le choix d'un produit est surtout déterminé par la qualité de l'eau qui en résulte (concentration résiduelle du toxique, sous-produits), le coût et l'efficacité du traitement. Il est possible d'optimiser l'utilisation d'un molluscicide en choisissant la période de traitement car les dreissènes adultes sont par exemple plus sensibles pendant la période post-reproduction par rapport à tout autre moment de l'année (Costa *et al.*, 2008a).

Les *BioBullets* (Aldridge *et al.*, 2006 ; Costa *et al.*, 2011) sont des billes microscopique (d'un diamètre de l'ordre de 50 à 100 µm) d'un produit molluscicide inclus dans une matrice et enrobé d'une enveloppe dont la durée de vie dans le milieu aquatique est limité à quelques heures (Figure 51). Au terme de cette durée de vie les molécules toxiques sont libérées dans le milieu. Le terme « *BioBullets* » est une marque déposée dont le contenu exact des molécules actives n'est pas diffusé. Le principe de leur utilisation est de déverser les *BioBullets* au sein du milieu à traiter, de faire en sorte qu'elles restent en suspension dans la colonne d'eau et de compter sur l'activité de filtration des moules. La formulation et le diamètre proposé permettent d'optimiser la probabilité d'ingestion (Costa *et al.*, 2011) et une seule bille ingérée peut suffire à tuer

l'individu. Cela permet de travailler avec de très faibles doses de produits chimiques par rapport à un ajout direct de la substance biocide dans l'eau. L'enrobage est conçu pour ne pas induire la réaction de fermeture des valves que peuvent avoir les bivalves face à un stress (Elliott, 2005). Le devenir des billes dans l'environnement est présenté comme un problème mineur puisque la substance biocide ne s'y retrouve à aucun moment en forte concentration. De plus, ce biocide ne modifie que faiblement la qualité de l'eau pour les autres organismes, au moins dans le cas d'une pastille de soude. La technique n'est pas à proprement parlé spécifique à une espèce cible mais le temps de dissolution de l'enrobage, le choix de la molécule active et le diamètre des particules permettent d'optimiser l'impact sur une espèce donnée. Pour améliorer la spécificité de cette technique, il est possible d'imaginer que la formulation de l'encapsulage sera telle que si un autre organisme que l'espèce cible venait à ingérer une bille, elle ne serait pas digérée et par conséquent le biocide n'agirait pas. Cette option est très prometteuse et les champs de développement et d'application sont très vastes. La moule zébrée est la première espèce qui a fait l'objet des développements de cette technique. L'approche mérite des investigations plus poussées et une utilisation en milieu naturel est envisageable (l'agence environnementale de Grande Bretagne a autorisé l'utilisation de ce produit en milieu naturel).

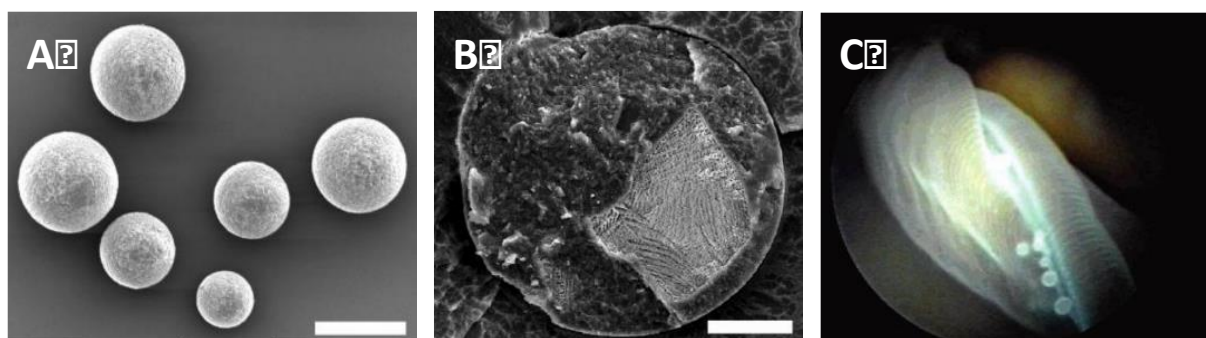


Figure 51: A. *BioBullets* photographiées en microscopie électronique à balayage (MEB - la barre mesure 100 μm). B. *BioBullet* cassée par congélation (*freeze-fracture*) révélant un cristal de KCl au sein d'une matrice d'huile végétale (MEB - la barre mesure 20 μm). C. Photographie obtenue par endoscopie sur une moule zébrée vivante montrant la position des *BioBullets* sur les cténidies des branchies avant de rejoindre les palpes labiaux et la bouche. D'après Aldridge *et al.* (2006) modifié.

Il est important de garder à l'esprit qu'un traitement chimique tel qu'utilisé dans des circuits industriels pose souvent la question du devenir du produit biocide après son utilisation. En outre, s'il est efficace il devrait déclencher une mortalité massive et synchrone d'individus qui peut avoir un effet très négatif sur le reste de l'écosystème du fait par exemple d'une augmentation rapide de teneurs en ammoniacque ou d'une réduction de l'oxygénation de l'eau.

6. Conclusion

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. L'activité de filtration est de toute première importance pour comprendre les changements du

réseau trophique et de qualité des eaux (influence sur les cycles biogéochimiques). La production d'une coquille et un comportement grégaire agissent sur les habitats et la capacité biogène des milieux. Les impacts sont densité-dépendants et les dreissènes 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.

Lorsque les biomasses deviennent importantes, le patron général de réponses trophiques est un éclaircissement de la colonne d'eau par 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.

Les évaluations de densités et surtout de biomasses pour toutes les profondeurs du milieu constituent la recommandation la plus importante qui soit faite dans ce rapport. La biomasse dépend étroitement de la structure d'âge de la population. La biomasse des populations en place est d'autant plus importante qu'elle permet d'apprécier la capacité de filtration des populations, c'est-à-dire une voie majeure d'impact sur le milieu.

Une régression spontanée de la quagga n'a jamais été observée dans un lac profond. 30 ans après son arrivée, elle peut continuer à augmenter en densités/biomasses, et donc en impacts liés à sa présence massive. Pour poser de bons diagnostics aux changements en cours et pour mieux comprendre et gérer, 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 annuel.

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, des vitesses de courant réduites, plus de lumière, un taux de plancton plus faible. Son taux d'assimilation est plus élevé, 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. La

présente synthèse donne des critères clés pour distinguer zebra et quagga avec le maximum de confiance.

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. Le risque est grand que son implantation réussisse sur de nouveaux milieux comme le Léman, maintenant que sa ressource alimentaire habituelle, les dreissènes, y est disponible.

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. Ces mesures 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). Le début de prévention mis en place en 2020 par l'OFB était une très bonne chose pour cela. Seule une campagne active, organisée, routinière sera efficace et elle commence au niveau des populations sources susceptibles de diffuser dans d'autres milieux.

Références bibliographiques

- 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.
- Ackerman, J. D. (1999). Effect of velocity on the filter feeding of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for trophic dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(9), 1551-1561.
- Ackerman, J. D., & Nishizaki, M. T. (2004). The effect of velocity on the suspension feeding and growth of the marine mussels *Mytilus trossulus* and *M. californianus*: implications for niche separation. *Journal of Marine Systems*, 49(1-4), 195-207.
- Aldridge, D.C. 2010. *Dreissena polymorpha* in Great Britain: History of spread, impacts and control. In *The Zebra Mussel in Europe*, G. van der Velde, S. Rajagopal, and A. bij de Vaate, eds., pp. 79-91. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers.
- Aldridge, D.C., P. Elliot & G. D. Moggridge, 2004. The recent and rapid spread of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in Great Britain. *Biological Conservation* 119: 253-261.
- 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.
- Andres, K. J., Sethi, S. A., Duskey, E., Lepak, J. M., Rice, A. N., Estabrook, B. J., ... & Scofield, A. E. (2020). Seasonal habitat use indicates that depth may mediate the potential for invasive round goby impacts in inland lakes. *Freshwater Biology*, 65(8), 1337-1347.
- Aoki M., Takeda Y., Fukunaga H., Koike T., Murakami S., Homma K., 2008. Effect of ferric ions on the mechanical strength of marine mussel adhesive proteins. *Journal of Biomechanical Science and Engineering* 3: 188-199.
- Atkinson CL, Opsahl SP, Covich AP, Golladay SW, Conner LM (2010) Stable isotopic signatures, tissue stoichiometry, and nutrient cycling (C and N) of a native and invasive freshwater bivalve. *J N Am Benthol Soc* 29:496-505.
- 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.
- Bachmann V, Usseglio-Polatera P, Cegielka E, Wagner P, Poinssaint JF, Moreteau J (1997) Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* et *Corbicula* spp. dans la rivière Moselle. *Bull. Fr. Pêche Piscicult.*, 344/345, 373-384
- Bachmann V., Usseglio-Polatera P., Moreteau, J.C., Wagner P., 1998. A new method to assess the contribution of the macrobenthic compartment to the dissolved oxygen budget of a large river. In: *Advances in River Bottom Ecology* (G. Bretschko, J. Helesic, eds), Backhuys Publishers, Leiden, 143-153.
- Bachmann V. & Usseglio-Polatera P. (1999) Contribution of the macrobenthic compartment to the oxygen budget of a large regulated river: the Mosel. *Hydrobiologia*, 410, 39-46.
- Bachmann V., Beisel J.N., Usseglio-Polatera P., Moreteau J.C., 2001. Decline of *Dreissena polymorpha* in the river Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. *Archiv für Hydrobiologie*, 151, 263-281.
- Baker, S.M., Levinton, J.S., Kurdziel, J.P., Shumway, S.E., 1998. Selective feeding and biodeposition by zebra mussels and their relation to changes in phytoplankton composition and seston load. *J. Shellfish Res.* 17, 1207-1213.
- Baker, S.M., Levinton, J.S., Ward, J.E., 2000. Particle transport in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas). *Biol. Bull.* 199, 116-125.
- Balogh C, Musko IB, G-Toth L, Nagy L (2008) Quantitative trends of zebra mussels in Lake Balaton (Hungary) in 2003-2005 at different water levels. *Hydrobiologia* 613:57-69
- Balogh, C., Vlácilová, A., László, G., & Serfőző, Z. (2018). Dreissenid colonization during the initial invasion of the quagga mussel in the largest Central European shallow lake, Lake Balaton, Hungary. *Journal of Great Lakes Research*, 44(1), 114-125.
- Balogh, C., Serfőző, Z., bij de Vaate, A., Noordhuis, R., & Kobak, J. (2019). Biometry, shell resistance and attachment of zebra and quagga mussels at the beginning of their co-existence in large European lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 45(4), 777-787.
- Barbiero, R. P., Rockwell, D. C., Warren, G. J., & Tuchman, M. L. (2006). Changes in spring phytoplankton communities and nutrient dynamics in the eastern basin of Lake Erie since the invasion of *Dreissena* spp. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(7), 1549-1563.
- Barbiero, R. P., Lesht, B. M., Warren, G. J., Rudstam, L. G., Watkins, J. M., Reavie, E. D., ... & Karatayev, A. Y. (2018). A comparative examination of recent changes in nutrients and lower food web structure in Lake Michigan and Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*, 44(4), 573-589.
- Barton, L. K. (1993). Control Program for Zebra Mussels(*Dreissena polymorpha*) at the Perry Nuclear Power Plant, Lake Erie. IN: *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 1993. p 555-562.
- Barton, D. R., R. A. Johnson, L. Campbell, J. Petruniak & M. Patterson, 2005. Effects of round gobies (*Neogobius melanostomus*) on dreissenid mussels and other invertebrates in eastern Lake Erie, 2002-2004. *Journal of Great Lakes Research* 31: 252-261.
- 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.
- Baumgartner D, Mortl M, Rothhaupt KO (2008) Effects of water- depth and water-level fluctuations on the macroinvertebrate community

structure in the littoral zone of Lake Constance. *Hydrobiologia* 613:97–107.

Beggel, S., Cerwenka, A., Brandner, J., & Geist, J. (2015). Shell morphological versus genetic identification of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Aquatic Invasions*, 10(1), 93-99.

Beisel J.-N., Lévêque C., 2009. Les eaux douces, propices aux invasions ? Dossier Pour la science, 65, 26-30.

Beisel J.-N., Lévêque C., 2010. Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques. Faut-il avoir peur des invasions biologiques ? Versailles : Quae, 248 p. (Synthèses). ISBN: 978-2-7592-0844-9.

Beisel JN, Peltre MC, Kaldonski N, Hermann A, Muller S, 2017. Spatiotemporal trends for exotic species in French freshwater ecosystems: where are we now? *Hydrobiologia* 785: 293–305.

Benson A.J., 2014. Chronological History of Zebra and Quagga Mussels (*Dreissenidae*) in North America, 1988-2010.

Berkman PA, Haltuch MA, Tichich E, Garton DW, Kennedy GW, Gannon JE, Mackey SD, Fuller JA and Liebenthal DL (1998) Zebra mussels invade Lake Erie muds. *Nature* 393: 27–28

Bially A., MacIsaac H.J., 2000. Fouling mussels (*Dreissena spp.*) colonize soft sediments in Lake Erie and facilitate benthic invertebrates. *Freshwater Biol.*, 43, 85-97.

bij de Vaate A, Greijdanus-Klaas M (1990) The Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae) a new immigrant in the Netherlands. *Bull Zool Mus Univ Amsterdam* 12(2):173–177.

bij de Vaate A, Jazdzewski K, Ketelaars HAM, Gollash S, van der Velde G (2002) Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Can J Fish Aquat Sci* 59:1159–1174

bij de Vaate, A., & Jansen, E. A. (2007). Distinction Between Zebra Mussels and Quagga Mussels. *Spirula Correspondentieblad van de Nederlandse Malacologische Vereniging*, 356, 78-81.

bij de Vaate, A., van der Velde, G., Leuven, R. S., & Heiler, K. C. (2013). Spread of the Quagga Mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe. *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*, 83.

Birkett, K., Lozano, S. J., & Rudstam, L. G. (2015). Long-term trends in Lake Ontario's benthic macroinvertebrate community from 1994–2008. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 18(1), 76-88.

Blackman, R., Bennucci, M., Donnelly, R., Hänfling, B., Harper, L. R., Sellers, G., & Lawson-Handley, L. (2020a). 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.

Blackman, R. C., Ling, K. K. S., Harper, L. R., Shum, P., Hänfling, B., & Lawson-Handley, L. (2020b). Targeted and passive environmental DNA approaches outperform established methods for detection of quagga mussels, *Dreissena rostriformis bugensis* in flowing water. *Ecology and evolution*, 10(23), 13248-13259.

Bódis, E., B. Tóth, and R. Sousa. 2013. Impact of *Dreissena* fouling on the physiological condition of native and invasive bivalves: interspecific and temporal variations. *Biological Invasions* 16:13731386.

Bódis, E., B. Tóth, J. Szekeres, P. Borza, and R. Sousa. 2014. Empty native and invasive bivalve shells as benthic habitat modifiers in a large river. *Limnologia - Ecology and Management of Inland Waters* 49: 1-9.

Boegehold, A. G., Johnson, N. S., Ram, J. L., & Kashian, D. R. (2018). Cyanobacteria reduce quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) spawning and fertilization success. *Freshwater Science*, 37(3), 510-518.

Bogan, A.E. 2008. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 139–147.

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., & Karatayev, V. A. (2012). Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia*, 685(1), 121-134.

Burlakova, L. E., Barbiero, R. P., Karatayev, A. Y., Daniel, S. E., Hinchey, E. K., & Warren, G. J. (2018). The benthic community of the Laurentian Great Lakes: Analysis of spatial gradients and temporal trends from 1998 to 2014. *Journal of Great Lakes Research*, 44(4), 600-617.

Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Hrycik, A. R., Daniel, S. E., Mehler, K., Rudstam, L. G., ... & Nalepa, T. F. (2021). Six decades of Lake Ontario ecological history according to benthos. *Journal of Great Lakes Research* (in press).

Calcino, A. D., de Oliveira, A. L., Simakov, O., Schwaha, T., Zieger, E., Wollesen, T., & Wanninger, A. (2019). The quagga mussel genome and the evolution of freshwater tolerance. *DNA Research*, 26(5), 411-422.

Caraco N.F., Cole J.J., Fischer D.T., Lampman G.G., Pace M.J. & Strayer D.L. (2000) Dissolved oxygen declines in the Hudson River associated with the invasion of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Environmental Science and Technology*, 34, 1204–1210.

Carlsson, N. O. L., O. Sarnelle & D. L. Strayer, 2009. Native predators and exotic prey—an acquired taste? *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 525–532.

Chen, D., Gerstenberger, S., Mueting, S. A., & Wong, W. H. (2011). Environmental factors affecting settlement of quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) veligers in Lake Mead, Nevada-Arizona, USA. *Aquatic Invasions*, 6(2), 149.

- Chauvaud, L., J. K. Thompson, J. E. Cloern & G. Thouzeau, 2003. Clams as CO₂ generators: The *Potamocorbula amurensis* example in San Francisco Bay. *Limnology and Oceanography* 48: 2086–2092.
- Clarke, M. (1999). The effect of food availability on byssogenesis by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas). *Journal of molluscan studies*, 65(3), 327–333.
- Claudi, R. & G. L. Mackie. 1994. Practical Manual for Zebra Mussel Monitoring and Control. Boca Raton, FL: Lewis Publishers. 227 pp.
- Claxton, W. T., & Boulding, E. G. (1998). A new molecular technique for identifying field collections of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and quagga mussel (*Dreissena bugensis*) veliger larvae applied to eastern Lake Erie, Lake Ontario, and Lake Simcoe. *Canadian Journal of Zoology*, 76(1), 194–198.
- 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.
- Claxton WT, Wilson AB, Mackie GL, Boulding EG (1998) A genetic and morphological comparison of shallow- and deepwater populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis*. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1269–1276,
- Collas, F. P., Koopman, K. R., Hendriks, A. J., Velde, G., Verbrugge, L. N., & Leuven, R. S. (2014). Effects of desiccation on native and non-native molluscs in rivers. *Freshwater Biology*, 59(1), 41–55.
- Collas, F. P. L., Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., & Leuven, R. S. E. W. (2018). Detachment rates of dreissenid mussels after boat hull-mediated overland dispersal. *Hydrobiologia*, 810(1), 77–84.
- Conn DB, Lucy FE, Graczyk TK (2014) Chapter 17: Dreissenid mussels as sentinel biomonitors for human and zoonotic pathogens. In: Nalepa T, Schloesser D (eds), Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. CRC Press/Taylor and Francis, pp 265–272
- Connelly, N. A., O'Neill, C. R., Knuth, B. A., & Brown, T. L. (2007). Economic impacts of zebra mussels on drinking water treatment and electric power generation facilities. *Environmental management*, 40(1), 105–112.
- Conroy, J. D., Edwards, W. J., Pontius, R. A., Kane, D. D., Zhang, H., Shea, J. F., ... & Culver, D. A. (2005). Soluble nitrogen and phosphorus excretion of exotic freshwater mussels (*Dreissena* spp.): potential impacts for nutrient remineralisation in western Lake Erie. *Freshwater Biology*, 50(7), 1146–1162.
- Costa, R., Aldridge, D., Moggridge, G., 2008a. Seasonal variation of zebra mussel susceptibility to molluscicidal agents. *J. Appl. Ecol.* 45, 1712–1721.
- Costa, R., Elliott, P., Aldridge, D. C., & Moggridge, G. D. (2011). Enhanced mortality of the biofouling zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, through the application of combined control agents. *Journal of Great Lakes Research*, 37(2), 272–278.
- Costa, R., D. Aldridge & G. D. Moggridge, 2011. Preparation and evaluation of biocide-loaded particles to control the biofouling zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Chemical Engineering Research and Design* 89: 2322–2329.
- Costa, R., Aldridge, D. C., & Moggridge, G. D. (2012). Multicomponent molluscicide mixtures for zebra mussel control. *Journal of Great Lakes Research*, 38(2), 317–325.
- Crane, K., Coughlan, N. E., Cuthbert, R. N., Dick, J. T., Kregting, L., Ricciardi, A., ... & Reid, N. (2020). Friends of mine: an invasive freshwater mussel facilitates growth of invasive macrophytes and mediates their competitive interactions. *Freshwater Biology*, 65(6), 1063–1072.
- Cristescu, M. E., Hebert, P. D., & Onciu, T. M. (2003). Phylogeography of Ponto-Caspian crustaceans: A benthic-planktonic comparison. *Molecular Ecology*, 12(4), 985–996.
- Czarnoleski M, Müller T, 2014. Antipredator Strategy of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*): From Behavior to Life History.
- DAISIE (2008) European invasive alien species gateway. <http://www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do>.
- Darrigran, G., 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions* 4: 145–156.
- Davis, C. J., Ruhmann, E. K., Acharya, K., Chandra, S., & Jerde, C. L. (2015). Successful survival, growth, and reproductive potential of quagga mussels in low calcium lake water: is there uncertainty of establishment risk?. *PeerJ*, 3, e1276.
- Dayton, A. I., Auer, M. T., & Atkinson, J. F. (2014). Cladophora, mass transport, and the nearshore phosphorus shunt. *Journal of Great Lakes Research*, 40(3), 790–799.
- De Leeuw, J., M.R. Van Eerden, and G.H. Visser. 1999. Wintering tufted ducks *Aythya fuligula* diving for zebra mussels *Dreissena polymorpha* balance feeding costs within narrow margins of their energy budget. *J. Avian Biol.* 30: 182–192.
- Delmott, S. E., & Edds, D. R. (2014). Zebra mussel maturation and seasonal gametogenesis in Marion Reservoir, Kansas, USA.
- 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. (2021a). Dreissenids' breaking loose: Differential attachment as a possible driver of the dominance shift between two invasive mussel species. *Biological Invasions*, 1-17.
- D'Hont, A., Gittenberger, A., Hendriks, A. J., & Leuven, R. S. (2021b). Dreissenids' need for speed: mobility as a driver of the dominance shift between two invasive Ponto-Caspian mussel species. *Aquatic Invasions*, 16(1).
- Dias, E., Morais, P., Antunes, C. & Hoffman, J. Linking terrestrial and benthic estuarine ecosystems: organic matter sources supporting the high secondary production of a non-indigenous bivalve. *Biological Invasions* (2014)
- Diggins, T. P. (2001). A seasonal comparison of suspended sediment filtration by quagga (*Dreissena bugensis*) and zebra (*D. polymorpha*) mussels. *Journal of Great Lakes Research*, 27(4), 457-466.
- Dionisio Pires, L. M. (2005). Grazing for clarity: zebra mussels as a potential tool in biomanipulation of lakes. PhD thesis. Radboud Nijmegen University, The Netherlands.
- Dionisio Pires, L.M., Jonker, R.R., V an Donk, E., Laanbroek, H.J., 2004a. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston. *Freshwat. Biol.* 49, 116–126.
- Dionisio Pires, L.M., Karlsson, K.M., Meriluoto, J.A.O., Kardinaal, P.M., Visser, P.M., Siewertsen, E., Van Donk, H., Ibelings, B.W., 2004b. Assimilation and depuration of microcystin-LR by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Aquat. Toxicol.* 69, 385–396.
- Dommm, S., McCauley, R. W., Kott, E., & Ackerman, J. D. (1993). Physiological and taxonomic separation of two dreissenid mussels in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(11), 2294-2297.
- Elliott, P., 2005. The zebra mussel in England: biology, impacts, and control using micro-encapsulated toxins. PhD Thesis, University of Cambridge, Cambridge.
- Elliott P, Aldridge DC, Moggridge GD (2005) The increasing effects of zebra mussels on water installations in England. *Water and Environment Journal*, 19, 367–375.
- Elton C.S., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, Chapman and Hall, London.
- zu Ermgassen, P. S., & Aldridge, D. C. (2011). Predation by the invasive American signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* Dana, on the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* Pallas: the potential for control and facilitation. *Hydrobiologia*, 658(1), 303-315.
- Evariste, L., David, E., Cloutier, P. L., Brousseau, P., Auffret, M., Desrosiers, M., ... & Betoulle, S. (2018). Field biomonitoring using the zebra mussel *Dreissena polymorpha* and the quagga mussel *Dreissena bugensis* following immunotoxic responses. Is there a need to separate the two species?. *Environmental Pollution*, 238, 706-716.
- Fenske, C., Zaiko, A., Woźniczka, A., Dahlke, S., & Orlova, M. I. (2014). Variation in length-frequency distributions of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) within and between three baltic sea subregions: Szczecin lagoon, curonian lagoon, and gulf of Finland. In *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control, Second Edition* (pp. 725-739).
- Fernald RT, Watson BT, 2014. Eradication of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) from Millbrook Quarry, Virginia: Rapid Response in the Real World.
- Foley, C. J., Andree, S. R., Pothoven, S. A., Nalepa, T. F., & Höök, T. O. (2017). Quantifying the predatory effect of round goby on Saginaw Bay dreissenids. *Journal of Great Lakes Research*, 43(1), 121-131.
- Garnier J., Billen G. & Palfner L. (2000) Understanding the oxygen budget and related ecological processes in the river Mosel: the RIVER STRAHLER approach. *Hydrobiologia*, 410, 151–166.
- 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.
- Geary, D. H., I. Magyar, and P. Muller. 2001. Ancient Lake Pannon and its endemic molluscan fauna (Central Europe; Mio-Pliocene). *Adv. Ecol. Res.* 31: 463–482.
- Gergs R, Grey J, Rothhaupt K-O (2011) Temporal variation in zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) density structure the benthic food web and community composition on hard substrates in Lake Constance, Germany. *Biol Invasions* 13:2727–2738.
- 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.
- Ghedotti, M. J., J. C. Smihula, and J. R. Smith. 1995. Zebra mussel predation by round gobies in the laboratory. *J. Great Lakes Res.* 21: 665–669.
- Gingera, T. D., Bajno, R., Docker, M. F., & Reist, J. D. (2017). Environmental DNA as a detection tool for zebra mussels *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) at the forefront of an invasion event in Lake Winnipeg, Manitoba, Canada. *Management of Biological Invasions*, 8(3), 287.
- 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.
- Gopalakrishnan, K. K., & Kashian, D. R. (2020). Identification of Optimal Calcium and Temperature Conditions for Quagga Mussel Filtration Rates as a Potential Predictor of Invasion. *Environmental toxicology and chemistry*, 39(2), 410-418.
- Grieshaber MK, Hardewig I, Kreutzer U, Portner HO (1994) Physiological and metabolic responses to hypoxia in invertebrates. *Reviews of Physiology, Biochemistry and Pharmacology* 125:44–147.
- Grigorovich IA, Angradi TR, Stepien CA, 2008. Occurrence of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena*

polymorpha) in the upper Mississippi River system. *Journal of Freshwater Ecology*, 23 : 429-435.

Gurevitch J., Padilla D.K., 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (9), 470-474.

Gutiérrez JL, Jones CG, Strayer DL, Iribarne OO (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101:79-90.

Haag, W. R., D. J. Berg, D. W. Garton & J. L. Farris, 1993. Reduced survival and fitness in native bivalves in response to fouling by the introduced zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 13-19.

Harzhauser, M. and Mandic, O. 2010, Neogene dreissenids in Central Europe: evolutionary shifts and diversity changes. In: van der Velde, G., Rajagopal, S., bij de Vaate, A., eds., *The zebra mussel in Europe*. Leiden: Backhuys Publishers, and Weikersheim: Margraf Publishers, 11-28.

Hecky, R. E., Smith, R. E., Barton, D. R., Guildford, S. J., Taylor, W. D., Charlton, M. N., & Howell, T. (2004). The nearshore phosphorus shunt: a consequence of ecosystem engineering by dreissenids in the Laurentian Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(7), 1285-1293.

Heiler, K. C., Bij de Vaate, A., Ekschmitt, K., von Oheimb, P. V., Albrecht, C., & Wilke, T. (2013). Reconstruction of the early invasion history of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe. *Aquatic Invasions*, 8(1), 53-57.

Helfman, G. S., B. B. Collette, D. E. Facey, and B. W. Bowen. 2009. *The Diversity of Fishes*. Hoboken, NJ: Blackwell Science.

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. "Meta-analysis of Dreissenids effects on freshwater ecosystems." *Quagga and zebra mussel: biology, impacts, and control*, 2nd edn. CRC Press, Boca Raton (2014): 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.

Hofius, J., Mandella, C., & Rackl, S. M. (2015). Evaluation of watercraft quagga mussel decontamination in saltwater. *Management of Biological Invasions*, 6(3), 277.

Horvath, T. G., & Lamberti, G. A. (1997). Drifting macrophytes as a mechanism for zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion of lake-outlet streams. *American Midland Naturalist*, 29-36.

Houghton, C. J., & Janssen, J. (2014). Variation in predator-prey interactions between round gobies and dreissenid mussels. *Quagga and Zebra Mussels Biology, Impacts, and Control*, 2nd ed.; Nalepa, T., Schlosser, D., Eds, 359-367.

Howard JK, Cuffey KM (2006) The functional role of native freshwater mussels in the fluvial benthic environment. *Freshw Biol* 51: 460-474.

Huang, Q., Wang, H., Ricciardi, A., & Lewis, M. A. (2016). Temperature-and turbidity-dependent competitive interactions between invasive freshwater mussels. *Bulletin of mathematical biology*, 78(3), 353-380.

Illari, M., C. Antunes, L. Guilhermino & R. Sousa, 2011. Massive mortality of the Asian clam *Corbicula fluminea* in a highly invaded area. *Biological Invasions* 13: 277-280.

Jenner, H. A., Whitehouse, J. W., Taylor, C. J., & Khalanski, M. (1998). Cooling water management in European power stations Biology and control of fouling. *Hydroécologie Appliquée*, 10, 1-225.

Jermacz, Ł., Balogh, C., & Kobak, J. (2021). Behavioural differences and interactions between two sessile bivalves forming mixed-species assemblages. *Animal Behaviour*, 171, 13-28.

Jiang, L., Xia, M., Ludsins, S. A., Rutherford, E. S., Mason, D. M., Jarrin, J. M., & Pangle, K. L. (2015). Biophysical modeling assessment of the drivers for plankton dynamics in dreissenid-colonized western Lake Erie. *Ecological modelling*, 308, 18-33.

Johnson, L. E., Ricciardi, A., & Carlton, J. T. (2001). Overland dispersal of aquatic invasive species: a risk assessment of transient recreational boating. *Ecological applications*, 11(6), 1789-1799.

Juhel, G., J. Davenport, J. O'Halloran, S. C. Culloty, R.M. O'Riordan, K. F. James, A. Furey & O. Allis, 2006. Impacts of microcystins on the feeding behavior and energy balance of zebra mussels, *Dreissena polymorpha*: a bioenergetics approach. *Aquatic Toxicology* 79: 391-400.

Karatayev, A.Y., L.E. Burlakova, and D.K. Padilla. 1997. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in eastern Europe. *J. Shellfish Res.* 16: 187-203.

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., L. E. Burlakova & D. K. Padilla, 2010. *Dreissena polymorpha* in Belarus: history of spread, population biology, and ecosystem impacts. In van der Velde, G., S. Rajagopal & A. Bij de Vaate (eds), *The Zebra Mussel in Europe*. Backhuys Publishers, Leiden: 101-112.

Karatayev, A. Y., L. E. Burlakova, S. E. Mastitsky, D. K. Padilla & E. L. Mills, 2011. Contrasting rates of spread of two congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis*, at different spatial scales. *Journal of Shellfish Research* 30: 923-931.

Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., & Padilla, D. K. (2015). Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts. *Hydrobiologia*, 746(1), 97-112.

- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Mehler, K., Barbiero, R. P., Hinchey, E. K., Collingsworth, P. D., ... & Warren, G. (2018). Life after Dreissena: The decline of exotic suspension feeder may have significant impacts on lake ecosystems. *Journal of Great Lakes Research*, 44(4), 650-659.
- 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.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in ecology & evolution*, 17(4), 164-170.
- Keller, R. P., Drake, J. M., & Lodge, D. M. (2007). Fecundity as a basis for risk assessment of nonindigenous freshwater molluscs. *Conservation Biology*, 21(1), 191-200.
- Kemp, J. S., & Aldridge, D. C. (2018). Comparative functional responses to explain the impact of sympatric invasive bivalves (Dreissena spp.) under different thermal regimes. *Journal of Molluscan Studies*, 84(2), 175-181.
- Kerambrun, E., Delahaut, L., Geffard, A., & David, E. (2018). Differentiation of sympatric zebra and quagga mussels in ecotoxicological studies: A comparison of morphometric data, gene expression, and body metal concentrations. *Ecotoxicology and environmental safety*, 154, 321-328.
- Khalanski M (1997) Industrial and ecological consequences of the introduction of new species in continental aquatic ecosystems: the zebra mussel and other invasive species. Bulletin France Pêche Pisciculture, 344-345, 385-404.
- Kissman, C. E., Knoll, L. B., & Sarnelleb, O. (2010). Dreissenid mussels (Dreissena polymorpha and Dreissena bugensis) reduce microzooplankton and macrozooplankton biomass in thermally stratified lakes. *Limnology and Oceanography*, 55(5), 1851-1859.
- Kobak, J. (2001). Light, gravity and conspecifics as cues to site selection and attachment behaviour of juvenile and adult Dreissena polymorpha Pallas, 1771. *Journal of molluscan studies*, 67(2), 183-189.
- Kobak, J. (2014). Behaviour of juvenile and adult zebra mussels Dreissena polymorpha. *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. 2nd edn. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, 331-344.
- Kobak, J., & Ryńska, A. (2014). Environmental factors affecting behavioural responses of an invasive bivalve to conspecific alarm cues. *Animal Behaviour*, 96, 177-186.
- Kornis, M. S., Mercado-Silva, N., & Vander Zanden, M. J. (2012). Twenty years of invasion: a review of round goby Neogobius melanostomus biology, spread and ecological implications. *Journal of fish biology*, 80(2), 235-285.
- Labat, F. 2020. Macrophytes et moules invasives du Léman. Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., Campagne 2019. 206-210.
- Leuven, R. S., Collas, F. P., Koopman, K. R., Matthews, J., & van der Velde, G. (2014). Mass mortality of invasive zebra and quagga mussels by desiccation during severe winter conditions. *Aquatic Invasions*, 9(3), 243-252.
- Levine J.M., 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, 288, 852-854.
- Lewandowski K., Stańczykowska A., 2014. Summary of Zebra Mussel (Dreissena polymorpha) in Polish Lakes over the Past 50 Years with Emphasis on the Masurian Lakes (Northeastern Poland). 103-.
- 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).
- Lods-Crozat B., Chevalley P.A., 2018. Flux d'espèces envahissantes benthiques, implications sur l'écosystème lacustre de grands lacs périalpins. Rapport de la Direction Générale de l'Environnement/Protection des eaux du Canton de Vaud, 20 pp.
- Lods-Crozat B., 2020. Flux d'espèces exogènes envahissantes benthiques dans le Léman. Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., Campagne 2019. 212-221.
- Lucy, F. E., L. E. Burlakova, A. Y. Karatayev, S. E. Mastitsky & D. T. Zanatta, 2014. Zebra mussel impacts on unionids: A synthesis of trends in North America and Europe. In Nalepa, T. F. & D. W. Schloesser (eds), *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton: 623-646.
- MacIsaac, H. J., Lonner, C. J., & Leach, J. (1995). Suppression of microzooplankton by zebra mussels: importance of mussel size. *Freshwater biology*, 34(2), 379-387.
- Mackie, G. L. & R. Claudi, 2010. Monitoring and Control of Macrofouling Mollusks in Fresh Water Systems. CRC Press, Boca Raton.
- Marelli, D.C. and S. Gray. 1983, Conchological redescrptions of Mytilopsis sallei and Mytilopsis leucophaeta of the brackish western Atlantic (Bivalvia, Dreissenidae). *Veliger* 25: 185-193.
- Marescaux J., 2014. Invasion of Western Europe by the quagga mussel (*Dreissena rostriformis*, Deshayes, 1838). Phylogeography, population genetics and potential impact assessment. PhD thesis. Univ. Namur.
- Marescaux, J., Vaate, A. & Doninck, K. (2012) First records of Dreissena rostriformis bugensis (Andrusov, 1897) in the Meuse River. *BiolInvasions Records* 1, 109-114.
- Marescaux, J., & Van Doninck, K. (2013). Using DNA barcoding to differentiate invasive Dreissena species (Mollusca, Bivalvia). *ZooKeys*, (365), 235.
- Marescaux, J., Falisse, E., Lorquet, J., Van Doninck, K., Beisel, J. N., & Descy, J. P. (2016a). Assessing filtration rates of exotic bivalves:

- dependence on algae concentration and seasonal factors. *Hydrobiologia*, 777(1), 67-78.
- Marescaux, J., Latli, A., Lorquet, J., Virgo, J., Van Doninck, K., & Beisel, J. N. (2016b). Benthic macro-invertebrate fauna associated with Dreissena mussels in the Meuse river: from incapacitating relationships to facilitation. *Aquatic ecology*, 50(1), 15-28.
- Marescaux, J., von Oheimb, K. C., Etoundi, E., von Oheimb, P. V., Albrecht, C., Wilke, T., & Van Doninck, K. (2016c). Unravelling the invasion pathways of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis*) into Western Europe. *Biological Invasions*, 18(1), 245-264.
- Marsden JE, Stangel P, Shambaugh AD, 2014. Influence of Environmental Factors on Zebra Mussel Population Expansion in Lake Champlain, 1994-2010.
- 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.
- Matthews MA, McMahon RF (1999) Effects of temperature and temperature acclimation in survival of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) under extreme hypoxia. *Journal of Molluscan Studies* 65:317-325
- Matthews, J., Van der Velde, G., De Vaate, A. B., Collas, F. P., Koopman, K. R., & Leuven, R. S. (2014). Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe. *Biological Invasions*, 16(1), 23-42.
- Matthews, J., Schipper, A. M., Hendriks, A. J., Le, T. Y., bij de Vaate, A., van der Velde, G., & Leuven, R. S. (2015). A dominance shift from the zebra mussel to the invasive quagga mussel may alter the trophic transfer of metals. *Environmental Pollution*, 203, 183-190.
- McDowell, W. G., Benson, A. J. & Byers, J. E. Climate controls the distribution of a widespread invasive species: implications for future range expansion. *Freshwater Biology* (2014).doi:10.1111/fwb.12308
- MacIsaac, H. J. (1996a). Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. *American zoologist*, 36(3), 287-299.
- MacIsaac H.J., (1996b). Population structure of an introduced species (*Dreissena polymorpha*) along a wave-swept disturbance gradient. *Oecologia*, 105, 484-492.
- MacIsaac, H. J., Grigorovich, I. A., & Ricciardi, A. (2001). Reassessment of species invasions concepts: the Great Lakes basin as a model. *Biological Invasions*, 3(4), 405-416.
- McMahon, R. F., 1982. The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller) in North America, 1924-1982. *Nautilus* 96: 134-141.
- McMahon RF (1999) Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. Pages 315-343 in Nonindigenous Freshwater Organisms : Vectors, Biology and Impacts. Claudi R & Leach J (eds). Lewis Publishers, Boca Raton, Florida.
- 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
- Marshall, N. T., & Stepien, C. A. (2019). Invasion genetics from eDNA and thousands of larvae: A targeted metabarcoding assay that distinguishes species and population variation of zebra and quagga mussels. *Ecology and evolution*, 9(6), 3515-3538.
- Marshall, N. T., Vanderploeg, H. A., & Chaganti, S. R. (2021). Environmental (e) RNA advances the reliability of eDNA by predicting its age. *Scientific reports*, 11(1), 1-11.
- Meehan, S., Gruber, B., & Lucy, F. E. (2014a). Zebra mussel control using Zequanox® in an Irish waterway. *Manag. Biol. Invasions*, 5(3).
- Meehan, S., Shannon, A., Gruber, B., M Rackl, S., & E Lucy, F. (2014b). Ecotoxicological impact of Zequanox®, a novel biocide, on selected non-target Irish aquatic species. *Ecotoxicology and environmental safety*, 107, 148-153.
- Mehler, K., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Elgin, A. K., Nalepa, T. F., Madenjian, C. P., & Hinchey, E. (2020). Long-term trends of Lake Michigan benthos with emphasis on the southern basin. *Journal of Great Lakes Research*, 46(3), 528-537.
- Mellina, E. and J.B. Rasmussen. 1994. Patterns in the distribution and abundance of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in rivers and lakes in relation to substrate and other physiochemical factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1024-1036.
- Meßner, U., & Zettler, M. L. (2015). Die Quagga-Muschel *Dreissena* (*Pontodreissena*) *bugensis* (Andrusov, 1897) hat die Mecklenburgische Seenplatte und das Oderhaff erreicht (Bivalvia: Dreissenidae). *Lauterbornia*, 80, 31-35.
- Mills, E. L., Dermott, R. M., Roseman, E. F., Dustin, D., Mellina, E., Conn, D. B., & Spidle, A. P. (1993a). Colonization, ecology, and population structure of the " quagga" mussel (Bivalvia: Dreissenidae) in the lower Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(11), 2305-2314.
- Mills, E. L., J. H. Leach, J. T. Carlton & C. L. Secor, 1993b. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions. *Journal of Great Lakes Research* 19: 1-54.
- Mills, E. L., Roseman, E. F., Rutzke, M., Gutenmann, W. H., & Lisk, D. J. (1993c). Contaminant and nutrient element levels in soft tissues of zebra and quagga mussels from waters of southern Lake Ontario. *Chemosphere*, 27(8), 1465-1473.
- Mills, E. L., G. Rosenberg, A. P. Spidle, M. Ludyanskiy, Y. Pligin & B. May, 1996. A review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America. *American Zoologist* 36: 271-286.
- Mills, E. L., Mayer, C. M., Burlakova, L. E., Eklöv, P., Fitzgerald, D., Rudstam, L. G., ... & Zhukova, T. V. (2014). Benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down. In *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control, Second Edition* (pp. 575-585).

- Minchin D. (2000) Dispersal of zebra mussel in Ireland. *Verh Int Ver Limnol* 27:1576–1579
- Minguez, L., Lang, A. S., Beisel, J. N., & Giambérini, L. (2012). Is there a link between shell morphology and parasites of zebra mussels?. *Journal of invertebrate pathology*, 109(2), 229-234.
- Mohit, S., Johnson, T. B., & Arnott, S. E. (2021). Recreational watercraft decontamination: can current recommendations reduce aquatic invasive species spread?. *Management of Biological Invasions*, 12(1), 148.
- Molloy, D. P., A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, D. P. Kurandina & F. Laruelle, 1997. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites and ecological competitors. *Reviews in Fisheries Science* 5: 27–97.
- Molloy, D. P., Mayer, D. A., Giamberini, L., and Gaylo, M. J. 2013a. Mode of Action of *Pseudomonas fluorescens* Strain CL145A, A lethal control agent of Dreissenid mussels (Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 113:115-121.
- Molloy, D. P., Mayer, D. A., Gaylo, M. J., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Presti, K. T., Sawyko, P. M., Morse, J. T., and Paul, E. A. 2013b. Non-target trials with *Pseudomonas fluorescens* Strain CL145A, a lethal control agent of Dreissenid Mussels (Bivalvia: Dreissenidae). *Management of Biological Invasions* 4(1):71-79.
- Molloy, D. P., Mayer, D. A., Gaylo, M. J., Burlakova, L. E., Karatayev, A. Y., Presti, K. T., Sawyko, P. M., Morse, J. T., and Paul, A. T. 2013c. *Pseudomonas fluorescens* strain CL145A - A biopesticide for the control of zebra and quagga mussels (Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 113:104-114.
- Morton, B. (1993). The anatomy of *Dreissena polymorpha* and the evolution and success of the heteromyarian form in the Dreissenoida. *Zebra mussels: Biology, impacts, and control*, 185-215.
- Morton, B., & Tan, K. S. (2006). *Brachidontes striatulus* (Bivalvia: Mytilidae) introduced into Singapore. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 54(2), 435-439.
- 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.
- Muetting, S. A., Gerstenberger, S. L., & Wong, W. H. (2010). An evaluation of artificial substrates for monitoring the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) in Lake Mead, Nevada–Arizona. *Lake and Reservoir Management*, 26(4), 283-292.
- Munawar M., Munawar I.F., Mandrak N.E., Fitzpatrick M., Dermott R., Leach J., 2005. An overview of the impact of non-indigenous species on the food web integrity of North American Great Lakes: Lake Erie example. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 8, 375-395.
- Naddafi, R., & Rudstam, L. G. (2013). Predator-induced behavioural defences in two competitive invasive species: the zebra mussel and the quagga mussel. *Animal Behaviour*, 86(6), 1275-1284.
- Naddafi, R., & Rudstam, L. G. (2014a). Predator-induced morphological defences in two invasive dreissenid mussels: implications for species replacement. *Freshwater Biology*, 59(4), 703-713.
- Naddafi, R., & Rudstam, L. G. (2014b). Does differential predation explain the replacement of zebra by quagga mussels?. *Freshwater Science*, 33(3), 895-903.
- Nakano, D., & Strayer, D. L. (2014). Biofouling animals in fresh water: biology, impacts, and ecosystem engineering. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(3), 167-175.
- Nagelkerke, L. A. J. and Sibbing, F. A. (1996). Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53, 2847-2861.
- Nalepa, T. F. & D. W. Schloesser (eds.). 1993. *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. Boca Raton, FL: Lewis Publishers (CRC Press). 810 pp., 47 chapters.
- 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.
- Nalepa, T. F., & Schloesser, D. W. (Eds.). (2014). *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*. CRC Press.
- Neumann, D. & H. A. Jenner (eds.). 1992. *The Zebra Mussel Dreissena polymorpha: Ecology, Biological Monitoring and First Applications in the Water Quality Management*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 262 pp., 20 chapters.
- Nichols, S. J., & Black, M. G. (1994). Identification of larvae: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Canadian Journal of Zoology*, 72(3), 406-417.
- Nogaro, G., and A. Steinman. 2014. Influence of ecosystem engineers on ecosystem processes is mediated by lake sediment properties. *Oikos* 123:500–512.
- Ojaveer H., Leppakoski E., Olenin S., Ricciardi A., 2002. Ecological impact of ponto-caspian invaders in the Baltic Sea, European inland waters and the Great Lakes: an inter-ecosystem comparison. In: *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management* (E. Leppakoski, S. Gollasch, S. Olenin, eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 412-425.
- Orlova, M. I., Muirhead, J. R., Antonov, P. I., Shcherbina, G. K., Starobogatov, Y. I., Biochino, G. I., ... & MacIsaac, H. J. (2004). Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin. *Aquatic Ecology*, 38(4), 561-573.
- Ovanessian-Akopian, T. (1999). *Cinetique et role du zooplancton dans les flux de matiere particulare: du lac de der-chantecoq (reservoir de la*

marne) a l'estuaire de la seine (Doctoral dissertation, Paris 6).

Ozersky, T., Barton, D., Hecky, R. & Guildford, S. 2013. Dreissenid mussels enhance nutrient efflux, periphyton quantity and production in the shallow littoral zone of a large lake. *Biological Invasions* 15, 2799-2810.

Pace, M. L., Strayer, D. L., Fischer, D., & Malcom, H. M. (2010). Recovery of native zooplankton associated with increased mortality of an invasive mussel. *Ecosphere*, 1(1), 1-10.

Palos Ladeiro, M., D. Aubert, I. Villena, A. Geffard, and A. Bigot. 2014. Bioaccumulation of human waterborne protozoa by zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): interest for water biomonitoring. *Water research* 48:148-55.

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.

Pavlova & Izyumov, 2014. Morphological Variability of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* (Mollusca: Bivalvia).

Pergl, J., Pyšek, P., Essl, F., Jeschke, J. M., Courchamp, F., Geist, J., ... & Strayer, D. (2020). Need for routine tracking of biological invasions. *Conservation Biology*, 34(5), 1311-1314.

Petrie, S.A. and Knapton, R.W. (1999) Rapid increase and subsequent decline of zebra and quagga mussels in Long Point Bay, Lake Erie: possible influence of waterfowl predation. *J. Great Lakes Res.* 25, 772-782.

Peyer, S., A. McCarthy, and C. Lee. 2009. Zebra mussels anchor byssal threads faster and tighter than quagga mussels in flow. *The Journal of experimental biology* 212:2027-36.

Peyer, S. M., Hermanson, J. C., & Lee, C. E. (2010). Developmental plasticity of shell morphology of quagga mussels from shallow and deep-water habitats of the Great Lakes. *Journal of Experimental Biology*, 213(15), 2602-2609.

Peyer, S., J. Hermanson, and C. Lee. 2011. Effects of shell morphology on mechanics of zebra and quagga mussel locomotion. *Journal of Experimental Biology* 214:2226-2236.

Pires, L.M.D., Jonker, R.R., Van Donk, E., Laanbroek, H.J., 2004. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): application of flow cytometry to natural seston. *Freshw. Biol.* 49, 116-126.

Pollick, 2014. One Reporter's Perspective on the Invasion of Dreissenid Mussels in North America: Reflections on the News Media.

Popa, O. P., & Popa, L. O. (2006). The most westward European occurrence point for *Dreissena bugensis* (Andrusov 1897). *Malacologica Bohemoslovaca*, 5, 3-5.

Potet, M., Devin, S., Pain-Devin, S., Rousselle, P., & Giambérini, L. (2016). Integrated multi-biomarker responses in two dreissenid species following metal and thermal cross-stress. *Environmental Pollution*, 218, 39-49.

Prié, V., & Fruget, J. F. (2017). Heading south: new records of the invasive quagga mussel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in France and further perspectives. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, (418), 37.

Prié, V., Valentini, A., Lopes-Lima, M., Froufe, E., Rocle, M., Poulet, N., ... & Dejean, T. (2020). Environmental DNA metabarcoding for freshwater bivalves biodiversity assessment: methods and results for the Western Palearctic (European sub-region). *Hydrobiologia*, 1-20.

Prié V., Valentini A., Jean P., Decotte J.-B., Breugnot É., Couprie S., Jardin G., Lamand F., Roset N., Vigneron T., Rocle M., Cucherat X., Dejean T. & Taberlet P. 2021. — Cinq ans d'inventaires des Bivalves de France par analyse de l'ADN environnemental : quelles conclusions, quelles perspectives ?, in Léonard L. (éd.), Colloque national de malacologie continentale, Nantes, 6 et 7 décembre 2018. *Naturae* 2021 (8) : 91-114.

Prokopovich, N. P. & D. J. Herbert, 1965. Sedimentation in the Delta-Mendota Canal. *Journal of American Water Works Association* 57: 375-382.

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.

Rajagopal, S., Van der Velde, G., & Jenner, H. A. (2002). Effects of low-level chlorination on zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Water Research*, 36(12), 3029-3034.

Ram J.L. & Palazzolo, S.M., 2008. Globalization of an Aquatic Pest: Economic Costs, Ecological Outcomes, and Positive Applications of Zebra Mussel Invasions and Expansions. *Geography Compass*, 2 : 1755-1776.

Ram J.L., Kari m A.S., Banno F., Kashian D.R. (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. (1990). Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management. *Hydrobiologia*, 200(1), 437-450.

Reeders, H. H. & A. bij de Vaate, 1992. Bioprocessing of polluted suspended matter from the water column by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pall.). *Hydrobiologia* 239: 53-63.

Reeders H.I., Bij de Vaate A., Noordhuis R., 1993. Potential of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) for water quality management. In: *Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control* (T.E. Nalepa, D.W. Schloesser, eds), Lewis Publishers, Ann Arbor, Michigan, 439-451.

Rees, D. J., Hanifi, A., Manion, J., Gantayet, A., & Sone, E. D. (2016). Spatial distribution of proteins in the quagga mussel adhesive apparatus. *Biofouling*, 32(2), 205-213.

- Rees, D. J., Hanifi, A., Obille, A., Alexander, R., & Sone, E. D. (2019). Fingerprinting of proteins that mediate Quagga mussel adhesion using a De Novo assembled foot transcriptome. *Scientific reports*, 9(1), 1-14.
- Reid, D. F., & Orlova, M. I. (2002). Geological and evolutionary underpinnings for the success of Ponto-Caspian species invasions in the Baltic Sea and North American Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(7), 1144-1158.
- Ricciardi, A., Serrouya, R., & Whoriskey, F. G. (1995). Aerial exposure tolerance off zebra and quagga mussels (Bivalvia: Dreissenidae): implications for overland dispersal. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(3), 470-477.
- Ricciardi, A., Whoriskey, F. G., & Rasmussen, J. B. (1997). The role of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 54(11), 2596-2608.
- Ricciardi, A., & Whoriskey, F. G. (2004). Exotic species replacement: shifting dominance of dreissenid mussels in the Soulanges Canal, upper St. Lawrence River, Canada. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(3), 507-514.
- Richman, L. A., & Somers, K. (2010). Monitoring metal and persistent organic contaminant trends through time using quagga mussels (*Dreissena bugensis*) collected from the Niagara River. *Journal of Great Lakes Research*, 36(1), 28-36.
- 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.
- Roman J., Darling J.A., 2007. Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 454-464.
- Rothhaupt, K. O. (1990). Changes of the functional responses of the rotifers *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with particle sizes. *Limnology and Oceanography*, 35(1), 24-32.
- 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.
- Rutzke, M. A., Gutenmann, W. H., Lisk, D. J., & Mills, E. L. (2000). Toxic and nutrient element concentrations in soft tissues of zebra and quagga mussels from Lakes Erie and Ontario. *Chemosphere*, 40(12), 1353-1356.
- Rzepecki LM, Waite JH, 1993. The byssus of the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha* II: structure and polymorphism of byssal polyphenolic protein families. *Mol Mar Biol Biotech* 2, 267-279.
- Sarnelle, O. et al. 2005. Complex interactions between the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, and the harmful phytoplankter, *Microcystis aeruginosa*. – *Limnol. Oceanogr.* 50: 896-904.
- Scavia, D., DePinto, J. V., & Bertani, I. (2016). A multi-model approach to evaluating target phosphorus loads for Lake Erie. *Journal of Great Lakes Research*, 42(6), 1139-1150.
- Schäfer, S., Hamer, B., TreursiĆ, B., Möhlenkamp, C., Spira, D., KorleviĆ, M., ... & Claus, E. (2012). Comparison of bioaccumulation and biomarker responses in *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* after exposure to resuspended sediments. *Archives of environmental contamination and toxicology*, 62(4), 614-627.
- Schloesser, D. W., T. F. Nalepa & G. L. Mackie, 1996. Infestation of unionid bivalves (Unionidae) in North America. *American Zoologist* 36: 300-310.
- Schloesser D.W. and C. Schmuckal, 2012. Bibliography of *Dreissena polymorpha* (Zebra Mussels) and *Dreissena rostriformis bugensis* (QUAGGA Mussels): 1989 to 2011. *Journal of Shellfish Research*, 31(4):1205-1263.
- Schmidlin S, Baur B (2007) Distribution and substrate preference of the invasive clam *Corbicula fluminea* in the river Rhine in the region of Basel (Switzerland, Germany, France). *Aquatic Science*, 69, 153-161.
- Schneider, D. W. (1992). A bioenergetics model of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, growth in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(7), 1406-1416.
- Schwaebel, L., Acharya, K., & Nicholl, M. J. (2013). Comparative efficacy of *Dreissena rostriformis bugensis* (Bivalvia: Dreissenidae) spawning techniques. *Aquatic Invasions*, 8(1).
- Sepulveda, A. J., Amberg, J. J., & Hanson, E. (2019). Using environmental DNA to extend the window of early detection for dreissenid mussels. *Management of Biological Invasions*, 10(2), 342.
- Sepulveda, A. J., Hutchins, P. R., Jackson, C., Ostberg, C., Laramie, M. B., Amberg, J., ... & Pilliod, D. S. (2020). A round-robin evaluation of the repeatability and reproducibility of environmental DNA assays for dreissenid mussels. *Environmental DNA*, 2(4), 446-459.
- 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.
- Simberloff, D., 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 81-102.
- Skubinna, J. P., Coon, T. G., & Batterson, T. R. (1995). Increased abundance and depth of submersed macrophytes in response to decreased turbidity in Saginaw Bay, Lake Huron. *Journal of Great Lakes Research*, 21(4), 476-488.

- Smit, H. (1992). Colonization, ecology, and positive aspects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in the Netherlands. *Zebra mussels: biology, impacts, and control*, 55-77.
- Snider, J. P., Moore, J. D., Volkoff, M. C., & Byron, S. N. (2014). Assessment of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) veliger survival under thermal, temporal and emersion conditions simulating overland transport. *California fish and game*, 100(4), 640-651.
- Son, M.O. 2007. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region. *Aquat. Invasions* 2: 174–184.
- Sousa R, Guilhermino L, Antunes C (2005) Molluscan fauna in the freshwater tidal area of the River Minho estuary, NW of Iberian Peninsula. *Ann Limnol Int J Lim* 41:141–147.
- Sousa R, Freire R, Rufino M, Mendez J, Gaspar M, Antunes C, Guilhermino L (2007) Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) in two Portuguese estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74, 166-174.
- Sousa, R., C. Antunes & L. Guilhermino, 2008a. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie—International Journal of Limnology* 44: 43–52.
- Sousa, R., A. J. A. Nogueira, M. Gaspar, C. Antunes & L. Guilhermino, 2008b. Growth and extremely high production of the non-indigenous invasive species *Corbicula fluminea* (Müller, 1774): possible implications for ecosystem functioning. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80: 289–295.
- Sousa, R., J. L. Gutiérrez & D. C. Aldridge, 2009. Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions* 11: 2367–2385.
- Sousa, R., F. Pilotto & D. C. Aldridge, 2011b. Fouling of European freshwater bivalves (Unionidae) by the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Freshwater Biology* 56: 867–876.
- Spidle, A.P., J.E. Marsden, and B. May. 1994. Identification of the Great Lakes Quagga Mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine, on the basis of allozyme variation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1485–1489.
- Spidle, A. P., May, B., & Mills, E. L. (1995a). Limits to tolerance of temperature and salinity in the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(10), 2108-2119.
- Spidle, A. P., Mills, E. L., & May, B. (1995b). Absence of naturally occurring hybridization between the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*D. polymorpha*) in the lower Great Lakes. *Canadian journal of zoology*, 73(2), 400-403.
- Sprung, M. 1987. Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 79: 69–86.
- 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, Hubers AN, Skidmore JL (1999) Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive Dreissenoid and Corbiculoid bivalves in North America: phylogenetic signal from mitochondrial 16 rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13:31-49.
- Stepien, C.A., B. Morton, K.A. Dabrowska, R.A. Guarnera, T. Radja, and B. Radja. 2001. Genetic diversity and evolutionary relationships of the troglodytic 'living fossil' *Congeria kusceri* (Bivalvia: Dreissenidae). *Mol. Ecol.* 10:1873–1879.
- Stepien, C.A., C.D. Taylor, and K.A. Dabrowska. 2002. Genetic variability and phylogeographic patterns of a nonindigenous species invasion: A comparison of exotic versus native zebra and quagga mussel populations. *J. Evol. Biol.* 15:314–328.
- 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.
- Stoeckel J.A., Schneider D.W., Soeken L.A., Blodgett K.D. & Sparks R.E. (1997) Larval dynamics of a riverine metapopulation: implications for zebra mussel recruitment, dispersal, and control in a large-river system. *Journal of the North American Benthological Society*, 16, 586±601.
- Stoeckmann A (2003) Physiological energetics of Lake Erie dreissenids mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis*. *Can J Fish Aquat Sci* 60:126-134. Doi:10.1139/F03-005
- Strayer, D. L., 1999. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America. *Journal of the North American Benthological Society* 18: 74–98.
- Strayer, D. L., Caraco, N. F., Cole, J. J., Findlay, S., & Pace, M. L. (1999). Transformation of freshwater ecosystems by bivalves: a case study of zebra mussels in the Hudson River. *BioScience*, 49(1), 19-27.
- Strayer, D. L., 2009. Twenty years of zebra mussels: lessons from the mollusk that made headlines. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 135–141.
- Strayer DL (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biol* 55:152-174.
- Strayer, D. L. & H. M. Malcom, 2006. Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. *Freshwater Biology* 51: 117–130.

- Strayer, D. L. & H. M. Malcom, 2007a. Effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on native bivalves: the beginning of the end or the end of the beginning? *Journal of the North American Benthological Society* 26: 111–122.
- Strayer, D. L., & Malcom, H. M. (2007b). Shell decay rates of native and alien freshwater bivalves and implications for habitat engineering. *Freshwater Biology*, 52(8), 1611–1617.
- Strayer DL, Malcom HM. 2014. Long-term change in the Hudson River's bivalve populations: A history of multiple invasions (and recovery?). Pages 71–81 in Nalepa TF, Schloesser DW, eds. *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*, 2nd ed. CRC Press.
- Strayer, D. L., D'Antonio, C. M., Essl, F., Fowler, M. S., Geist, J., Hilt, S., ... & Jeschke, J. M. (2017). Boom-bust dynamics in biological invasions: towards an improved application of the concept. *Ecology letters*, 20(10), 1337–1350.
- Taberlet, P., Bonin, A., Zinger, L., & Coissac, E. (2018). *Environmental DNA: For biodiversity research and monitoring*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Tan, K. S., & Morton, B. (2006). The invasive caribbean bivalve *Mytilopsis sallei* (Dreissenidae) introduced to Singapore and Johor Bahru, Malaysia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 54(2), 429–434.
- Tang, H., Vanderploeg, H. A., Johengen, T. H., & Liebig, J. R. (2014). Quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) selective feeding of phytoplankton in Saginaw Bay. *Journal of Great Lakes Research*, 40, 83–94.
- 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*.
- Therriault, T. W., M. I. Orlova, M. F. Docker, H. J. MacIsaac, and D. D. Heath. 2005. Invasion genetics of a freshwater mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in eastern Europe: High gene flow and multiple introductions. *Heredity* 95: 16–23.
- Tyner, E. H., Bootsma, H. A., & Lafrancois, B. M. (2015). Dreissenid metabolism and ecosystem-scale effects as revealed by oxygen consumption. *Journal of Great Lakes Research*, 41, 27–37.
- Van der Velde, G., I. Nagelkerken, S. Rajagopal, and A. bij de Vaate. 2002. Invasions by alien species in inland freshwater bodies in Western Europe. In: *Invasive Aquatic Species in Europe. Distribution, Impacts and Management*, E. Leppäkoski, S. Gollasch, and S. Olenin, eds., pp. 360–372. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- van der Velde, G., S. Rajagopal & A. bij de Vaate (eds.). 2010. *The Zebra Mussel in Europe*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers. 490 pp., 41 chapters.
- Vanderploeg, H.A., Liebig, J.R., Carmichael, W.W., Agy, M.A., Johengen, T.H., Fahnenstiel, G.L., Nalepa, T.F., 2001. Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) selective filtration promoted toxic Microcystis blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1208–1221.
- Vanderploeg, H. A., T. H. Johengen & J. R. Liebig, 2009. Feedback between zebra mussel selective feeding and algal composition affects mussel condition: did the regime changer pay a price for its success? *Freshwater Biology* 54: 47–63.
- 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).
- Vaughn CC, Hakenkamp CC (2001) The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 46, 1431–1446.
- Vaughn, C.C., D.E. Spooner & H. S. Galbraith. 2007. Context-dependent species identity effects within a functional group of filter-feeding bivalves. *Ecology* 88: 1654–1662.
- Voroshilova, I. S., Artamonova, V. S., Makhrov, A. A., & Slyn'ko, Y. V. (2010). Natural hybridization of two mussel species *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897). *Biology bulletin*, 37(5), 542–547.
- Wacker, A. and E. von Elert. 2003. Settlement pattern of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, as a function of depth in Lake Constance. *Arch. Hydrobiol.* 158:289–301.
- Wagner, A. (2014). Arrivée de *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897)(Mollusca, Bivalvia, Dreissenidae), nouvelle espèce pour la faune d'Alsace. *Folia Conchilol*, 28, 19–22.
- Walker, G. K., Edwards, C. A., & Black, M. G. (1996). Comparative morphology of zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena bugensis*) mussel sperm: light and electron microscopy. *Canadian journal of zoology*, 74(5), 809–815.
- Ward, J. M., & Ricciardi, A. (2014). Impacts of *Dreissena* on benthic macroinvertebrate communities: predictable patterns revealed by invasion history. *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*, 2, 599–610.
- Wawrzyniak-Wydrowska, B., Radziejewska, T., Skrzypacz, A., & Woźniczka, A. (2019). Two non-indigenous dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *D. rostriformis bugensis*) in a southern Baltic coastal lagoon: variability in populations of the “old” and a “new” immigrant. *Frontiers in Marine Science*, 6, 76.
- 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.

- Werner, S., M. Mortl, H. G. Bauer & K. O. Rothhaupt, 2005. Strong impact of wintering waterbirds on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) populations at Lake Constance, Germany. *Freshwater Biology* 50: 1412–1426.
- Whitledge, G. W., Weber, M. M., DeMartini, J., Oldenburg, J., Roberts, D., Link, C., ... & Oliver, D. C. (2015). An evaluation Zequanox® efficacy and application strategies for targeted control of zebra mussels in shallow-water habitats in lakes. *Management of Biological Invasions*, 6(1), 71–82.
- Whittier, T.R., P.L. Ringold, A.T. Herlihy, and S.M. Pierson. 2008. A calcium-based invasion risk assessment for zebra and quagga mussels (*Dreissena* spp). *Front. Ecol. Environ.* 6: 180–184.
- Williamson, F., & Ozersky, T. (2019). Lake characteristics, population properties and invasion history determine impact of invasive bivalves on lake nutrient dynamics. *Ecosystems*, 22(8), 1721–1735.
- Wilson, K. A., E. T. Howell & D. A. Jackson, 2006. Replacement of zebra mussels by quagga mussels in the Canadian nearshore of Lake Ontario: the importance of substrate, round goby abundance, and upwelling frequency. *Journal of Great Lakes Research* 32: 11–28.
- Wimbush, J., M. E. Frischer, J. W. Zarzynski & S. A. Nierzwicki-Bauer, 2009. Eradication of colonizing populations of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) by early detection and SCUBA removal: Lake George, NY. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 703–713.
- Wong WH, Gerstenberger SL (2011) Quagga mussels in the Western United States: monitoring and management. *Aquatic Invasions* 6: 125–129
- Wong, Y. T., Meier, R., & Tan, K. S. (2011). High haplotype variability in established Asian populations of the invasive Caribbean bivalve *Mytilopsis sallei* (Dreissenidae). *Biological invasions*, 13(2), 341–348.
- Wong, W. H., Gerstenberger, S., Baldwin, W., & Moore, B. (2011). Settlement and growth of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, 1897) in Lake Mead, Nevada-Arizona, USA. *Aquatic Invasions*, 7(1), 7.
- Wong, W. H., & Gerstenberger, S. L. (Eds.). (2015). *Biology and management of invasive quagga and zebra mussels in the Western United States*. CRC Press.
- Woźniczka, A., Wawrzyniak-Wydrowska, B., Radziejewska, T., & Skrzypacz, A. (2016). The quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis* Andrusov, 1897)–another Ponto-Caspian dreissenid bivalve in the southern Baltic catchment: the first record from the Szczecin Lagoon. *Oceanologia*, 58(2), 154–159.
- Wright, D. A., Setzler-Hamilton, E. M., Magee, J. A., Kennedy, V. S., & McNinch, S. P. (1996). Effect of salinity and temperature on survival and development of young zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena bugensis*) mussels. *Estuaries*, 19(3), 619–628.
- Xia, Z., MacIsaac, H. J., Hecky, R. E., Depew, D. C., Haffner, G. D., & Weidman, R. P. (2021). Multiple factors regulate filtration by invasive mussels: Implications for whole-lake ecosystems. *Science of The Total Environment*, 765, 144435.
- Yang, Z., Zhang, L., Hu, J., Wang, J., Bao, Z., & Wang, S. (2020). The evo-devo of molluscs: Insights from a genomic perspective. *Evolution & development*, 22(6), 409–424.
- Zieritz, A., & Aldridge, D. C. (2009). Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) using traditional and modern morphometric techniques. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(4), 814–825.
- Zhulidov, A. V., Pavlov, D. F., Nalepa, T. F., Scherbina, G. H., Zhulidov, D. A., & Gurtovaya, T. Y. (2004). Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the lower Don River system, Russia. *International Review of Hydrobiology: A Journal Covering all Aspects of Limnology and Marine Biology*, 89(3), 326–333.
- Zhulidov, A. V., Zhulidov, D. A., Pavlov, D. F., Nalepa, T. F., & Gurtovaya, T. Y. (2005). Expansion of the invasive bivalve mollusk *Dreissena bugensis* (quagga mussel) in the Don and Volga River Basins: Revisions based on archived specimens. *Ecohydrology and hydrobiology*, 5(2), 127–133.
- Zuhlidov AV, Nalepa TF, Kozhara AV, Zhulidov DA, Gurtovaya TY (2006) Recent trends in relative abundance of two dreissenid species, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in the Lower Don River system, Russia. *Arch Hydrobiol* 165:209–220.
- Zhulidov, A. V., A. V. Kozhara, G. H. Scherbina, T. F. Nalepa, A. Protasov, S. A. Afanasiev, E. G. Pryanichnikova, D. A. Zhulidov, T. Y. Gurtovaya & D. F. Pavlov, 2010. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data. *Biological Invasions* 12: 1923–1940.