

RAPPORT SCIENTIFIQUE  
ET TECHNIQUE

REVUE DOCUMENTAIRE SUR LA  
BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE DE LA  
MOULE ZÉBRÉE : *Dreissena*  
*polymorpha*

**REVUE DOCUMENTAIRE SUR  
LA BIOLOGIE ET L'ÉCOLOGIE  
DE LA MOULE ZÉBRÉE:  
*Dreissena polymorpha***

**Nathalie Doyon, Brigitte Cusson,  
Janique Fontaine, Chantal Ménard  
et Louise Lapierre**  
Direction Écotoxicologie et Écosystèmes

Centre Saint-Laurent  
Conservation et Protection  
Environnement Canada

Janvier 1992

©Ministre des Approvisionnements et Services  
Canada 1990  
ISBN:0-662-97208-2  
N° de catalogue:En40-424/1991F

## PERSPECTIVE DE GESTION

Depuis la découverte des moules zébrées en Amérique du Nord, en 1988 dans le lac Saint-Clair, les industriels, les scientifiques et le public ont réalisé à quel point ces organismes représentent un potentiel de dommages environnementaux et économiques. L'encrassement des conduites de prise d'eau et des émissaires de plusieurs municipalités et industries des Grands Lacs est un des nombreux impacts occasionnés par la présence des moules zébrées.

Les moules zébrées auraient pénétré dans le fleuve Saint-Laurent en 1989. Avant d'entreprendre des recherches pour contrôler la dispersion et la prolifération de l'espèce dans le fleuve, il est important de connaître la biologie et l'écologie de la moule zébrée et plus particulièrement de voir comment l'organisme s'adapte et réagit aux écosystèmes nord-américains, et particulièrement à celui Saint-Laurent/Grands Lacs.

Cette revue documentaire constitue une synthèse de l'information disponible, et elle peut être utilisée par le public, les organismes municipaux et industriels ou tout autre organisme ou individu intéressé par la question des moules zébrées.

## **MANAGEMENT PERSPECTIVE**

Ever since the Zebra Mussel was introduced in North America in 1988 in Lake Saint-Clair, industrialists, scientists, and the general public have realized the extent of the potential environmental and economic damage these organisms represent. The biofouling of water-intake pipes and outfall sewers of several municipalities and industries of the Great Lakes is only one of the numerous impacts the mussels create.

The Zebra Mussel possibly invaded the St-Lawrence River in 1989. It is crucial to learn about this mussel's biology and ecology, and to study its adaptation mechanisms to the North-American ecosystems, especially the St-Lawrence/Great Lakes ecosystem. Only then will it be possible to implement research to control the species' dispersal and proliferation in the river.

Moreover, this literature review is also a synthesis of the available information on the subject. Consequently, this review may be helpful to the public, municipal and industrial organizations, and any other interested organization or person.

## RÉSUMÉ

L'objectif de ce projet est de faire un survol de la documentation sur la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) en insistant sur les observations recueillies ainsi que sur les résultats de recherches obtenus depuis son arrivée en Amérique du Nord. On y traite de biologie générale afin de mieux connaître cette espèce exotique et de cerner les impacts écologiques et économiques qu'elle a et aura sur l'écosystème Saint-Laurent/Grands Lacs. Un bref aperçu des méthodes de contrôle est également donné.

Des populations de moules zébrées ont été découvertes en 1988 dans les Grands Lacs, plus précisément dans le lac Saint-Clair près de Détroit au Michigan. Depuis, l'espèce se disperse en Amérique du Nord. Sa présence a été signalée dans tous les Grands Lacs ainsi que dans le tronçon d'eau douce du fleuve Saint-Laurent.

Son stade larvaire planctonique sous forme de larve véligère lui permet d'être dispersée par les courants d'eau tandis que la moule adulte n'est transportée que lorsqu'elle est fixée à des objets déplacés par l'homme ou d'autres vecteurs naturels. La reproduction des moules zébrées se produit entre juin et octobre lorsque la température de l'eau dépasse 12 °C. Les véligères atteignent habituellement un ou deux pics de densité en juillet et août. Les densités maximales se situent entre 3 et 7 mètres de profondeur. Au stade post-véligère, les moules s'attachent à un substrat rigide grâce à leurs filaments bissaux. La longueur maximale d'une moule zébrée est de 4 cm. L'espérance de vie moyenne est de 5 ans.

*Dreissena polymorpha* est une moule d'eau douce que l'on qualifie d'organisme colporteur. L'accumulation de moules adultes cause plusieurs problèmes aux installations de prise d'eau, de purification et d'épuration tant industrielles que municipales. De plus, elles affectent la navigation, les activités récréatives, et perturbent les biocénoses dans lesquelles elles s'introduisent.

**ABSTRACT**

The purpose of this project is to briefly look at the literature on the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) by emphasizing the observations collected as well as the results obtained from research since its introduction in North America. In order to better understand this exotic species and to determine the ecological and economic impacts it has and will have on the St. Lawrence/Great Lakes ecosystem, the species' general biology is discussed. A brief overview of the control methods is also given.

Mussel populations were first discovered in the Great Lakes in 1988, more precisely in Lake Saint-Clair near Detroit in Michigan. Since then, the species is spreading across North America, and has been spotted in all of the Great Lakes as well as in the freshwater section of the St. Lawrence river.

Spreading of this organism occurs mainly at the planktonic veliger larval stage, which allows its dispersion by water currents. At the adult stage, the mussel can be transported only when attached to objects moved by people and other natural vectors. The mussel reproduces between June and October when the water temperature is higher than 12 °C. The veligers ordinarily reach one or two density peaks in July and August. Maximum densities are found in waters 3 to 7 metres deep. During the post-veliger stage, bissus threads help the mussel attachment to hard substrates. The mussel's maximum length is 4 cm. Its mean life span is about 5 years.

*Dreissena polymorpha* is a freshwater mussel with fouling capacities. Industrial and municipal water intake, purification and treatment plants are affected by adult mussel accumulation which causes clogging. Moreover, they affect navigational and recreational activities as well as the biota they invade.

## TABLE DES MATIÈRES

PERSPECTIVE DE GESTION	iii	
MANAGEMENT PERSPECTIVE	iv	
RÉSUMÉ	v	
ABSTRACT	vi	
LISTE DES FIGURES	viii	
LISTE DES TABLEAUX	ix	
<b>1</b>	<b>ORIGINE/INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE</b>	<b>2</b>
2.1	Taxonomie	2
2.2	Cycle de vie et morphologie	2
2.3	Physiologie, génétique, biochimie et bio-accumulation	8
2.4	Âge et croissance	12
2.5	Habitat-densité	14
2.6	Alimentation et comportements alimentaires	20
2.7	Impacts écologiques	25
2.8	Prédateurs	29
2.9	Parasites et toxines	31
2.10	Distribution en Amérique du Nord	32
	<i>Mécanismes de dispersion</i>	32
	<i>Répartition spatiale</i>	32
<b>3</b>	<b>PROBLÈMES LIÉS À LEUR INTRODUCTION</b>	<b>37</b>
<b>4</b>	<b>BÉNÉFICES</b>	<b>39</b>
<b>5</b>	<b>CONTRÔLE</b>	<b>41</b>
<b>6</b>	<b>PERSPECTIVES POUR LE FLEUVE SAINT-LAURENT</b>	<b>43</b>
RÉFÉRENCES		47



## LISTE DES FIGURES

1	Cycle de vie de <i>Dreissena polymorpha</i>	2
2	Vues latérale et antérieure d'une larve véligère de <i>Dreissena polymorpha</i>	4
3	Diagrammes de véligères de <i>Dreissena polymorpha</i>	4
4	Anatomie externe de <i>Dreissena polymorpha</i>	7
5	Comparaison anatomique de <i>Mytilopsis leucophaeata</i> , <i>Mytilus Edulis</i> et <i>Dreissena polymorpha</i>	7
6	Populations de <i>Dreissena polymorpha</i> établies dans les Grands Lacs en décembre 1990	33
7	Prévisions de la distribution géographique de <i>Dreissena polymorpha</i> en Amérique du Nord	34
8	Prévisions de la distribution géographique de <i>Dreissena polymorpha</i> en Amérique du Nord selon le modèle de Strayer	36

## LISTE DES TABLEAUX

1	Modification du taux respiratoire en fonction de la température chez <i>Dreissena polymorpha</i>	12
2	Longueur (en mm) de la coquille de <i>Dreissena polymorpha</i> en relation avec son âge	13
3	Variations des caractéristiques démographiques des larves de <i>Dreissena polymorpha</i> en Amérique du Nord	18
4	Variations des caractéristiques démographiques des adultes de <i>Dreissena polymorpha</i> en Amérique du Nord	19
5	Capacité de filtration chez <i>Dreissena polymorpha</i> selon sa taille	22
6	Comparaison du taux de filtration de <i>Dreissena polymorpha</i> et d'autres bivalves	22
7	Comparaison de la grandeur de six espèces d'algues, en relation avec leur concentration optimale nécessaire pour obtenir un taux maximal de filtration chez <i>Dreissena polymorpha</i>	23
8	Efficacité d'assimilation de <i>Dreissena polymorpha</i> selon le type d'algues	24
9	Nombre moyen de morillons présents à Pointe Pelée, lac Érié, en automne, pour les années 1985 à 1990	30



## 1 ORIGINE/INTRODUCTION

L'introduction d'espèces exotiques peut avoir un impact majeur sur le système Saint-Laurent/Grands Lacs. Prenons l'exemple de l'introduction de la lamproie de mer qui a perturbé l'écosystème des Grands Lacs (IJC/GLFC, 1990). Grâce à un programme qui a demandé beaucoup d'efforts et d'investissements, on a pu en contrôler le nombre, restreignant ainsi les dommages causés à l'écosystème. En plus des problèmes d'ordre écologique que subit l'écosystème aquatique lors de l'introduction d'une nouvelle espèce, la présence de la moule zébrée, *Dreissena polymorpha*, entraîne des problèmes d'ordre économique puisque cet organisme colmate les conduites de prise d'eau et les émissaires.

Sur les 69 espèces biologiques introduites dans les Grands Lacs, 29 l'ont été par des navires venant d'outre-mer (IJC/GLFC, 1990). L'introduction peut se faire par le déballastage, par les sédiments accumulés dans le fond des réservoirs d'eau ou il peut s'agir d'organismes accrochés aux ancres, ou encore d'organismes accrochés à la coque des bateaux.

La moule zébrée, *Dreissena polymorpha*, est originaire des mers Noire, Caspienne, Azov (Griffiths *et al.*, 1989) et Ponto-Caspienne dans l'ouest de la Russie (Snyder, 1990). Elle s'est répandue en Europe à la fin du 17<sup>e</sup> siècle. En 1830, la moule zébrée avait déjà envahi la majorité du continent européen et était également présente en Angleterre (Snyder, 1990).

C'est en juin 1988 qu'on rapporte pour la première fois la présence de la moule zébrée en Amérique du Nord à l'occasion d'un inventaire faunique au lac Saint-Clair. Le plus grand individu récolté avait 3 ans, ce qui suggère que la première colonisation s'est produite en 1985; l'espèce était absente des collectes effectuées en 1983 dans le même lac (Hebert *et al.*, 1989; Snyder, 1990; Kovalak *et al.*, 1990). On croit que le vecteur d'introduction de la moule zébrée fut l'eau de ballastage d'un navire. Sa prolifération a été très rapide et elle aurait atteint le fleuve Saint-Laurent en 1989.

## 2 BIOLOGIE GÉNÉRALE

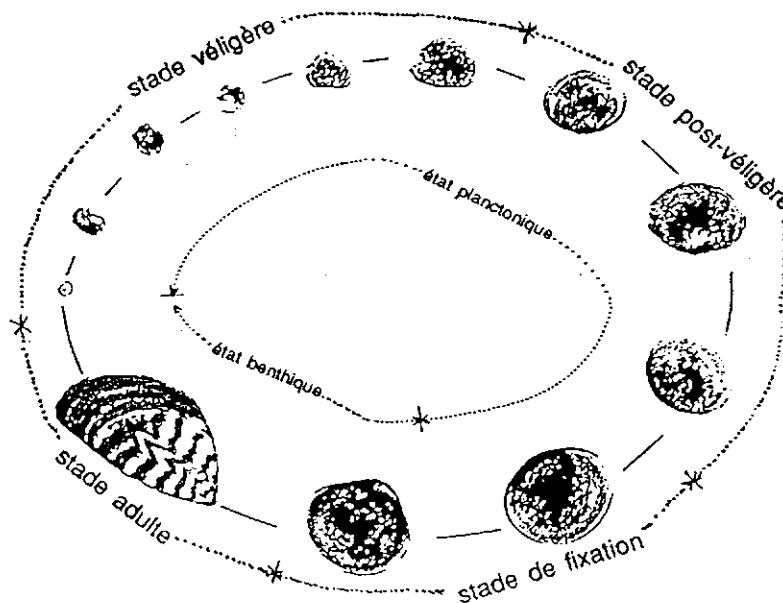
### 2.1 Taxonomie

Phylum: *Mollusca*  
Classe: *Bivalvia*  
Sous-Classe: *Heterodonta*  
Ordre: *Veneroida*  
Sous-ordre: *Dreissenacae*  
Famille: *Dreissenidae*  
Genre: *Dreissena*  
Espèce: *polymorpha*

Identifié par Pallas en 1771.

### 2.2 Cycle de vie et morphologie

La moule zébrée, *Dreissena polymorpha*, est présente dans le milieu aquatique sous trois stades: larve véligère, juvénile ou post-veligère, et adulte. Le cycle de vie de la moule zébrée est présenté à la figure 1.



Source: Tiré de Gerry Mackie, dans Hopkins, 1990.

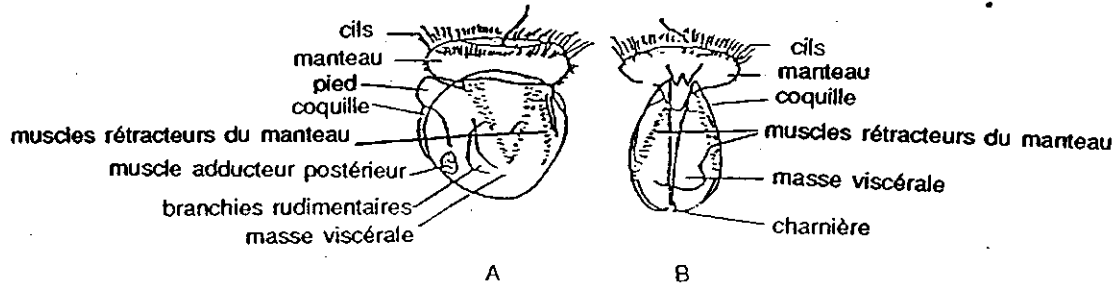
Figure 1 Cycle de vie de *Dreissena polymorpha*

La moule zébrée est une espèce gonochoristique (à sexes séparés) (McMahon, 1990). La fertilisation se produit dans l'eau où les oeufs et le sperme sont relâchés. La moule zébrée est considérée comme la plus féconde des mollusques d'eau douce (Stanczykowska, 1977). Les femelles pondent de 30 000 à 40 000 oeufs de 4 à 7  $\mu\text{m}$  par année. La ponte des oeufs a lieu de façon asynchrone (Lewis, 1990), lorsque la température de l'eau atteint 12 °C (Hebert *et al.*, 1989; Snyder, 1990) et se poursuit tant que la température de l'eau n'est pas redescendue au-dessous de 12 °C. Dans le lac Érié, l'eau atteint 12 °C au début de mai (Snyder, 1990). Les gamètes ne sont pas toutes relâchées au cours d'une seule fraie. Deux à six fraies peuvent se produire (Walz, 1978) et s'étalent en moyenne sur 3 à 5 mois, voire 8 mois selon les conditions de température et la disponibilité de la nourriture (McMahon, 1990).

On note un pic de ponte lorsque la température atteint 20 à 25 °C (Griffiths *et al.*, 1989; Hebert *et al.*, 1989), température optimale selon McMahon (1990). Les moules zébrées se reproduisent dans l'eau chaude même pendant l'hiver (O'Neill et MacNeill, 1989), par exemple, dans les eaux réchauffées des centrales thermiques.

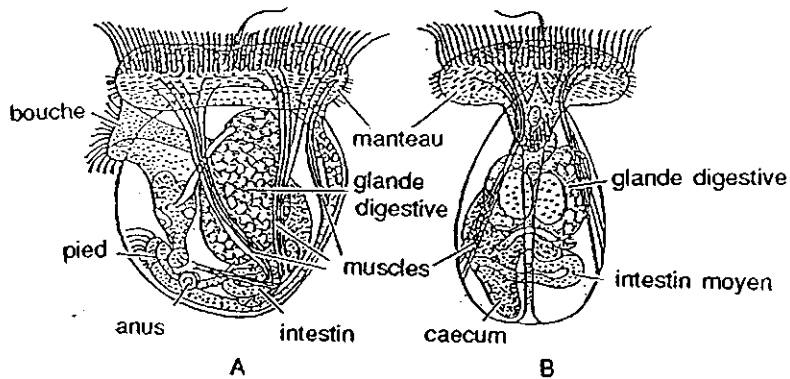
Les oeufs fécondés éclosent en larves véligères après 2 à 3 jours (Snyder, 1990) si la température de l'eau atteint 14 à 16 °C (O'Neill et MacNeill, 1989). Au premier stade qui est le *stade véligère*, la larve mesure de 4 à 7  $\mu\text{m}$  de diamètre et elle est invisible à l'oeil nu (Hebert *et al.*, 1989). Cette larve mobile est caractéristique des mollusques marins; elle est très inhabituelle chez les mollusques d'eau douce. Elle a une coquille bivalve, un vélum cilié et un pied rudimentaire (McMahon, 1990) (voir figures 2 et 3).

La véligère se nourrit et croît dans le plancton. Les larves flottent dans l'épilimnion pour une période de 10 à 15 jours (Hebert *et al.*, 1989; Kovalak *et al.*, 1990) et parfois jusqu'à 21 jours (Snyder, 1990). Elles peuvent cependant survivre jusqu'à 30 jours dans des conditions propices de température (Nalepa, 1990). Fraleigh *et al.* (1990) rapportent que dans le lac Érié, près de la Baie de Maunee, la fixation des larves a débuté 45 jours après le début de l'apparition des véligères pendant l'été 1990. Une température supérieure à 37 °C diminue très fortement le développement des larves. De plus, le stade véligère est le plus sensible au froid. On a toutefois rapporté des véligères



Source: traduit de McMahon, 1990.

**Figure 2** *Vues latérale et antérieure d'une larve véligère de Dreissena polymorpha*  
**A** Vue latérale  
**B** Vue antérieure



Source: traduit de Mackie *et al.*, 1989.

**Figure 3** *Diagrammes de véligères de Dreissena polymorpha*  
**A** Vue latérale de l'anatomie interne  
**B** Vue antérieure de l'anatomie interne

dans des eaux de 8,5 °C (O'Neill et MacNeill, 1989). Les larves de moules zébrées demeurent plus longtemps dans la colonne d'eau que les larves de *Corbicula* sp. La moule *Corbicula*, communément appelée moule asiatique, est un autre bivalve d'eau douce colmateur présent en Amérique du Nord. Pendant la croissance de la larve de moule zébrée, le vélum se réduit, le pied s'allonge, les structures et les organes adultes, dont la glande permettant la sécrétion de filaments bissaux, commencent à se développer. La réduction du vélum diminue les capacités natatoires de la larve.

À la suite de toutes ces modifications morphologiques et physiologiques la larve mesure entre 0,18 et 0,29 mm. Elle est âgée d'environ 3 semaines et doit alors se fixer. Elle se trouve au *stade de post-véligère*. Le terme post-véligère désigne le stade où l'organisme s'attache à un substrat. Si une post-véligère ne se fixe pas, elle meurt (Snyder, 1990). Les post-véligères sont mobiles pour quelques jours, le temps de trouver un substrat approprié pour la fixation et leur transformation en juvénile (Hebert *et al.*, 1989). Les stades de pré-fixation et de fixation sont ceux où l'on enregistre jusqu'à 99 p.100 de mortalité due surtout à l'hypoxie, au choc thermique et à l'incapacité de trouver un substrat favorable à l'attachement (O'Neill et MacNeill, 1989; Hebert *et al.*, 1989).

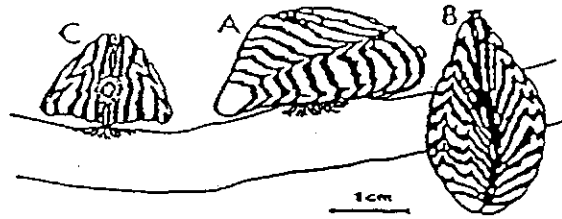
Après la fixation, la post-véligère se métamorphose en *juvénile*, stade appelé branchisiphonique dans la documentation russe (McMahon, 1990). Les juvéniles peuvent se détacher d'un substrat et se rattacher ailleurs grâce à des filaments flottants différents des filaments bissaux, qui permettent aux juvéniles d'être entraînées par les courants et de trouver de nouvelles surfaces d'attachement (Snyder, 1990). Pendant la première année, les moules peuvent aussi se déplacer le long du substrat à une vitesse de 3,8 cm h<sup>-1</sup>, jusqu'à ce qu'elles trouvent un meilleur site d'attachement (O'Neill et MacNeill, 1989). La fixation des juvéniles débute à la fin de juillet et se poursuit pendant le mois d'août (Hebert *et al.*, 1989). Les jeunes, l'hiver venu, migrent vers des eaux plus profondes (chaudes) afin d'échapper au froid et à la glace (O'Neill et MacNeill, 1989; Snyder, 1990). En Europe, le passage de l'oeuf au stade juvénile se fait en trois semaines (Hebert *et al.*, 1989). En Amérique du Nord, les moules zébrées deviennent plus vite matures (Lewis, 1990). Le ratio sexuel sur plusieurs milliers de mètres dans le



lac Érié a été établi à 1:1 (Lewis, 1990), tandis que dans le lac Saint-Clair, il était de 3:2 en 1989 (Mackie, 1991). En août 1988, dans le lac Saint-Clair, le ratio juvéniles:adultes était de 20,9:1. Cela indique une croissance accélérée de la population (Hebert *et al.*, 1989).

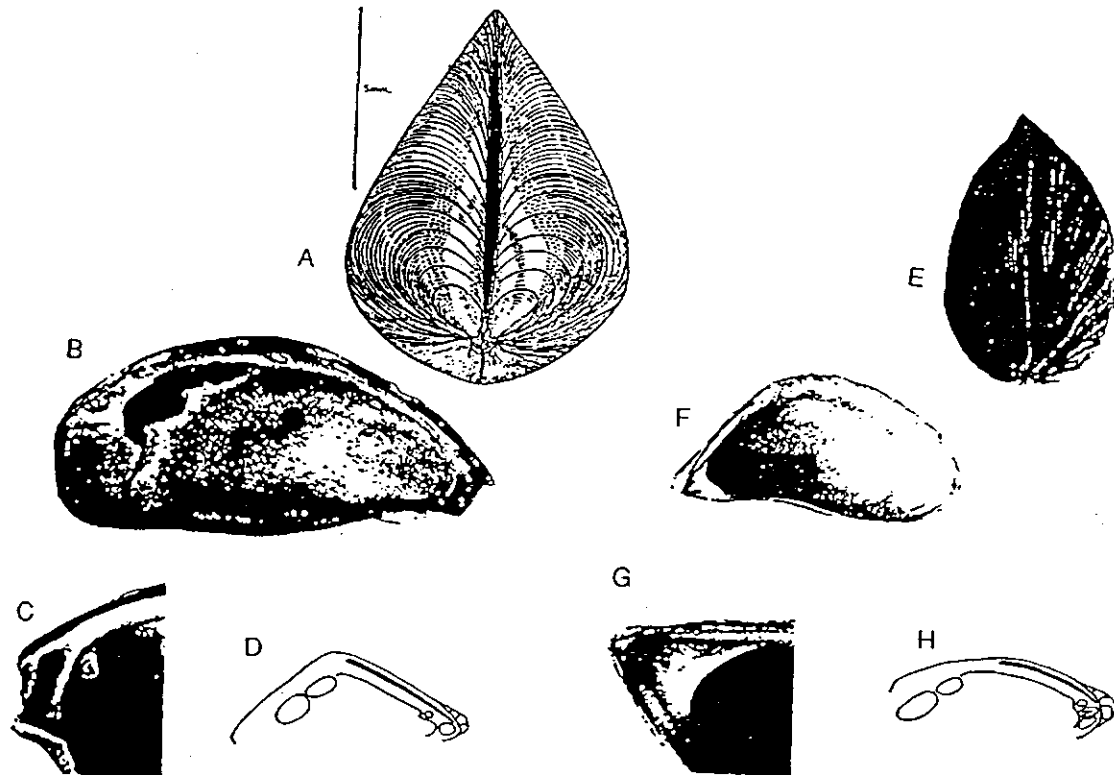
Habituellement, les populations sont dominées par les jeunes adultes. Exceptionnellement, la population du lac Saint-Clair est dominée par des adultes de 2 à 3 ans avec une absence apparente d'adultes de 1 an (absence d'individus mesurant de 7,7 à 18,0 mm), ce qui indique que le recrutement a été pauvre ou nul en 1986-1987. De plus, l'abondance des juvéniles en août 1988 indique peut-être la première reproduction dans les Grand Lacs (Hebert *et al.*, 1989).

*Dreissena polymorpha* sous sa forme adulte est un petit mollusque brun strié de blanc ou de beige. La coloration des coquilles et les formes striées sont cependant très variables. La moule zébrée a une forme caractéristique que l'on qualifie d'hétéromyarien. La partie antérieure de la coquille est réduite et pointue, la partie postérieure est aplatie avec une marge arrondie et la coquille n'est pas édentée. Les côtés ventraux de la coquille sont très aplatis contrairement à ceux des espèces de bivalves d'eaux douces nord-américaines (voir figure 4). En fait, au stade adulte, *Dreissena polymorpha* ressemble à deux espèces de bivalves nord-américaines soit *Mytilopsis leucophaeata* et *Mytilus edulis* qui sont toutes deux absentes des milieux d'eau douce (voir figure 5) (McMahon, 1990). *Mytilopsis leucophaeata* appartient aussi à la famille des Dreissenacea; elle mesure de 1,3 à 2 cm, a une coquille uniforme de couleur variant entre le chair et le brun-bleu plus ronde que celle de *Dreissena polymorpha*. *Mytilus edulis* mesure plus de 7,5 cm, a une coquille bleu-noir avec occasionnellement des rayures brun-jaune qui s'étendent de la partie postérieure à la partie antérieure de la marge de la coquille. Aucune de ces deux espèces n'a les bandes foncées dorso-ventrales, ni les marges de la coquille aplatie retrouvées chez *Dreissena polymorpha* (McMahon, 1990). En Amérique du Nord, la moule zébrée atteint une longueur moyenne de 2 cm au cours de sa première année (Ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario, 1990), alors qu'en Europe la longueur moyenne est de 1 cm à un an (Hebert *et al.*, 1989; O'Neill et MacNeill, 1989). Les moules zébrées vivent en moyenne de 3 à 5 ans et sont des



Source: McMahon, 1990.

**Figure 4** *Anatomie externe de Dreissena polymorpha*  
 A Vue latérale; B Vue dorsale; C Vue postérieure



Sources: photos: Nuttall, 1990.  
 dessin de Mytilus: Yonge et Campbell, 1968.  
 dessins des coquilles Dreissenaceae: Morton, 1970.

**Figure 5** *Comparaison anatomique de Mytilopsis leucophaeata, Mytilus Edulis et Dreissena polymorpha*  
 A *Mytilus edulis*  
 B,C,D *Mytilopsis leucophaeata*  
 E,F,G,H *Dreissena polymorpha*

organismes sédentaires et filtreurs (Ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario, 1991). Les filaments bissaux sont des filaments permettant l'attachement des organismes bivalves aux substrats. La présence de ces filaments est une caractéristique unique à *Dreissena polymorpha* dans les eaux douces de l'Amérique du Nord. Ceci la rend épifaunale puisqu'elle ne vit pas dans les sédiments comme les autres moules, mais plutôt attachée à un substrat dur. Morton (1969) a décrit l'anatomie interne de *Dreissena polymorpha*.

La maturité sexuelle est atteinte quand les adultes mesurent 8 à 9 mm et plus (McMahon, 1990) ou 20 mm (Hebert *et al.*, 1989), c'est-à-dire généralement à la fin de la deuxième année de vie (Griffiths *et al.*, 1989; Hydro-Ontario, 1990). Parfois, la maturité sexuelle est atteinte à un an (Snyder, 1990; Hebert *et al.*, 1989). L'espérance de vie des moules zébrées varie selon le plan d'eau qu'elles occupent. La durée maximale de vie est de 11 ans (Ramcharan *et al.*, 1991).

### 2.3 Physiologie, génétique, biochimie et bio-accumulation

Parmi les recherches réalisées récemment, nombreuses sont celles qui traitent de physiologie (régulation osmotique et ionique, Komenantov *et al.*, 1985; caractéristiques de la filtration, Jorgensen *et al.*, 1984; résistance aux métabolites des algues bleu-vert, Birger *et al.*, 1979), de génétique (karyotype, Grishanin, 1987; systèmes polymorphiques, Scheil et Guenther, 1981; caractéristiques de l'ADN, Petrov *et al.*, 1977) de composition biochimique (protamines, Subirana et Colom, 1987; composition de l'acide urique, Secchi et Martoja, 1986; produits de fermentation, Kluytmans et Zandee, 1983; caroténoïdes, Czezug, 1978) et de bio-accumulation (Renberg *et al.*, 1986; Fiser *et al.*, sous-presse; Muncaster *et al.*, 1990).

Les moules adultes peuvent sécréter jusqu'à 200 filaments bissaux afin de se fixer à un substrat adéquat (Griffiths *et al.*, 1989). Les filaments bissaux sont constitués d'une glycoprotéine ayant un contenu élevé en DOPA (dihydroxyphénylalanine) (Baier, 1990). Les moules peuvent produire jusqu'à 12 filaments bissaux par jour (McMahon, 1990). Les filaments sont sécrétés par une glande située à la base du pied et sortent de la coquille (Snyder, 1990; McMahon, 1990). Une substance adhésive ancre les moules

aux surfaces dures (Snyder, 1990). Les filaments bissaux demeurent fixés même après la mort de l'organisme (Hydro-Ontario, 1990).

Les résultats d'une étude portant sur la réponse métabolique permettent d'établir une corrélation entre les activités de fraie des moules et les taux métaboliques. Ainsi, on a noté que le pic du taux métabolique se produit deux semaines avant le pic d'abondance des véligères (Garton et Stoeckmann, 1990). Généralement, *Dreissena polymorpha* maintient un taux métabolique constant (moyenne : 19,6 mg de poids sec) dans un gradient de température de l'eau entre 15 et 25 °C, mais cette capacité disparaît au-dessus de 30 °C (Garton et Stoeckmann, 1990).

Les adultes peuvent demeurer hors de l'eau jusqu'à 14 jours (Lewis, 1990) et survivre pendant quelques jours dans des conditions de sécheresse si leur coquille est fermée (Snyder, 1990). Il a été démontré que 100 p.100 des moules zébrées survivent 72 heures à l'air humide tandis qu'on a obtenu 50 p.100 de mortalité après 36 heures dans un milieu où l'air était sec (Wisniewski, 1986).

*Dreissena polymorpha* montre parfois des signes de stress physiologique. Une situation où la population est très dense et les ressources limitées peut occasionner un stress. Les individus peuvent présenter un poids inférieur comparativement à des moules de même longueur ayant grandi sous des conditions de plus faible densité (Stanczykowska, 1977). Les stress environnementaux peuvent varier d'une saison à l'autre : l'été, l'approvisionnement en nourriture est un facteur important alors qu'en hiver, la teneur en oxygène est limitante.

Le système excréteur des bivalves est un ensemble complexe, dont le «rein» n'est qu'un segment assurant la réabsorption des sels et une partie de la sécrétion (Pirie et George, 1979; Martin, 1983). Chez *Dreissena polymorpha*, l'arrangement structural des cellules rénales ressemble à une partie du système excréteur des vertébrés. De plus, certaines populations de moules zébrées sont uricotéliques: caractère démontrant une adaptation au milieu terrestre, qui ne découle pas d'un besoin d'économie d'eau. Morphologiquement, le phénomène se traduit par la présence de concrétions d'acide urique dans les cellules rénales. Les concrétions servent à piéger les divers métaux en excès dans le milieu (Secchi et Martoja, 1986). La coexistence de ces deux modes d'excrétion chez

la même espèce pourrait être l'expression d'un dimorphisme génétique (Secchi et Martoja, 1986).

Après examen de l'ADN, on a découvert un degré remarquable de diversité génétique. Les allozymes retrouvés chez les moules zébrées montrent que la population du lac Saint-Clair étudiée en août 1988 est polymorphe à 73,9 p.100 et hétérozygote à 31,6 p.100. *Dreissena polymorpha* fait partie des espèces présentant les valeurs les plus élevées d'hétérozygoté d'espèce. Elle est donc caractérisée par une grande diversité génotypique. Cette grande variabilité pourrait expliquer son succès colonisateur (Hebert *et al.*, 1991). Aucune donnée génétique n'est disponible sur les populations européennes, mais l'étude d'Hebert *et al.* (1989) démontre que l'espèce est exceptionnellement variable génétiquement. La diversité génétique observée dans la population nord-américaine résulte peut-être d'introductions de populations différentes (Hebert *et al.*, 1989).

En général, le contenu lipidique des unionidae varie de 0,9 à 1,29 p.100 (Hebert *et al.*, 1991). Dans les tissus mous des moules zébrées, il varie entre 11,4 p.100 (Walz, 1978) et 26 p.100 (Dermott *et al.*, 1990), d'où la possibilité d'accumuler de plus grandes quantités de contaminants liposolubles. Les moules zébrées, comme les autres mollusques, bio-accumulent des polluants. Des études récentes ont démontré que les moules zébrées peuvent accumuler rapidement des polluants organiques dans leurs tissus, et ce à des teneurs 300 000 fois supérieures à celles retrouvées dans l'environnement. De plus, elles peuvent déposer ces polluants dans leurs pseudofèces (Snyder, 1990). Il a été observé qu'elles concentraient 13 000 fois le trichlorophényl (Renberg *et al.*, 1986). Fisher *et al.* (sous presse) ont réalisé une étude de toxicocinétique avec des contaminants hydrophobiques. Leurs résultats démontrent que la concentration de lipides varie significativement avec la saison, tout comme le niveau d'accumulation rapporté pour chaque composé chimique étudié, soit le  $^{14}\text{C}$  marqué p, le p'-DDT, le HCBP (Hexachloro-2,2',4,4',5,5' biphenyl), le BaP ( $^3\text{H}$ -benzo(a)pyrène), le TCBP (tétrachloro-3,4,3',4' biphenyl) et le Pyr ( $^3\text{H}$ -pyrène). On sait que pour le HCBP, le facteur de bioconcentration est de 177 956 soit une bioconcentration 100 fois supérieure à celle des poissons (Landrum *et al.*, 1990). Les changements lipidiques comptent pour 18 à 23 p.100 de la variation dans l'accumulation de contaminants entre deux individus d'une

même population de moules. Le potentiel de bioconcentration des composés hydrophobiques chez la moule zébrée apparaît plus élevé que chez la moule *Mytilus* sp. Ceci peut être directement relié à la différence des contenus lipidiques entre les deux espèces. Fisher *et al.* (sous presse) ont noté deux types d'élimination des contaminants. Les contaminants xénobiotiques sont éliminés lentement et en une seule phase, tandis que les BPC et les HAP le sont en deux phases, avec élimination rapide dans la première phase et lente dans la seconde.

Les contaminants pénètrent dans les organismes aquatiques par les mécanismes d'ingestion et de respiration. Il a été observé que le taux de respiration est inversement corrélé avec la taille des moules zébrées (Fisher *et al.*, sous presse). Ceci est basé sur le fait que le ratio surface/volume est plus grand chez les petits organismes. Ainsi, la taille est corrélée négativement avec les niveaux d'accumulation chez les mollusques d'eau douce (Muncaster *et al.*, 1990). Le taux de filtration ( $\text{ml moule}^{-1} \text{heure}^{-1}$ ) qui correspond à l'ingestion de la moule par unité de temps, n'a pu être corrélé avec la taille de façon significative, mais certains chercheurs croient que cette relation existe (Fisher *et al.*, sous presse).

Différents facteurs abiotiques peuvent affecter les taux de respiration et de filtration. Des chercheurs ont fait des études sur la moule *Mytilus* sp. Ils ont noté qu'une augmentation de la température de l'eau produit une augmentation du nombre de battements ciliaires (Boryslawskj *et al.*, 1985). Fisher *et al.* (sous presse), se basant sur ce résultat, concluent que si l'accélération du battement ciliaire est la réponse initiale à une augmentation de la température de l'eau, cela explique l'augmentation de la filtration consécutive à une hausse de la température de l'eau (voir tableau 1).

Le taux d'élimination des contaminants est lui aussi inversement corrélé avec la taille des moules zébrées (Fisher *et al.*, sous presse). Fisher *et al.* (sous presse) ont aussi démontré que l'élimination est plus rapide lorsque les contaminants pénètrent par les branchies que s'ils sont absorbés ou ingérés par la moule.

**Tableau 1**      **Modification du taux respiratoire en fonction de la température chez *Dreissena polymorpha***

Température °C	Consommation d'oxygène (mg O <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> j <sup>-1</sup> )
23	60,8 (6,1) n=14
15	39,6 (4,9) n=29
10	19,5 (0,8) n=14
4	6,9 (0,7) n=15

Les nombres entre parenthèse représentent les écarts types.

Source : Fisher *et al.*, sous presse.

## 2.4 Âge et croissance

Plusieurs chercheurs estiment l'âge d'une moule zébrée à partir des anneaux de croissance de sa coquille (Wiktor, 1963; Stanczykowska, 1964; Morton, 1969). Cependant, toutes les coquilles ne sont pas annelées, d'une part, et jusqu'à cinq anneaux peuvent être produits annuellement, d'autre part (Lewandowski, 1983). C'est pourquoi d'autres chercheurs ont établi des relations entre l'âge et la longueur de la coquille ou le poids de la moule (Mackie *et al.*, 1989).

Les moules zébrées peuvent être divisées en deux groupes selon leur type de croissance : un groupe à croissance lente qui produit des organismes de taille inférieure à 35 mm et ayant une longévité de 6 à 7 ans, et un autre groupe à croissance rapide dont les organismes peuvent mesurer jusqu'à 40 mm, avec une longévité de 4 à 5 ans. Il est possible que les moules zébrées introduites au Canada fassent partie du deuxième (Mackie *et al.*, 1989).

**Tableau 2**      *Longueur (en mm) de la coquille de Dreissena polymorpha en relation avec son âge*

Âge (année)	Longueur (mm)	Référence
1	10	Hebert <i>et al.</i> , 1989
1	7	McMahon, 1990
2	22	"
3	29	"
4	36	"
5	40	"

*Dreissena polymorpha* peut tolérer un grand écart de conditions environnementales. Le taux de croissance des moules zébrées dépend de l'abondance et de la nature chimique de la nourriture, de la concentration d'oxygène dans l'eau, de la température, de la vitesse du courant et de la taille de la moule (Mackie *et al.*, 1989; Kovalak *et al.*, 1990; Snyder, 1990; Walz, 1978 b). Tous les stades de vie de *Dreissena polymorpha* sont sensibles à une diminution de la concentration d'oxygène dissous, surtout lorsque la température augmente (Snyder, 1990). La croissance des moules zébrées est ralentie lorsque les conditions ne sont pas optimales, par exemple, lorsque la température est inférieure à 10 °C (McMahon, 1990; Strayer, 1991). Une température de l'eau entre 20 et 25 °C correspond aux conditions optimales de croissance. À 32,5 °C, les moules zébrées adultes meurent après 5 heures d'exposition. En revanche, elles tolèrent une température de 0 °C, contrairement à la moule d'eau douce *Corbicula* sp qui ne survit pas lorsque la température de l'eau est inférieure à 2 °C (McMahon, 1990). La



croissance sera rapide si le courant n'excède pas  $1,83 \text{ m s}^{-1}$  (Snyder, 1990). Le taux de croissance des moules zébrées est stimulé par un courant de  $0,5$  à  $0,8 \text{ m s}^{-1}$  mais diminue lorsque la vitesse est supérieure à  $1,5 \text{ m s}^{-1}$  ou lorsque les moules se trouvent en eau stagnante (McMahon, 1990). Une vitesse de courant supérieure à  $2 \text{ m s}^{-1}$  affecte grandement le stade post-véligère (Hydro-Ontario, 1990) mais lorsque l'organisme est fixé, il résiste à des vitesses plus grandes (McMahon, 1990). Walz (1978 b) a observé que le taux de croissance pouvait varier par une augmentation de poids de 1,2 p.100 à 2 p.100 et parfois être négatif.

Une étude réalisée sur les populations des lacs Saint-Clair, Érié et Ontario a permis d'observer que les taux de croissance variaient considérablement selon le site, la date et la longueur de la cohorte. Les taux de croissance peuvent varier de 10 à 50 p.100 pour une semaine et entre 7 et 100 p.100 pour 6 semaines (Nichols *et al.*, 1990). Les taux de croissance sont généralement plus élevés chez les petites moules (mesurant moins de 4 cm); de plus, le carbone total semble être la meilleure variable environnementale pour prédire la croissance. Le taux de croissance diminue avec la profondeur (McMahon et Tsou, 1990). Des études effectuées par le ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario (1990) sur la fixation d'adultes sur des substrats artificiels (plaques d'acier), ont permis de noter une croissance de 1 mm en 16 jours seulement.

## 2.5 Habitat-densité

Les moules zébrées sont des organismes opportunistes qui colonisent plusieurs types d'habitats : rivières, lacs et fossés (Reeders et Bij de Vaate, 1990). Lewandowski (1983) mentionne que les macrophytes peuvent être un bon substrat pour les jeunes formes de moules. Il a remarqué que les post-véligères se fixaient surtout sur les *Characae*; un nombre non négligeable a aussi été retrouvé sur *Ceratophyllum demersum* et *Elodea canadensis*. Mais de façon générale, elles se fixent à un substrat solide (IJC/GLFC, 1990) dans un endroit libre de dépôts vaseux (Kovalak *et al.*, 1990). Différents substrats peuvent servir de surface de colonisation : roche, métal, bois, verre, caoutchouc, fibre de verre, nylon, plastique, vinyle, papier, plantes, mollusques, autres

organismes (Snyder, 1990). La nature du matériel influence la densité de moules zébrées. Le matériel calcique est recouvert d'une plus grande densité que le matériel ferreux (Griffiths *et al.*, 1989). Elles adhèrent également aux coques des bateaux et des navires (IJC/GLFC, 1990).

Graduellement, des populations peuvent coloniser des substrats meubles tels que les fonds vaseux. D'abord, les moules se fixent à des débris ou sur des morceaux de coquilles abandonnées ou non, et d'autres larves se fixent à leurs coquilles (Snyder, 1990). Les moules zébrées peuvent vivre fixées les unes sur les autres et former des couches de 1,5 m d'épaisseur (Clarke, 1952). On a déjà retrouvé 15 000 moules zébrées vivant sur une seule palourde (Israelson, 1990). Les coquilles des mollusques vivants sont plus colonisées que celles des mollusques morts (Hebert *et al.*, 1989). Ils ont observé, à une station précise, que 90 p.100 des mollusques vivants étaient colonisés par les moules zébrées alors que seulement 25 p.100 des coquilles de mollusques morts l'étaient.

Les moules zébrées recouvrent les récifs, sites de fraie de plusieurs espèces de poissons (IJC/GLFC, 1990). Leur présence peut produire un impact négatif sur le succès de reproduction de plusieurs espèces de poissons, le Doré jaune par exemple (IJC/GLFC, 1990). Les colonies ne semblent pas être associées à des conditions particulières d'intensité lumineuse, de pression hydrostatique, de profondeur et de température (Snyder, 1990). Les moules adultes ont besoin d'une teneur élevée en oxygène dissous (saturation supérieure à 90 p.100), ce qui les confine à des zones peu profondes au-dessus de la thermocline. En l'absence d'oxygène, elles meurent après 3 à 6 jours. La teneur en oxygène limite également la profondeur de distribution, les larves de moules zébrées ne pouvant supporter une saturation inférieure à 40 p.100.

Les moules sont rarement retrouvées dans des zones balayées par les vagues, sauf s'il s'y trouve des crevasses (Snyder, 1990). Les courants d'eau et l'action des vagues produisent des conditions où la matière en suspension en grande concentration irrite et endommage le système de filtration des moules (Wisniewski, 1990). En Europe, on retrouve une densité de moules zébrées adultes plus élevée dans les grands lacs (485 ha et plus) profonds d'au moins 35 mètres et riches en calcium (O'Neill

et MacNeill, 1989). Un lac favorable pour *Dreissena polymorpha* a une superficie d'au moins 30 hectares, une profondeur moyenne de 3 m et plus, et une eau d'une dureté allant de 1 à 2 meq l<sup>-1</sup> de calcium, un niveau de productivité primaire moyen et une transparence d'au moins 2 m (Strayer, 1991). Les conditions non appropriées sont une température de l'eau inférieure à 7 °C et supérieure à 32 °C, un courant plus fort que 2 m s<sup>-1</sup>, des niveaux d'eau fluctuants et la possibilité d'une dessiccation de plusieurs jours (O'Neill et MacNeill, 1989). Bien qu'étant un organisme d'eau douce, la moule zébrée a déjà été observée dans des eaux estuariennes (Morton, 1969). Mongeau et Jacquaz (1991) n'ont pas observé de moules zébrées sur les bouées de navigation placées en aval de l'île d'Orléans, ce qui suggère que la salinité limite à laquelle les moules peuvent résister dans le fleuve Saint-Laurent se situe entre 0 à 2 p.1000 (salinité de la région de l'île d'Orléans) et 20 à 25 p.1000 (salinité de la région de l'île aux Coudres). Dans la documentation, on rapporte que *Dreissena polymorpha* peut être retrouvée dans des eaux ayant une salinité entre 0,1 et 12,3 ppt. La salinité normale serait de 0,21 à 1,47 avec un optimum à 0,93 ppt (NY Zebra mussel Information Clearinghouse, 1991).

La densité des populations de moules zébrées et leur biomasse diffèrent d'un écosystème à l'autre et varient en fonction du temps, tel qu'on a pu le constater dans des lacs en Pologne, en Hongrie et en URSS (Stanczykowska, 1990). La dynamique des populations de *Dreissena polymorpha* varie énormément dans les lacs européens (Ramcharan *et al.*, sous presse). Dans certains lacs, l'abondance de *Dreissena polymorpha* est stable depuis 10 à 30 ans, alors que dans d'autres lacs, les populations montrent des fluctuations interannuelles. Si les populations installées dans les Grands Lacs font partie de cette deuxième catégorie, les problèmes connus jusqu'alors varieront de façon importante selon les cycles annuels en fonction des pics de population (Ramcharan *et al.*, sous presse).

En Europe, on estime la densité moyenne d'adultes à 114 000 m<sup>-2</sup> (Griffiths *et al.*, 1989). En Amérique du Nord, elle a augmenté de façon surprenante depuis la découverte de l'espèce en 1988. Dans le lac Érié, on estimait la densité des moules zébrées entre 50 et 1000 m<sup>-2</sup> pendant l'été 1988 (Hébert *et al.*, 1989). Dans les installations de la centrale hydro-électrique Monroe située sur la rive ouest du lac, on en

dénombrait 200 m<sup>-2</sup> en décembre 1988, et en février 1989, leur nombre atteignait déjà 3000 m<sup>-2</sup>. La densité s'élevait en moyenne entre 500 000 m<sup>-2</sup> et 700 000 m<sup>-2</sup> pendant l'été 1989 dans le lac Érié et dans les installations de la centrale (Griffiths *et al.*, 1989; Kovalak *et al.*, 1990). Le suivi effectué à la centrale a permis de constater qu'au mois d'août 1990 les densités étaient redescendues entre 150 000 et 200 000 m<sup>-2</sup> (Kovalak *et al.*, 1990).

La densité maximale de larves dans le lac Érié en 1990 est de  $1,2 \times 10^6 \text{ m}^{-3}$  dans la zone pélagique. En Europe, la concentration maximale trouvée est de  $9 \times 10^6 \text{ m}^{-3}$  près d'une colonie d'adultes et inférieure à  $0,5 \times 10^6 \text{ m}^{-3}$  dans la zone pélagique (Leach, sous presse). Quelques études ont été réalisées en Amérique du Nord depuis l'introduction des moules zébrées afin de déterminer les variations d'abondance des stades larvaires et adultes (voir tableaux 3 et 4). Pendant une même année, il peut se produire deux pics de densité larvaire, comme ce fut le cas dans le bassin central du lac Érié en 1989 et 1990 (Leach, sous presse). Gubanich *et al.* (1991) ont également noté deux pics de densité larvaire, un à la fin juin et l'autre au début août. Les études réalisées par le Ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario ont conduit à des résultats similaires : deux pics de densité larvaire ont été observés en 1990, le premier en juillet et le second à la fin août dans les bassins est et ouest du lac Érié. Garton et Haag (1990) ont étudié le nombre de post-véligères se fixant dans le lac Érié au cours d'une année. Ils ont dénombré 31 600 post-véligères fixées m<sup>-2</sup> en 1989 et 17 390 post-véligères fixées m<sup>-2</sup> en 1990. Ils avancent plusieurs hypothèses pour expliquer la baisse de densités entre ces deux années. Le pic de température de l'été s'établissait à 25 °C en 1989 et 30 °C en 1990. De plus, il y a eu plusieurs mouvements de la masse d'eau froide en 1990 résultant des précipitations plus nombreuses, des tempêtes houleuses et d'un plus grand apport de sédiments qu'en 1989. Une autre hypothèse serait que la compétition intraspécifique exercée par les moules zébrées adultes résidentes pourrait jouer un rôle : au début de l'été 1989, on en comptait 400 m<sup>-2</sup> et en 1990, 30 000 m<sup>-2</sup> (Garton et Haag, 1990).

**Tableau 3** *Variations des caractéristiques d'abondance des larves de Dreissena polymorpha en Amérique du Nord*

Période saisonnaire ou ponctuelle	Tmin. °C	Densité individus m <sup>-3</sup>	Habitat	Référence
1989 9-6	18	2 000-42 000	Lac Érié ouest	Haag et Garton, sous presse
1989 18-7		147 000-375 000		
1989 17-8		5 000-451 000		
1989 17-10	0	0		
1988	18,1	3 600	Lac Érié ouest	Leach, sous presse
1989	11,6	30 000		
1990	7,5	96 000		
1988	14,2	4 000	Lac Érié centre	Leach, sous presse
1989	13,5	6 000		
1990	9,9	68 000		
1988		20 000	Lac Érié ouest	Min.Rich.Nat.Ont. 1991 a
1989		116 000		
1990		400 000		
1988		4 000	Lac Érié est	Min.Rich.Nat.Ont. 1991 a
1989		32 000		
1990		345 000		
1989 mi-08		70	Lac Érié est	Riessen <i>et al.</i> , 1990
1989 mi-09		300-3 000	Silver Creek	
1989 début-10		0		
1990 06		0		
1990 08		100 000+		
1991 3-07	21	13 690	Fleuve Saint-Laurent (Cornwall)	Environnement Canada, CSL, 1991 données non publiées
1991 4-07	21,9	8 170	Lac Saint-François (Port Lewis)	
1991 16-07	21	20 750	Lac Saint-Louis (Pointe Péladeau)	
1991 18-07	22	54 330	Lac Saint-François (Île aux Chats)	
1991 1-08	23,9	16 160	Îles de Boucherville	
1991 9-08	23,8	1 040	Lac Saint-Pierre (Île aux Sternes)	
1991 19-08		4 010	Tracy (Centrale Hydro-Québec)	

**Tableau 4**      **Variations des caractéristiques d'abondance des adultes de *Dreissena polymorpha* en Amérique du Nord**

Période saisonnaire ou ponctuelle	Densité individus m <sup>2</sup>	Taille mm	Habitat	Référence
1988 1-8 au 4-8	substrat: sur moules unionides moyenne = 17		Lac Saint-Clair (sud-est)	Hebert <i>et al.</i> , 1989
1989	substrat: sur moules unionides moyenne = 5496		Lac Saint-Clair	Hebert <i>et al.</i> , 1991
1988 1989	0,5 4500		Lac Saint-Clair	Hebert <i>et al.</i> , 1991
1989 13-10 1990 20-4 1990 22-10	112 000 à 233 000 138 000 142 000 à 342 000	>10 5-20 % >10 10 % >10 5-24 %	Lac Érié ouest	Leach, sous presse
1990 23-07 1990 8-08	900 000 250 000	>1 10 substrat artificiel	Lac Érié ouest	Min.Rich.Nat.Ont., 1990 a
1991 2-07 1991 17-07 1991 18-07 1991 10-07 1991 16-07 1991 2-08 1991 9-08 1991 19-08	0,33 2,67 0,60 9,67 6,67 1,90 0 7,38	28,40 14,23 16,13 13,98 14,44 12,98 18,63	Fleuve Saint-Laurent (Cornwall) Lac Saint-François (Côteau-Landing) Lac Saint-François (Île aux Chats) Lac Saint-Louis (Beauharnois) Lac Saint-Louis (Pointe Péladeau) Îles de Boucherville Lac Saint-Pierre (Île aux Sternes) Tracy (Centrale Hydro-Québec)	Environnement CSL, 1991 données non publiées

La profondeur maximale à laquelle on retrouve des moules zébrées adultes varie selon les lacs et les saisons. Dans les lacs européens, les adultes se retrouvent à des profondeurs de 2 à 14 m. Une colonie d'une densité de 20 000 m<sup>-2</sup> a exceptionnellement été retrouvée à une profondeur de 54 m au lac de Garde en Italie (Snyder, 1990). C'est dans les eaux de la zone littorale et à une profondeur de 3 à 7 m que l'on trouve la plus grande abondance de moules (Stanczykowska, 1964, 1977; McMahon, 1990) car celles-ci ne se fixent généralement pas sous la thermocline (Snyder, 1990). Les centrales hydro-électriques tirent leur eau dans cet intervalle de profondeur. Les autres caractéristiques dans les parages de ces centrales (peu de prédateurs, courant continu et nourriture en suspension) expliquent que les structures des centrales soient souvent envahies par les moules zébrées.

La profondeur maximale de la répartition des larves semble limitée par la profondeur de visibilité du disque de Secchi (lac de Zürich; Suter-Weider et Zimmerman, 1976 dans Mackie *et al.*, 1989) et par la température (étude sur 6 lacs polonais; Lewandowski et Ejsmonyt-Karabin, 1983 dans Mackie *et al.*, 1989). Une étude réalisée dans le lac Érié rapporte par contre que les larves étaient présentes dans toute la colonne d'eau et qu'elles étaient plus nombreuses entre 9 et 10 m qu'entre 15 et 22 m (Riessen *et al.*, 1990). Les juvéniles migrent des habitats peu profonds qu'ils occupent à la fin de l'été à des parties plus profondes, d'où une plus forte densité à ces endroits pendant l'hiver (Snyder, 1990).

Les variations de densité de la population peuvent être dues à des changements interannuels, tels le mélange des eaux par les vents, les régimes de températures (pouvant affecter la mortalité lors de l'attachement), ainsi que d'autres variables affectant le recrutement des larves.

## **2.6 Alimentation et comportements alimentaires**

La moule zébrée est un organisme filtreur très efficace qui fait partie des eulamellibranches. Elle filtre un litre d'eau par jour au moyen de cils situés dans son manteau et dans son estomac, et en retire la matière particulaire, incluant le plancton. Elle retient les algues unicellulaires du plancton et surtout celles de 15 à 40 µm (Snyder,

(O'Neill et MacNeill, 1989; Jorgensen *et al.*, 1984; Sprung et Rose, 1988). *Dreissena polymorpha* retient 100 p.100 des particules inférieures à 1  $\mu\text{m}$  (Jorgensen *et al.*, 1984). Elle consomme des bactéries et des déchets de particules organiques (McMahon et Tsou, 1990).

Des chercheurs ont étudié les mécanismes nutritionnels chez la moule zébrée. Ainsi, Ten Winkel et Davids (1982) ont observé que la sélection de la nourriture était basée sur la taille et la nature chimique des particules ingérées. L'algue *Cryptomonas* sp. est la proie le plus souvent sélectionnée de *Dreissena polymorpha*. Bien que plusieurs auteurs rapportent une nutrition sélective (selon la taille des particules) chez *Dreissena polymorpha*, ce phénomène n'a pas été observé par Fisher *et al.* (sous presse).

La moule zébrée, tout comme les autres organismes, a des exigences nutritionnelles précises. *Dreissena polymorpha* requiert de la silice en quantité trace (4,6 p.100). Par exemple, une étude a démontré que le taux de filtration était plus élevé lorsque de la silice était ajoutée à *Dunaliella marina* (Reeders *et al.*, 1989). Winter (1979) est arrivé aux mêmes conclusions pour la moule *Mytilus edulis*. Il semblerait de plus que les composés de matière inorganique non silicieux ne sont pas absorbés.

Walz (1978) a étudié la filtration chez *Dreissena polymorpha* et il a démontré que lorsque la nourriture est peu abondante, l'eau est filtrée à un taux maximal constant jusqu'à ce que la limite morpho-physiologique d'ingestion soit atteinte. Un mécanisme de régulation ralentit alors la filtration ou entraîne le rejet de la nourriture filtrée en excès. Le taux de filtration de *Dreissena polymorpha* est réduit lorsque la concentration en particules est élevée mais en revanche s'accélère en cas de baisse de la concentration en particules (Reeders *et al.*, 1989). Le taux de filtration plus rapide se maintient tant et aussi longtemps que la concentration en particules n'augmente pas (Morton, 1971). Le taux de filtration est déterminé par plusieurs facteurs dont la concentration et la taille du phytoplancton ainsi que par la température de l'eau et la taille de la moule (O'Neill et MacNeill, 1989). Walz (1978) a établi que la concentration limite de nourriture est de 2 mg l<sup>-1</sup> de carbone, c'est-à-dire 1,8 X 10<sup>6</sup> cellules ml<sup>-1</sup> d'algues du genre *Nitzschia* sp. Le tableau 5 donne une idée de la capacité de filtration des moules zébrées, tandis que le tableau 6 permet de comparer le taux de filtration de *Dreissena polymorpha* avec celui d'autres espèces de moules.



**Tableau 5**      **Capacité de filtration chez *Dreissena polymorpha* selon sa taille**

Taille (mm)	Taux de filtration (ml h <sup>-1</sup> )	Référence
29	5 à 180	Morton, 1971
22	100	Mikheev et Sorokin, 1966
22	10 à 20 (si la densité de <i>Chlorella</i> sp. est de 10 <sup>3</sup> -10 <sup>6</sup> ml <sup>-1</sup> )	Walz, 1978
22	70 à 20 °C	Hinz et Scheil, 1972
22	2 à 287	Reeders et Bij de Vaate, 1990

**Tableau 6**      **Comparaison du taux de filtration de *Dreissena polymorpha* et d'autres bivalves**

Espèce	Taille (cm)	Taux de filtration (ml h <sup>-1</sup> )	Référence
<i>Dreissena polymorpha</i>	2,9	5 à 180	Morton, 1971
<i>Dreissena polymorpha</i>		2 à 50	Mikheev, 1967
<i>Mytilus edulis</i>	4,8	1400	Willemsen, 1952
<i>Cardium edule</i>	3 à 4	500	"
<i>Venus mercenarai</i>	4	100 à 7000	Coughlan et Ansell, 1964
<i>Venus mercemarii</i>		900 à 1500	Rice et Smith, 1958
<i>Crassostrea virginica</i>		400 à 15 000	Nelson, 1936
			Loosanoff, 1950
<i>Venus striatula</i>	2	124	Allen, 1962
<i>Mya arenaria</i>	7	960	Allen, 1962
<i>Lasaea rubra</i>	0,17	60	Ballantine et Morton, 1956
<i>Scrobicularia plana</i>	4	300	Hughes, 1969

Source : Morton, 1971.

Le taux de filtration demeure constant jusqu'à ce que le filtrat fournisse à la moule une concentration de 2 mg l<sup>-1</sup> de carbone, après quoi il diminue. Certains auteurs affirment que le taux de filtration augmente linéairement avec la température de l'eau entre 8 et 25 °C, tandis que d'autres chercheurs observent une capacité filtrante optimum entre 12,5 et 15 °C, mais réduite de part et d'autre de cet intervalle de température (Fisher *et al.*, sous presse). Selon d'autres études, c'est la température qui déterminerait le taux de filtration à des saisons différentes, mais pas à l'intérieur d'une même saison (entre 5 et 20 °C il n'y a pas de différence) (Fisher *et al.*, sous presse). Le taux de filtration est plus élevé chez les petites moules (Fisher *et al.*, sous presse). Selon plusieurs auteurs, les taux respiratoire et de filtration élevés mesurés chez les petits organismes sont responsables de l'accumulation élevée de contaminants chez les petites moules (Vahl, 1973; Bayne et Widdows, 1978). La concentration de cellules algales nécessaire pour obtenir un taux maximal de filtration varie en fonction de la taille des algues (voir tableau 7).

**Tableau 7**      *Comparaison de la grandeur de six espèces d'algues, en relation avec leur concentration optimale nécessaire pour obtenir un taux maximal de filtration chez Dreissena polymorpha*

Espèce	Longueur (µm)	Concentration optimale (cellules ml <sup>-1</sup> )	Taux de filtration maximal (ml h <sup>-1</sup> )
<i>Chlamydomonas</i>	5 à 7	80 000	180
<i>Pedinomonas</i>	4 à 5 (20 à 30)	6400	46
<i>Cosmarium</i>	60 à 90 x 50 à 70	1400	73
<i>Euglena</i>	80 à 125 x 10 à 35	40	47
<i>Pleodorina</i>	130 à 160	160	53
<i>Pediastrum</i>	180 à 200	80	30

Source: Morton, 1971.

La moule zébrée réagit à la resuspension des sédiments en fermant sa coquille. La filtration reprend dans les 10 à 30 minutes (Wisniewski, 1990). *Dreissena polymorpha* ajuste son taux de filtration avec la quantité totale de matière en suspension et non de façon sélective lorsqu'elle est en présence de composés organiques ou de minéraux (Reeders *et al.*, 1989). Certains minéraux peuvent nuire à la filtration chez la moule zébrée. Si la nourriture contient du graphite en suspension, le taux de filtration de *Dreissena polymorpha* diminue (Reeders *et al.*, 1989). Le calcium requis pour la formation de la coquille est directement tiré de l'eau.

La capacité d'assimilation de la moule zébrée est inférieure à 50 p. 100 et varie selon les algues ingérées (voir tableau 8). Walz (1978) a observé que l'assimilation de nourriture contenant 2 mg l<sup>-1</sup> de carbone à 15 °C, était de 40 p. 100.

**Tableau 8**      **Efficacité d'assimilation de *Dreissena polymorpha* selon le type d'algues**

Genre	Efficacité d'assimilation (%)	Référence
<i>Nitzschia</i> sp	30	Walz, 1978
<i>Chlorella</i> sp	30 à 35	Mikheev et Sorokin, 1966
<i>Chlorella</i> sp	40 à 45	Stanczykowska, 1975

Les moules zébrées enlèvent une quantité significative du phytoplancton de l'eau à cause de leur alimentation mais également par leur mode excréteur particulier. Le rejet des particules de vase et d'algues non assimilées se fait en les excréant sous forme de capsules (pseudofèces) après les avoir agglutinées avec du mucus. Les

pseudofèces se déposent par sédimentation (Reeders et Bij de Vaate, 1990). Elles sont éjectées par les siphons des moules et sont accumulées le long des coquilles de la colonie (Snyder, 1990). Une certaine quantité d'algues est ainsi rendue non disponible pour d'autres filtreurs. La production de pseudofèces augmente linéairement avec la concentration d'algues (Reeders et Bij de Vaate, 1990). Une étude a permis de constater que quelques algues benthiques pourraient apparemment survivre au processus digestif de *Dreissena* (Lowe *et al.*, 1990). Ces chercheurs ont remarqué que dans le lac Érié, les algues vertes dominent en juin avec l'espèce dominante *Microspora*. En juillet, les algues vertes diminuent et les diatomées augmentent, surtout *Navicula* et *Nitzschia*, tandis qu'en août et septembre les algues bleu-vert codominent avec les algues vertes (*Anabaena* et *Oscillatoria*) et les diatomées. Ces faits, ajoutés à une meilleure transparence de l'eau, pourraient entraîner un changement dans la chaîne trophique, par exemple en modifiant l'abondance des algues benthiques dans le lac Érié (Lowe *et al.*, 1990).

Il semble qu'aucun patron régulier de l'activité filtrante n'existe chez les moules zébrées. Aucun rythme diurne n'a été observé. Leur mécanisme de filtration fonctionne en moyenne 70,1 p.100 du temps, c'est-à-dire 16,8 heures sur une période de 24 heures.

## 2.7 Impacts écologiques

Aucun cas d'invasion par les moules zébrées en Europe ne semble avoir été aussi rapide et important que ce qui s'est produit en Amérique du Nord. De plus, les impacts écologiques observés dans le lac Érié n'ont pas été rapportés dans la documentation européenne sauf au lac Balaton, en Hongrie (Schloesser *et al.*, 1990). Ce lac a plusieurs caractéristiques similaires à celles du lac Érié. Si on se base sur les observations faites au lac Balaton, les très fortes densités de moules du lac Érié vont commencer à décliner éventuellement (Schloesser *et al.*, 1990).

La prolifération d'une espèce exotique perturbe la chaîne alimentaire de l'écosystème hôte. Le modèle de prédiction de Ramcharan *et al.* (sous presse) démontre que des fluctuations d'une composante de la communauté peuvent potentiellement affecter la dynamique de toutes les autres composantes. Cependant, ces effets ne sont visibles

qu'à long terme. Il a été démontré que si *Dreissena polymorpha* devient assez abondante dans les lacs d'Amérique du Nord pour avoir des effets similaires à ceux observés en Europe, toutes les composantes de la communauté limnétique seront affectées (Ramcharan *et al.*, sous presse).

*Dreissena polymorpha* est un organisme filtreur jouissant d'une grande longévité pour un organisme aquatique. Il a donc la possibilité de consommer une grande partie de la production primaire. Différentes études réalisées en Pologne et au Danemark ont établi que lorsque *Dreissena polymorpha* est présente en densité élevée, elle peut enlever jusqu'à 62 p.100 de la production primaire littorale (Hamburger *et al.*, 1990) et entre 5 à 18 p.100 de la production primaire d'un lac (Stanczykowska 1975, 1976). Une étude réalisée dans l'ouest du lac Érié compare les concentrations de diatomées des années 1984-1985-1986 avec celle de 1990, après l'introduction des moules zébrées (Beeton, 1990). La valeur moyenne des frustules  $\text{ml}^{-1}$  a diminué de 81 p. 100. De plus, l'abondance des diatomées, principale espèce dans les années 1980, a diminué en 1990 sauf pour *Aulacoseira granulata* tandis que les espèces épiphytiques, pratiquement absentes dans les années 1980, représentent maintenant la moitié des frustules (Beeton, 1990). La quantité considérable de plancton filtré par les moules zébrées n'est plus disponible pour les autres filtreurs (zooplancton : crustacés microscopiques), principale source de nourriture pour les larves et les poissons juvéniles (Snyder, 1990; Nalepa, 1990; O'Neill et MacNeill, 1989). La présence des moules peut réduire l'abondance de certains consommateurs primaires et secondaires (Vondracek et Pontius, 1990). Une étude réalisée dans le lac Érié a permis de démontrer que le risque de suppression des espèces de zooplancton était lié à leur taille (MacIsaac et Sprules, 1990). Deux espèces de petits rotifères *Keratella crassa* et *Polyarthra* sp ont été pratiquement supprimées (diminution de 91 à 96 p.100) par la filtration des moules; *Trichocerca multirinis*, un large rotifère, l'a été à 80 p.100. L'abondance de *Scapholebris kingi*, petit cladocère qui arrive à échapper à la prédation par *Dreissena polymorpha* par une manoeuvre rapide, n'a diminué que de 4 p.100. Ces résultats supportent ceux de Mikheev (1967) et son hypothèse que les moules adultes consomment surtout les particules larges et que les populations de moules zébrées du littoral exerceront une pression sélective forte sur la

structure en grandeur des communautés de zooplancton du littoral (MacIsaac et Sprules, 1991).

La consommation du phytoplancton par *Dreissena polymorpha* augmente la transparence de l'eau (Reeders *et al.*, 1989), ce qui pourrait affecter indirectement la distribution et la densité des macrophytes (Chambers et Kalff, 1985; Dale, 1986). Leach (sous presse), au cours de ses études sur les effets des moules, a noté une diminution de 43 p.100 de la concentration de la chlorophylle a dans le bassin ouest du lac Érié et de 27 p.100 dans le bassin central entre 1988 et 1989. Les mesures obtenues à l'aide du disque de secchi ont démontré une augmentation de la transparence de l'eau de 85 p.100 dans le bassin ouest et de 52 p. 100 dans le bassin central pour les mêmes années. Aucune variation significative de la chlorophylle a et de la transparence de l'eau n'a été observée entre 1989 et 1990. Si les moules atteignaient des densités de 7000 m<sup>-2</sup> dans tout le bassin ouest du lac Érié, l'eau de ce bassin serait filtrée en une journée. Cependant, il est peu probable que de telles densités ne soient atteintes, le fond vaseux restreignant la fixation des moules (Snyder, 1990). La moule zébrée peut également influencer l'abondance de ses prédateurs si elle constitue pour eux une source importante de nourriture.

Le temps de séjour de l'eau dans un lac, et par conséquent le type de production dominante (exogène ou endogène), sont des variables qui agissent sur l'impact de la prolifération des moules zébrées. Par exemple, la chaîne alimentaire du lac Saint-Clair (où le temps de séjour est court) est moins affectée par la prolifération des moules zébrées que celle du lac Érié (temps de séjour long) (Hebert *et al.*, 1991). Le temps de séjour de l'eau dans le lac Saint-Clair étant court, la production primaire est donc exogène. Ainsi, le zooplancton que l'on trouve dans le lac provient du lac Huron. Par contre, le lac Érié est peu profond et le temps de séjour de l'eau est plus long : la chaîne alimentaire est alors basée sur une production endogène (Hebert *et al.*, 1991).

La prolifération des moules zébrées affecte également les communautés de moules indigènes (surtout les unionidae), et éventuellement les écrevisses. Différentes recherches ont eu lieu et se poursuivent afin de mieux cerner les impacts des moules zébrées sur les moules indigènes. Hunter et Bailey (1990) ont remarqué que pendant que

la densité des moules zébrées augmente dans le lac Saint-Clair (partie est : 213 m<sup>-2</sup>, centre : 1907 m<sup>-2</sup>, ouest : 12 726 m<sup>-2</sup>), celle des bivalves indigènes décroît d'ouest en est (ouest : 2,3 m<sup>-2</sup>; centre : 1,3 m<sup>-2</sup>; est : 0,2 m<sup>-2</sup>). Il se trouve relativement peu de substrats solides dans le lac Saint-Clair; la plupart du temps, il s'agit de bivalves vivants ou morts. Une forte corrélation négative existe entre la biomasse de moules zébrées et le nombre de bivalves indigènes vivants (Hunter et Bailey, 1990). Les résultats obtenus par ces chercheurs suggèrent que la colonisation par la moule zébrée réduit très fortement la densité de la communauté de bivalves indigènes. Haag *et al.* (1990) ont tenté d'identifier les mécanismes par lesquels *Dreissena polymorpha* peut affecter les bivalves indigènes. Ils suggèrent que le poids supplémentaire que doit supporter l'unionide augmente le coût métabolique imposé à cet organisme pour qu'il puisse se maintenir dans une position permettant la nutrition, ou alors que les activités de filtration d'un grand nombre de *Dreissena polymorpha* peuvent interférer avec l'alimentation des unionides.

On peut aussi prévoir une augmentation de la bio-accumulation des substances toxiques chez les prédateurs de moules zébrées, ces dernières ayant de fortes valeurs de bio-accumulation. Un autre problème peut également être rencontré : la production de méthane, gaz nauséabond et dangereux (O'Neill et MacNeill, 1989).

L'accumulation de pseudofèces dans les colonies souille l'environnement. La décomposition de ces déchets consomme de l'oxygène et le pH de l'eau devient plus acide. Des recherches sont nécessaires afin de déterminer si ces conditions anaérobiques et acides provenant des colonies formées sur des récifs naturels auront des répercussions négatives sur le succès de fraie de certaines espèces de poissons, par exemple le Doré jaune (*Stizostedion vitreum*), le Bar blanc (*Morone chrysops*), l'Achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*), le Grand Corégone (*Coregonus clupeaformis*) (Snyder, 1990).

Tel que mentionné précédemment, les moules zébrées recouvrent les récifs, sites de fraie de plusieurs espèces de poissons (IJC/GLFC, 1990). Cela peut avoir un impact négatif sur le succès de reproduction de certaines espèces. Il est possible que les moules zébrées présentes sur les sites de fraie entrent en compétition avec les jeunes stades de poissons. Une étude réalisée à Peach Point dans le bassin ouest du lac Érié,

site de fraie du Doré jaune (espèce importante pour la pêche commerciale et sportive dans ce lac) a porté sur cette question (Vondracek et Pontius, 1990). Il ne semble pas que l'environnement chimique des sites de fraie (pH et oxygène dissous) soit affecté par la densité de moules zébrées. À plusieurs endroits, la percolation à travers le substrat des récifs de fraie serait suffisante pour assurer la survie des oeufs de poissons malgré la présence des moules (Vondracek et Pontius, 1990). De plus, une autre étude conclut que la colonisation des récifs par les moules zébrées ne semble pas avoir eu d'impacts négatifs sur le succès de reproduction du Doré jaune dans le bassin ouest du lac Érié en 1990; leur présence pourrait même s'avérer favorable en fournissant plus de crevasses, donc plus d'endroits protégés (Leach, sous presse). Par contre, d'autres chercheurs ont étudié le Bar-perche dans le bassin ouest du lac Érié et affirment que les jeunes poissons de l'année perdent leur principale source de nourriture à cause de l'abondance des moules zébrées (Graham *et al.*, 1991). Dans la documentation européenne, il n'y a pas d'évidence d'impacts négatifs de *Dreissena polymorpha* sur les populations de poissons.

## 2.8 Prédateurs

Les moules zébrées ont une valeur nutritive élevée qui varie avec les saisons (Walz, 1978). Les larves de *Dreissena polymorpha* sont consommées par les crustacés zooplanctoniques et par les larves de poissons (Zhdanova et Gusynskaya, 1986).

Les canards plongeurs sont connus en Europe comme étant le principal prédateur des moules zébrées adultes. En Amérique du Nord, trois espèces de morillons dont le Morillon à dos blanc (espèce protégée) et le Canard kakawi (visiteur rare) ont été identifiés comme étant des prédateurs potentiels de la moule. Trois espèces de macreuses, trois espèces de garrots et l'eider sont d'autres canards molluscovores.

Depuis l'arrivée des moules zébrées dans les Grands Lacs, les patrons de migration de certains canards plongeurs ont changé (voir tableau 9). On a noté une augmentation de canards plongeurs le long de la côte nord du lac Érié à l'automne. Le même phénomène s'observe au lac Saint-Clair : les patrons de distribution des espèces de canards varient. Les canards passent plus de temps sur le côté sud, les moules zébrées étant plus abondantes que sur le côté nord (Nalepa, 1990). De plus, les oiseaux



**Tableau 9**      **Nombre moyen de morillons présents à Pointe Pelée, lac Érié, pendant l'automne, de 1985 à 1990**

Année	Nombre
1985	20
1986	20
1987	20
1988	700
1989	13 500
1990	17 500

Source : Ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario, 1991.

semblent y demeurer plus longtemps que d'habitude (Ministère Ontarien des Ressources Naturelles, 1991).

Les moules zébrées, larves et adultes, font partie du régime alimentaire d'une espèce de Carpe d'Europe (*Rutilus rutilus*). Ce poisson sélectionne ses proies en fonction de sa propre longueur. La taille moyenne des moules ingérées (4,2 à 25,4 mm) augmente avec la taille du poisson (Prejs *et al.*, 1990). Cependant les individus de taille inférieure à 160 mm ne consomment pas de moules zébrées, alors que le régime alimentaire de ceux de 230 mm et plus est constitué à 95 p. 100 et plus de ces moules (Prejs *et al.*, 1990).

Des moules zébrées, larves et adultes, ont également été retrouvées dans l'estomac d'autres poissons (Malachigan (*Aplodinotus grunniens*), Perchaude (*Perca flavescens*)). Des recherches se poursuivent afin de savoir quel est l'effet de la pression de broutage sur les moules (Snyder, 1990). Toutefois, l'importance de la prédation sur

de broutage sur les moules (Snyder, 1990). Toutefois, l'importance de la prédation sur la mortalité des moules zébrées est difficile à évaluer. En général, dans les lacs européens, la prédation par les poissons ne limite pas les densités de moules zébrées (Lewis, 1990). De plus, la prédation ne permet pas de contrôler le nombre de moules dans les conduites des prises d'eau et des émissaires des municipalités et des industries.

D'autres organismes pourraient être des prédateurs éventuels : l'Écrevisse, la Carpe (*Cyprinus carpio*), la Barbue de rivière (*Ictalurus punctatus*), les cyprins (Cyprinidae) et le Rat musqué (McMahon, 1990). Les moules zébrées ne sont pas propres à la consommation humaine; elles dégagent une très mauvaise odeur à la cuisson et ont un goût exécrable (Lewis, 1990).

## 2.9 Parasites et toxines

En général, les mollusques d'eau douce sont d'importants vecteurs de parasites, surtout de trématodes (O'Neill et MacNeill, 1989). Il n'a pas été mis en évidence jusqu'à maintenant que les parasites affectent les populations de *Dreissena polymorpha* (Ramcharan *et al.*, sous presse; Padilla *et al.*, 1991). Selon certains auteurs, les moules zébrées ne sont pas un vecteur habituel de parasites. Certaines moules accueillent des trématodes, des protozoaires et plus rarement des nématodes, mais ce n'est généralement pas le cas dans la population de moules zébrées (Stanczykowska, 1977). Selon d'autres auteurs, les moules zébrées sont les hôtes intermédiaires de parasites qui infectent certains oiseaux et poissons (Snyder, 1990), et de protozoaires tels que *Sphenophyra dreissenae* (Ciliata, Holotricha, Thigmotrichida) (Dobrzanska, 1958).

D'autres phénomènes peuvent causer des problèmes de santé. Les mollusques peuvent fabriquer des substances toxiques en se nourrissant dans des eaux polluées (Lewis, 1990). Les moules concentrent les toxines de l'eau et peuvent éventuellement les transmettre à l'homme par l'intermédiaire des poissons. Il sera intéressant de voir quel sera le rôle de *Dreissena polymorpha* dans la bio-accumulation des substances toxiques.

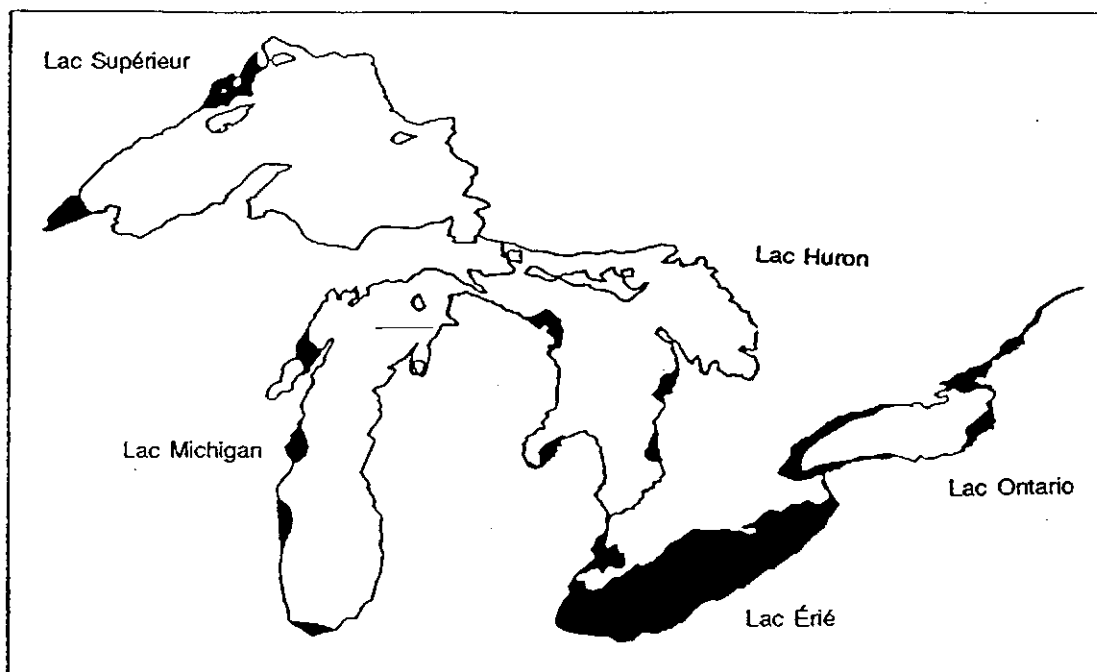
## **2.10 Distribution en Amérique du Nord**

**2.10.1 Mécanismes de dispersion.** - La dispersion si rapide de l'espèce est due à sa stratégie de reproduction. L'infestation est favorisée à la fois par le stade larvaire planctonique véligère et par la présence de filaments bissaux (Kovalak *et al.*, 1990). Les larves sont dispersées par le courant.

Les moules adultes peuvent également être dispersées par les bateaux de plaisance, en flottant tout simplement sur un morceau de bois à la dérive, et éventuellement par d'autres organismes.

**2.10.2 Répartition spatiale.** - La moule zébrée est une espèce d'eau douce et estuarienne des régions tempérées (Snyder, 1990; Griffiths *et al.*, 1989). Habituellement, on ne les trouve pas en eaux salées. Les moules zébrées sont souvent retrouvées dans les zones littorales et sublittorales. En Europe, on les retrouve autant dans les eaux courantes que dans les eaux calmes et surtout dans les cours d'eau de plus de 30 m de largeur (Strayer, 1991).

C'est en juin 1988 que l'on a détecté des moules zébrées dans le lac Saint-Clair. À la fin de 1988, les véligères ont dû être exportées car des moules juvéniles ont été détectées dans les bassins central et ouest du lac Érié (Hebert *et al.*, 1989). En juillet 1989, on a noté la présence de moules zébrées près de l'île Pelée, dans la Baie de Rondeau, dans la baie de Longue Pointe à Nanticoke (lac Érié). Leur introduction dans le lac Saint-Clair a été une porte d'entrée aux Grands Lacs (voir figure 6). En 1990, on mentionnait leur présence dans le lac Supérieur, près de la rivière Saint-Louis dans le port de Duluth, et dans le lac Huron (partie sud). Elles ont également atteint le lac Michigan, près de Green Bay au Wisconsin, le bassin ouest du lac Ontario, en 1990, près des chutes du Niagara, la rivière Niagara, la rivière Détroit, le canal Welland et le fleuve Saint-Laurent, à Prescott, à Massena et à Cornwall (McMahon et Tsou, 1990; Kerr *et al.*, 1991). La présence des moules a été signalée partout et régulièrement à la conférence du lac Ontario (Kerr *et al.*, 1991). Martin *et al.* (1991) précisent que la colonisation des cinq Grands Lacs est maintenant chose faite. Leur présence a également été signalée dans des lacs situés à l'intérieur des terres dans différents États (Ohio, Pennsylvanie et



Source: Ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario, 1991.

**Figure 6**      **Populations de *Dreissena polymorpha* établies dans les Grands Lacs en décembre 1990**

New-York) (Griffiths, 1990). La dispersion sur le continent américain est inévitable (Kovalak *et al.*, 1990). Tout indique que la présence des moules zébrées sera permanente et perturbatrice (IJC/GLFC, 1990). On prévoit que les moules zébrées deviendront une espèce dominante du benthos de l'ensemble des Grands Lacs inférieurs (Hebert *et al.*, 1989).

En 1990, les moules zébrées ont été dénombrées sur des bouées de navigation illuminées du fleuve Saint-Laurent entre Melocheville et Baie Saint-Paul (Mongeau et Jacquaz, 1991). L'échantillonnage a eu lieu sur environ 30 p.100 des bouées retirées du chenal de navigation par la Garde côtière canadienne et entreposées à Sorel ou à Québec pour l'hiver. Au total, 174 bouées ont été examinées. Des moules ont été retrouvées sur des bouées placées entre Beauharnois et l'extrémité est de l'île d'Orléans. L'abondance est faible et rare (moins de 10 moules bouée<sup>-1</sup>) sur le territoire échantillonné, sauf pour deux zones : une dans le port de Montréal (plus de 100 moules

bouée<sup>-1</sup>) et une autre légèrement en aval du port de Québec, dans le chenal des Grands Voiliers (Mongeau et Jacquaz, 1991).

McMahon et Tsou (1990) ont fait des prévisions de la répartition de la moule zébrée en Amérique du Nord basées sur la biologie thermique sans tenir compte des autres facteurs limitants (voir figure 7). Ils mentionnent que la dispersion se fera par les routes communiquant avec les Grands Lacs, aussi bien aux États-Unis qu'au Canada. Une température de l'eau de 26 à 27 °C prévient le développement des véligères et leur fixation. Une exposition de 5 heures à 32,5 °C s'avère létale. McMahon et Tsou (1990) prévoient une répartition partout où la température de l'eau n'est pas inférieure à 14 °C et supérieure à 27 °C pendant la période de fraie. *Dreissena polymorpha* ne devrait pas s'étendre dans le sud et le sud-ouest des États-Unis, la température de l'eau atteignant 28 à 32 °C pendant l'été. Mais comme l'espèce tolère une température de 0 °C, elle s'étendra dans tout le nord Américain et dans le sud du Canada.

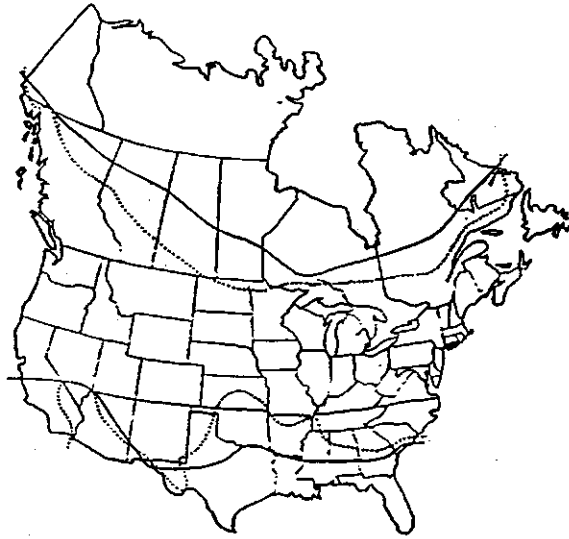


Source: McMahon et Tsou, 1991.

**Figure 7**      *Prévisions de la distribution géographique de Dreissena polymorpha en Amérique du Nord*

Strayer (1991) a également fait des prévisions à partir d'un modèle prédictif dans lequel il a tenu compte des facteurs environnementaux pouvant affecter la croissance et la distribution de *Dreissena polymorpha*, telle une variation de la température de l'eau, une faible teneur en calcium, ou la faible ou forte productivité d'un lac (voir figure 8). Ces facteurs environnementaux sont connus pour influencer la survie de *Dreissena polymorpha* (Morton, 1969; Walz, 1978; Sprung, 1987). La température de l'eau limite également la durée de la saison de croissance des moules zébrées : l'eau doit avoir 12 °C et plus pour que les larves puissent se développer. De plus, Morton (1969) relate que les adultes ne grandissent pas lorsque la température de l'eau est inférieure à 10 °C. De même, une température trop élevée nuit à cette espèce. Walz (1978) a démontré que les coûts respiratoires peuvent dépasser les taux d'assimilation à des températures élevées. Il faut une concentration minimum de 1 meq de calcium l<sup>-1</sup> ou 10 ppm pour le développement des oeufs, faute de quoi ils ne sont pas viables. Le milieu doit être assez productif pour satisfaire les besoins alimentaires de *Dreissena polymorpha*. Il est possible que dans les lacs eutrophes et hypereutrophes, les périodes hivernales d'anoxie tuent les moules (Strayer, 1991). La moule zébrée a rarement été retrouvée dans un lac hypereutrophe, en Pologne (Stanczykowska *et al.*, 1983).

En Amérique du Nord, la dureté totale de l'eau des lacs est plus basse que dans les lacs d'Europe. Tout laisse penser que dans plusieurs régions de l'Amérique du Nord, l'eau sera trop douce pour que *Dreissena polymorpha* puisse proliférer. Les régions pauvres en calcium sont le bouclier canadien, la Nouvelle Angleterre, les Adirondacks, et le nord-ouest du pacifique (Strayer, 1991). Les résultats des prévisions de Strayer sont assez similaires à celles de McMahon et Tsou; les limites nord et sud varient (voir figures 7 et 8).



Source: Strayer, 1991.

**Figure 8** *Prévisions de la distribution géographique de Dreissena polymorpha en Amérique du Nord selon le modèle de Strayer (trait plein: valeur maximale, trait pointillé: valeur minimale)*

Plusieurs problèmes ont été constatés depuis l'arrivée des moules zébrées : encrassement des conduites des prises d'eau et des émissaires des municipalités et des industries; perturbation dans la chaîne alimentaire; transmission de parasites; nuisances à différentes activités récréatives. Elles s'implantent facilement dans les conduites d'eau car on y retrouve des conditions favorables telles un courant continu suffisamment oxygéné, de la nourriture en suspension, de même que la présence réduite de prédateurs (McMahon et Tsou, 1990). Les moules zébrées peuvent diminuer le diamètre des tuyaux jusqu'à 50 p.100 ou entraver le passage de l'eau dans la tuyauterie (Griffiths *et al.*, 1989; IJC/GLFC, 1990). Les moules s'installent préférentiellement dans les tuyaux de 0,3 m de diamètre environ. L'encrassement des tuyaux de l'usine de filtration de la région sud-est de la ville de Michigan (lac Érié), a réduit de 45 p.100 le diamètre de la conduite d'eau.

Les moules mortes dans les tuyaux dégagent une forte odeur et donnent un mauvais goût à l'eau (Griffiths *et al.*, 1989). Leur décomposition génère de grandes quantités de sulfure d'hydrogène ( $H_2S$ ). Les moules vivantes forment des couches d'une épaisseur moyenne de 5 à 8 cm (maximum de 30 cm) sur certains éléments connexes aux conduites d'eau. Les colonies de moules sont responsables à 60 p.100 du blocage du condensateur de la centrale hydro-électrique Monroe. Il est possible de réduire l'encrassement de la tuyauterie de 10 à 20 p.100 en ajustant le courant dans le condensateur à  $2,5 \text{ m s}^{-1}$  (Kovalak *et al.*, 1990). Les moules se logent habituellement dans les coudes ou dans les endroits sinueux du système (Kovalak *et al.*, 1990). En Amérique du Nord, différentes stations d'approvisionnement en eau potable du sud-ouest de l'Ontario ont été touchées par l'encrassement des conduites par les moules zébrées, à savoir l'usine Union et les stations des municipalités de Tilbury (Auger, 1990), West Lorne, Toledo (baisse de 28 p. 100) et Sandusy (baisse de 20 p. 100) (Gubanich *et al.*, 1991).

L'industrie nautique est également touchée puisque les moules obstruent l'entrée d'eau de refroidissement des moteurs, ce qui provoque la surchauffe des moteurs. Il est donc conseillé de faire des inspections régulières (Snyder, 1990). Sur les



moteurs. Il est donc conseillé de faire des inspections régulières (Snyder, 1990). Sur les plages, on se retrouve également avec un problème de souillure : la grande quantité de coquilles coupantes sont dangereuses pour les baigneurs. L'envahissement des plages par les coquillages varie avec les périodes successives de grande activité des vagues (Snyder, 1990).

On prévoit que les moules zébrées coûteront entre 4 et 5 milliards de dollars au Canada et aux États-Unis au cours des dix prochaines années en raison des pertes occasionnées aux pêcheries et de l'encrassement des systèmes d'eau (IJC/GLFC, 1990).

La moule zébrée est trop petite et a trop mauvais goût pour être commercialisée, mais elle procure tout de même certains bénéfices. L'action filtrante des moules augmente la transparence de l'eau. Ainsi, la transparence du bassin ouest du lac Érié a doublé depuis l'introduction de la moule zébrée dans ses eaux (Nalepa, 1990). Hebert *et al.* (1991) n'ont cependant pas noté de variation de la turbidité de l'eau en fonction de la présence des moules zébrées. Toutefois, Leach (sous presse) a mesuré la concentration en chlorophylle *a* et a noté une diminution de 43 p.100 dans le bassin ouest et de 27 p.100 dans le bassin central du lac Érié entre 1988 et 1989. La mesure prise avec le disque de secchi a démontré une augmentation de la transparence de l'eau de 85 p.100 dans le bassin ouest et de 52 p.100 dans le bassin central pour les mêmes années. Aucune variation significative de la chlorophylle *a* et de la transparence de l'eau n'a été observée entre 1989 et 1990. Étant donné le fort taux de filtration des moules zébrées, il a été suggéré de les utiliser pour la restauration des lacs eutrophes (Reeders *et al.*, 1989). En Europe, il a été démontré que la population de *Dreissena polymorpha* peut jouer un rôle important dans l'auto-épuration d'un lac (Lvova-Katchonova, 1971). On a suggéré son utilisation dans les programmes de biomanipulation (Richter, 1986; Reeders *et al.*, 1989).

Les moules zébrées pourraient aussi servir de bio-indicateur pour contrôler la qualité du milieu aquatique, en observant le mouvement de valve (Kramer *et al.*, 1988). Cette méthode est basée sur le fait que la plupart des moules ouvrent leur coquille pour respirer et se nourrir. On a observé que les moules ferment leur coquille lorsqu'elles sont exposées à un agent stressant. La concentration de polluants dans les mollusques sert également d'indicateur du niveau de pollution du milieu (Kramer *et al.*, 1988).

Le rôle de *Dreissena polymorpha* dans le cycle minéral du phosphore peut être substantiel dans les lacs mésotrophes et eutrophes (Stanczykowska, 1984). Le phosphore déposé est adsorbé par les sédiments. La désorption naturelle des sédiments est continuellement contrecarrée par l'action pompante de la population des moules. Le

phosphore n'est pas enlevé du système par *Dreissena polymorpha* mais une réduction du phosphore en phase aqueuse est observée (Reeders et Bij de Vaate, 1990).

Afin de limiter l'envahissement de nos eaux par la moule zébrée, il faut éviter de transférer l'eau ou les organismes des eaux contaminées (Saint-Laurent/Grands Lacs) à d'autres endroits susceptibles d'être colonisés, par exemple les autres lacs, les réseaux municipaux, les toilettes, les éviers et les réseaux sanitaires.

Pour éviter l'introduction d'eau contaminée, il existe différentes alternatives, par exemple l'échange des eaux de ballast en haute mer (directives de la Garde côtière) ou la désinfection chimique de ces eaux. Par contre, cet échange d'eau en mer pourrait avoir des répercussions négatives si le délestage était effectué dans les eaux salées du Golfe du Saint-Laurent ou de l'estuaire maritime, l'introduction d'espèces exotiques d'Europe est à craindre. On peut aussi, à court terme, bannir ou sceller les entrées des réservoirs ou, à long terme, équiper les bateaux de réservoirs chauffants, les peindre avec un biocide, utiliser des désinfectants chimiques, de l'ozone, la désoxygénation, utiliser des ultrasons, l'électricité ou des micro-ondes, varier rapidement la pression ou utiliser des filtres, des écrans ou des tamis.

À la centrale hydro-électrique Monroe, on a enlevé les moules avec une pression de 3000 PSI ou de 250 lbs<sup>-1</sup> pouces<sup>2</sup> d'air en plongée sous-marine (on peut également utiliser de la vapeur nettoiyante). Le coût, pour 8 jours de travail, est évalué à 25 000 \$ (Kovalak *et al.*, 1990).

Il n'existe aucun molluscicide aux États-Unis pour les moules zébrées mais certains sont à l'étude : Clam-trol (Memphis, TN), Bulab 6009, Bay luscide (Bayer Co.), l'hypochlorite, le chlore gazeux (Griffiths *et al.*, 1989) ainsi que l'ammonium poly-quaternaire (Giltner et Baumann, 1990). Snyder *et al.* (1990) ont démontré qu'une peinture contenant du cuivre et du TBT (tributylin) pouvait repousser les moules pendant neuf semaines. Les différents produits chimiques prouvés efficaces contre les moules zébrées sont le chlore, le sulfate de cuivre, l'acide cyanhydrique et le nitrate de potassium. Une étude comparative entre différentes substances chimiques montre une efficacité de 99 p.100 pour le chlore, 95,5 p.100 pour le peroxyde et entre 50 et 100 p.100 pour l'ozone (Van Benschoten *et al.*, 1990). Fisher (1990) tente de mettre au

point une substance chimique qui inhiberait la sécrétion de ces protéines tout en étant sécuritaire pour l'environnement. Baier (1990) tente d'empêcher la fixation des adultes au moyen d'une fine structure de polymères que l'on pourrait placer sur les endroits à protéger et d'une illumination avec des lampes ultra-violet.

On peut également procéder à un nettoyage manuel. Une forte pression ou un grand courant dans un système d'eau a un effet inhibiteur sur la présence des moules. Il est possible que la température élevée dans une centrale puisse tuer les moules (Kovalak *et al.*, 1990). Un nettoyage hebdomadaire, un lavage à l'eau chaude à contre-courant, de même que l'utilisation de filtres peuvent éviter l'infestation (Hydro-Ontario, 1990).

Les méthodes biologiques de contrôle sont peu développées. Évidemment, la prédation peut jouer un certain rôle dans la stabilisation des populations de moules zébrées dans nos plans d'eau. Des chercheurs tentent de découvrir des parasites pouvant limiter la densité de l'espèce (Molloy, 1990). Certains chercheurs tentent de développer des méthodes de contrôle spécifiques pour les adultes, par exemple en intervenant tôt dans le cycle de vie de la moules zébrée, en période de fraie (Ram et Nichols, 1990). Ils tentent de découvrir le facteur qui déclenche la fraie afin de pouvoir perturber cette étape soit en induisant la fraie à un moment inopportun ou en l'inhibant. Lee et Lemma (1990) ont démontré que *Phytolacca dodecandra* (fruit d'un arbre fruitier africain) contient une composante molluscicide, la lemmatoxine, létale en concentration de 10 à 20 ppm pour les moules zébrées aussi bien que pour les escargots.

Les moules zébrées pourraient grandement affecter les ressources et les usages du fleuve Saint-Laurent et finalement tous les plans d'eau du Québec. Un lac favorable à l'établissement de *Dreissena polymorpha* a une superficie d'au moins 30 hectares, une profondeur moyenne de 3 m et plus, une eau d'une dureté située entre 1 et 2 meq de calcium par l<sup>1</sup>, un niveau de productivité primaire moyen et une transparence d'au moins 2 m (Strayer, 1991). Les conditions de courant, de température et de salinité sont également importantes. Les moules zébrées se développent bien dans des courants de 0,15 à 1,5 m s<sup>-1</sup> mais évitent les endroits où la vitesse du courant est supérieure à 2,5 m s<sup>-1</sup> ou l'eau stagnante. En ce qui concerne la température, la moule zébrée peut supporter une plage allant entre 0 °C et 32,5 °C. Il faut toutefois que la température s'élève jusqu'à 12 °C pendant l'année pour qu'elle puisse se reproduire. *Dreissena polymorpha* est une espèce d'eau douce; aucune étude ne permet cependant de connaître la salinité limite à laquelle la moule peut survivre. Finalement, la présence de substrats durs est une condition pour que l'espèce puisse s'installer.

Le fleuve Saint-Laurent semble offrir certaines de ces caractéristiques. Ce cours d'eau présente de vastes étendues, surtout dans les zones lacustres telles que les lacs Saint-François, Saint-Louis et Saint-Pierre. De plus, la profondeur moyenne du fleuve dépasse 3 m. Désilets et Langlois (1989) ont réalisé une étude sur la variabilité spatiale et saisonnière de la qualité de l'eau du fleuve Saint-Laurent. Le réseau de surveillance comportait environ 45 stations situées entre Cornwall et l'île d'Orléans. L'échantillonnage a été effectué en 1983-1984. La température de l'eau variait de 0 °C, à certaines stations pendant l'hiver, à 25 °C (mesurée à l'embouchure de la rivière Saint-Régis face à Cornwall) à la fin de juillet. Tel que mentionné, les moules zébrées peuvent résister à une température de 0 °C et leur développement est optimal entre 20 °C et 25 °C. La concentration de calcium peut, dans certaines régions, s'avérer un facteur limitant pour la dispersion et la prolifération des moules zébrées dans le fleuve Saint-Laurent puisqu'elle varie de 0,2 à 2 meq l<sup>1</sup>. La valeur minimale a été mesurée en aval de l'embouchure de la rivière Saint-Maurice (Désilets et Langlois, 1989). Nous croyons que

ce facteur pourrait limiter la présence et la prolifération des moules dans cette région. La vitesse du courant dans le fleuve n'est pas assez rapide pour empêcher la fixation des moules zébrées, rares étant les zones où les courants dépassent 5 noeuds ( $2,8 \text{ m s}^{-1}$ ). C'est cependant le cas pour le secteur entre Lotbinière et Deschambault, et le secteur entre Cap Rouge et la pointe sud de l'île d'Orléans à marée descendante. Pourtant, les études réalisées jusqu'à maintenant sur les bouées de navigation ont permis de constater que les moules peuvent survivre aux courants mesurés à ces endroits. Mentionnons ici que les valeurs mesurées représentent la vitesse du courant dans le chenal de navigation; il est possible qu'à proximité des terres les courants soient moins forts, d'où la possibilité pour les post-véligères de se fixer à ces endroits.

Selon nous, les facteurs pouvant limiter la dispersion et la surpopulation des moules zébrées dans le fleuve Saint-Laurent sont le manque de substrats durs naturels et la salinité croissante en aval de l'île d'Orléans (Mongeau et Jacquaz, 1991). Une étude incluant la caractérisation des fonds relate que «le lit du chenal maritime, de Cornwall à l'île d'Orléans, se caractérise de façon générale par la présence de roc, de graviers, d'argiles consolidées et de sables» (Frenette *et al.*, 1989). Les moules zébrées ne se fixeront pas dans les argiles consolidées ou les sables à moins d'y trouver un substrat dur indépendant du fond, tel que d'autres organismes (p. ex., moules unionides) ou des substrats artificiels.

De Cornwall au lac Saint-François, les fonds sont principalement composés de graviers et de sable et font place graduellement aux limons et aux argiles en se dirigeant vers la sortie du lac Saint-François. Dans le lac Saint-Louis, les fonds sont de composition variable. De la sortie du canal de Beauharnois jusqu'aux rapides de Lachine, ils sont assez grossiers (graviers, argiles consolidées, affleurements rocheux), tandis que sur les bords, ils ont une granulométrie plus fine (Frenette *et al.*, 1989). Le bassin de La Prairie présente des fonds rocheux ou de graviers sur lesquels repose une faible couche de sédiments fins retenus par la végétation. Cette partie du fleuve pourrait donc s'avérer propice à la colonisation par les moules zébrées puisque ce bassin est très large et peu profond. Dans le tronçon Lachine/Varenes, les fonds sont majoritairement constitués de gravier ou de roc. Entre Varenes et Lanoraie, du côté sud, les fonds sont constitués

d'argile compacte tandis que du côté nord, le lit est beaucoup plus sablonneux. Entre Lanoraie et Sorel, la profondeur du fleuve est supérieure à 10 m, les fonds sont constitués de sables et de graviers, et la granulométrie des matériaux semble augmenter avec la profondeur (Frenette *et al.*, 1989). Les moules zébrées ne devraient pas coloniser ce secteur à cause de sa profondeur. Cependant, certaines données récentes provenant des Grands Lacs indiquent que les populations de moules y colonisent des profondeurs plus grandes qu'en Europe. Dans la région des îles de Sorel les fonds sont en général composés de sédiments fins (limon). Le lac Saint-Pierre est un secteur sablonneux, donc moins propice à la colonisation par les moules zébrées. Entre Trois-Rivières et Portneuf, on retrouve majoritairement des graviers sauf par endroits où le chenal de navigation atteint la couche argileuse. La profondeur naturelle du fleuve augmente en aval de Portneuf sauf dans la région de Donnacona où elle est tout de même supérieure à 12 m. Les matériaux de fond du chenal sont formés de sables et de graviers et même d'affleurements rocheux, tandis que les battures sont principalement constituées d'argile consolidée. Entre Québec et Montmagny, région du moyen estuaire, les fonds se composent surtout de sables et de graviers.

En conclusion, les moules peuvent coloniser tout substrat dur et c'est ce qui leur permettra de s'établir dans le fleuve. Dans certaines parties du fleuve, on trouve des fonds rocheux ou de graviers, parfois à une profondeur colonisable par les moules zébrées. Même en l'absence de tels fonds, la présence des moules zébrées est possible s'il s'y trouve d'autres mollusques. Dans le fleuve Saint-Laurent, l'envahissement par les moules zébrées ne devrait pas être aussi dévastateur que dans les Grands Lacs vu la nature des fonds et que la majorité des zones rocheuses ou de graviers sont peu accessibles pour les moules zébrées étant donné leur profondeur. Cependant, aucune étude sur la distribution des moules en écosystème fluvial ne vient confirmer ces hypothèses. De plus, trop peu d'études ont été réalisées jusqu'ici sur la colonisation des macrophytes par les moules pour qu'on puisse se faire une idée plus juste des perspectives pour le Saint-Laurent. Cela ne veut pas nécessairement dire que le fleuve ne subira pas par endroits les effets de la prolifération des moules. De plus, les conduites



de prise d'eau et des émissaires des municipalités et des industries sont parfois les seuls substrats propices aux moules.

## RÉFÉRENCES

- Ali, R.M., 1970. «The Influence of Suspension Density and Temperature on the Filtration Rate of *Hiatella arctica*». *Mar. Biol.*, 6: 291-302.
- Allen, J.A., 1962. «Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves using *Phaeodactylum* labelled with P<sup>32</sup>». *Journal of the marine biological Association of the U.K.*, 42: 609-623.
- Auger, M., 1990. «Problems during 1990 at water treatment plants in southwestern ontario, and possible solutions». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Baier, R.E., 1990. «Control of bioadhesion by the zebra mussel». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Ballantine, D. et J.E. Morton, 1956. «Filtering, feeding and digestion in the lamel libbranch *Lasaea rubra*». *Journal of the marine biological Association of the U.K.*, 35: 241-274.
- Bayne, B.L. et J. Widdows, 1978. «The Physiological Ecology of Two Populations of *Mytilus edulis* L.». *Oecologia*, 37: 137-162.
- Birger, T.I., A.Ya. Malareveskaja, V.V. Sherstyuk et S.L. Gusynskaya, 1979. «Resistance of zooplankton organisms to the effect of blue-green algae metabolites». *Gidrobiol. Zh.*, 15(4): 96-101.
- Boryslawskj, M., A.C. Garrod, J.T. Pearson et D. Woodhead, 1985. «Processes Involved in the Uptake and Elimination of Organic Micropollutants in Bivalve Molluscs». *Mar. Environ. Res.*, 17: 310.
- Chambers, P.A. et J. Kalff, 1985. «Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to Secchi depth». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 701-709.
- Clarke, K.B., 1952. «The infestation of waterworks by *Dreissena polymorpha*, a fresh water mussel». *Journal of the Institution of Water Engineers*, 6: 370-379.
- Coughlan, J. et A.D. Ansell, 1964. «A direct method for determining the pumping rate of siphonate bivalves». *Journal du Conseil permanent international pour l'exploration de la Mer*, 29: 205-213.

- Czeczuga, B., 1978. «Carotenoid content in some animals of the Baltic Sea benthos». *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol.*, 26(6): 383-388.
- Dale, H.M., 1986. «Temperature and light: the determining factors in maximum depth distribution of aquatic macrophytes in Ontario, Canada». *Hydrobiol.*, 133: 73-77.
- Dermott, R., J. Leslie, J. Fitzsimmons et V. Cairns, 1990. «Impact of *Dreissena polymorpha* potential in lakes St-Clair and Erie». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Désilets, L. et C. Langlois, 1989. *Variabilité spatiale et saisonnière de la qualité de l'eau du fleuve Saint-Laurent*. Environnement Canada, Centre Saint-Laurent. Direction des eaux intérieures, Conservation et Protection, Région du Québec.
- Dobrzanska, J., 1958. «*Sphenophrya dreissenae* sp. n. (Ciliata, Holotricha, Thigmotrichida) Living on the Gill Epithelium of *Dreissena polymorpha* Pall». 1754. *Parasitology*, 4(4): 173-178.
- Fisher, S.W., 1990. «Effectiveness of molluscicides, antiattachment and antibiofouling agents against the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: results of laboratory and field studies». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Fisher, S.W., D.C. Gossiaux, K.A. Bruner et P.F. Landrum (sous-presse). *Preliminary Investigations of the Toxicokinetics of Hydrophobic contaminants in the Zebra Mussel, Dreissena polymorpha* Pallas. 58 p.
- Fraleigh, P.C., P.L. Klerks et R.C. Stevenson, 1990. «Temporal changes in zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pall.) veliger densities and veliger settling rates in western lake Erie near Maunee bay». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Frenette, M., C. Barbeau et J.-Ls Verrette, 1989. *Aspects quantitatifs, dynamiques et qualitatifs des sédiments du Saint-Laurent*. Rapport présenté à Environnement Canada et au Gouvernement du Québec dans le cadre du projet de mise en valeur du Saint-Laurent.
- Garton, D.W. et W.R. Haag, 1990. «Seasonal patterns of reproduction and larval abundance of *Dreissena* in western lake Erie: what a difference a year makes». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.

- Garton, D.W. et A.M. Stoeckmann, 1990. «Temperature-dependent metabolism of zebra mussels: seasonal and short-term acclimation experiments». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Giltner, J.H. et P.C. Baumann, 1990. «The acute and chronic effects of a poly quaternary ammonium molluscicide poly[oxyethylene (dimethyliminio)-(dimethyliminio) ethylene dichloride] on *Pimephales promelas* and *Ceriodaphnia dubia*». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Graham, D.M., W.G. Sprules et S.J. Nepszy, 1991. *Effects of zebra mussels (Dreissena polymorpha) on diets and growth of juvenile perch in lake Erie*. American Society of Limnology and Oceanography. Summer meeting 10-13 june, 1991.
- Griffiths, R.W., W.P. Kovalak and D.W. Schloesser, 1989. *The zebra mussel, Dreissena polymorpha (Pallas 1771), in North America: impact on raw water users*. 16 p.
- Griffiths, R.W., 1989. «Introduction of zebra mussels into the Great Lakes: thruth and consequences. Water Resources Assesment Unit, Southwestern Region». , Ministry of the Environment. *Monthly News Letter #45*, Février 1989.
- Griffiths, R.W., 1990. «Spatial distribution and dispersal mechanisms of zebra mussels in the Great Lakes basin». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Grishanin, A.K., 1987. «The Karyotype of *Dreissena polymorpha* Pall. Bivalvia Mollusca». *Tsitologiya.*, 29(12): 1405-1407.
- Gubanich, G., J. Ciaccia et W. Mucci, 1991. *Zebra Mussel Veliger Study at Kirtland Intake System*. Cleveland Division of Water. Rapport préparé pour Cleveland division of water. 20 p.
- Haag, W.R., D.J. Berg et D.W. Garton, 1990. «*Dreissena polymorpha* colonies encrusting native unionid bivalves produce species-specific and sex-specific effects». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Haag, W.R. et D.W. Garton (sous-presse). «Synchronous spawning in a recently established population of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in western Lake Erie». *U.S.A. Hydrobiologia*, 19 p.

- Hamburger, K., P.C. Dall et P.M. Jonasson, 1990. «The role of *Dreissena polymorpha* Pallas (mollusca) in the energy budget of Lake Esrom, Denmark». *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 621-625.
- Hebert, P.D.N., B.W. Muncaster et G.L. Mackie, 1989. «Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1587-1591.
- Hebert, P.D.N., C.C. Wilson, M.H. Murdoch et R. Lazar, 1991. «Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha*». *Can. J. Zool.*, 69:405-409.
- Hinz, W. et H.G. Scheil, 1972. «Zur Filtrationsleistung von *Dreissena*, *Sphaerium* und *Pisidium* (Eulamellibranchiata)». *Oecologia*, 11: 45-54.
- Holland Beeton, R.E., 1990. «Plankton diatoms in hatchery bay, western lake Eire, before and after the invasion of the zebra mussel». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Hopkins, G.J., 1990. *The zebra mussel, Dreissena polymorpha: a photographic guide to the identification of microscopic veligers*. Water Research Branch Environment Ontario. 15 p.
- Hughes, R.N., 1969. «A study of feeding in *Scrobicularia plana*». *Journal of the marine biological Association of the U.K.*, 49: 805-823.
- Hunter, R.D. et J.F. Bailey, 1990. «Colonization of soft substrata by zebra musels: role of and cost to native bivalves». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Hydro-Ontario, 1990. *Zebra Mussel Invasion of the Great Lakes and connecting waterways*. 1 p.
- International Joint Commission and the Great Lakes Fishery Commission, 1990. *Exotic species and the shipping industry: the Great Lakes-St-Lawrence ecosystem at risk*. A special report to the governments of the United States and Canada. 74 p.
- Israelson, D., 1990. «Mussel invasion a threat to drinking water, fish». *The Toronto Star*, 12 Mars 1990.

- Jorgensen, C.B., T. Kiorboe, F. Mohlenberg et H.U. Riisgard, 1984. «Ciliary and mucus net filter feeding with special reference to fluid mechanical characters». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15(3): 283-292.
- Kerr, S.J. et A. Schiavone, 1991. *1991 Annual Report of the St-Lawrence River Subcommittee to the Lake Ontario Committee and the Great Lakes Fishery Commission*. Section 2, 4 p.
- Kluytmans, J.H. et D.I. Zandee, 1983. «Comparative study of the formation and excretion of anaerobic fermentation products in bivalves and gastropods. Comp.». *Biochem. Physiol. G. Comp. Biochem.*, 75(4): 729-732.
- Komenantov, A.Y., V.V. Khlebovich et N.V. Aladin, 1985. «Features of osmotic and ionic regulation in bivalve mollusks as they depend on environmental factors». *Ekologiya*, 5: 39-46.
- Kovalak, W.P., G.D. Longton et R.D. Smithee, 1990. *Infestation of Monroe Power Plant by the Zebra mussel (Dreissena polymorpha)*. Technical and Engineering Services Detroit Edison Company Detroit, Michigan. 3 p.
- Kramer, K.J.M., H.A. Jenner et D. de Zwart, 1988. «The valve movement response of mussels: a tool in biological monitoring». *Hydrobiologia*, 188/189: 433-443.
- Landrum, P.F., D.C. Gossiaux, S.W. Fisher et K.A. Bruner, 1990. «The role of zebra mussels in contaminant cycling in the Great Lakes». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Leach, J.H. (sous-presse). «Impacts of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, on water quality and spawning reefs in western lake Erie». Ontario Ministry of Natural Resources. *Zebra mussel book*, Editors Schloesser and Nalepa. 33 p.
- Lee, H.H. et A. Lemma, 1990. «Effects of lemmetoxin (endod) on zebra mussels». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Lewandowski, K., 1983. «Formation of annuli on shells of young *Dreissena polymorpha* - (Pallas)». *Pol.Arch.Hydrobiol.*, 30(4): 343-351.
- Lewandowski, K. et J. Ejsmony-Karabin, 1983. «Ecology of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes of different degrees of heating». *Polskie Archiwum Hydrobiologii.*, 30(2): 89-101.

- Lewis, D., 1990. «Zebra Mussels - a growing problem in the Great Lakes». *Environmental Science and Engineering*, March 1990. p. 30-31.
- Loosanoff, V.L., 1950. «Rate of water pumping and shell movements of oysters in relation to temperature». *Anatomical Record*, 108, Abstr. 229.
- Lowe, R.L., L. Reich et J. Sferra, 1990. «Algal herbivory by the zebra mussel: fate of algae in feces and pseudofeces». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference, december 5-7, 1990*. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Lvova-Katchonova, A.A., 1971. «The role of *Dreissena polymorpha* Pallas in the self purification process in Uchinski reservoir». Dans: *Kompleksnye issle dovanija vodoemov*, p. 196-203, Moscow, Izdat. Moskovskogo Univ.
- MacIsaac, H.J. et W.G. Sprules, 1990. «Direct suppression of lake Erie zooplankton by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*)». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference, december 5-7, 1990*. Ohio Sea Grant College Program - The Ohio State University. 29 p.
- Mackie, G.L., 1991. *Early biological and life history attributes of the zebra mussel, Dreissena polymorpha (BIVALVIA: DREISSENIDAE), and impacts on native bivalves in lake St-Clair*. Rapport de recherche, 32 p.
- Mackie, G.L., W.N. Gibbons, B.W. Muncaster et I.M. Gray, 1989. *The zebra mussel, Dreissena polymorpha: a synthesis of european experiences and a preview for North America*. Water Resources Branch, Ont. Min. of the Environment. 76 p.
- Martin, A.W., 1983. «Excretion, 5: 353-405». Dans K.M. Wilbur [éd.]. *The Mollusca*. Academic Press, New York et Londres.
- Martin, I.D., G.L. Mackie et M.A. Baker, 1991. *Acute Toxicity Tests and Pulsed-Dose Delayed Mortality at 12 and 22 °C with Sodium Hypochlorite, Hydrogen Peroxide, and a Polyquaternary Ammonium Compound for Control of the Biofouling Zebra Mussel*. Rapport de recherche, 29 p.
- McMahon, R.F., 1990. *The zebra mussel- U.S. utility implications*. Rapport préparé pour Electric Power Research Institute, 63 p.
- McMahon, R.F. et J.L. Tsou, 1990. *Impact of European Zebra Mussel infestation to the electric power industry*. Avant-tirage d'un travail présenté au Annual Meeting of the American Power Conference, Chicago, April 23-25.

- Mikheev, V.P. et Yu.I. Sorokin, 1966. «Quantitative studies of *Dreissena* feeding habits by the radio-carbon method». *Zhurnal obshchei biologii*, 27: 463-472.
- Ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario, 1990. *Zebra Mussel Informer*, n° 2, décembre 1990. 4 p.
- Ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario, 1991. *Space Invaders Reach Ontario*. Youth Fisheries Education Program, 16 p.
- Ministère des Richesses Naturelles, Ontario, Région du sud-ouest, 1991a. *Lake Erie Fisheries Report 1990*, 87 p.
- Molloy, D.P., 1990. «Biological control of zebra mussels: use of parasites and toxic microorganisms». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Mongeau, F. et B. Jacquaz, 1991. *Abondance et distribution des moules zébrées (Dreissena polymorpha) dans le fleuve Saint-Laurent*. Rapport préparé pour le Centre Saint-Laurent, Environnement Canada, 20 p.
- Morton, B.S., 1971. «Studies on the Biology of *Dreissena polymorpha* Pall. V. Some Aspects of Filter Feeding and the Effect of Micro-Organisms Upon the Rate of Filtration». *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 39: 289-301.
- Morton, B.S., 1970. «The evolution of the heteromyarian condition in the Dreissenacea (Bivalvia)». *Palaeontology*, Vol. 13, Part 4, 1970, p. 563-72.
- Morton, B.S., 1969. «Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pallas. 1. General anatomy and morphology». *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 38: 301-321.
- Morton, B.S., 1969. «Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* Pall. 4. Habits, Habitats, Distribution and Control». *Water treatment and examination*, 18(3): 233-240.
- Muncaster, B.W., P.D.N. Herbert et R. Lazar, 1990. «Biological and Physical Factors Affecting the Body Burden of Organic Contaminants in Freshwater Mussels». *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 19: 25-34.
- Nalepa, T.F., 1990. «The Zebra Mussel: A Recent Invader of North America». *Mariners Log Weather*, winter 1990, 34(1): 29-30.
- Nelson, T.C., 1936. «Water filtration by the oyster and a new hormone effect upon the rate of flow». *Proceedings of the Society for experimental Biology and Medicine*, 34: 189-190.



- NY Zebra mussel Information Clearinghouse, 1991. *Dreissena polymorpha* Information Review. Vol. 2, no. 1, January/February.
- Nichols, S.J., A.M. Bitterman et F. Ely, 1990. «Growth rates of *Dreissena polymorpha* in the St-Clair river and lakes St-Clair, Erie and Ontario from June to November 1990». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, December 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Nuttall, C.P., 1990. «Review of the Caenozoic Heterodont Bivalve Superfamily Dreissenacea». *Palaeontology*, vol. 33, Part 3, p. 707-737.
- O'Neill, C.R.Jr. et D.B. MacNeill, 1989. *Dreissena polymorpha: An unwelcome new Great Lakes invader*. Sea Grant cooperative extension New York State, Cornell University, 10 p.
- Padilla, D.K., S.I. Dodson et C.W. Ramcharan (sous-presse). *Exotic species invasions: Population dynamics and community consequences of the Zebra Mussel: Dreissena polymorpha*. University of Wisconsin, 37 p.
- Petrov, N.B., N.Yu. Ado., A.B. Poltarau et M.M. Raiter, 1977. »DNA characteristics of members of some groups of invertebrates». *Biol. Naulei. (Mosc.)*, 20(7): 24-29.
- Pirie, B.J.S. et S.G. George, 1979. «Ultrastructure of the heart and excretory system of *Mytilus edulis* (L.)». *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 59: 819-829.
- Prejs, A., K. Lewandowski et A. Stanczykowska-Piotrowska, 1990. «Size-selective predation by roach (*Rutilus rutilus*) on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): field studies». *Oecologia*, 83: 378-384.
- Ram, J.L. et S.J. Nichols, 1990. «Approaches to zebra control through intervention in reproduction». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, December 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Ramcharan, C.W., D.K. Padilla et S.I. Dodson, (sous-presse). «A Multivariate Model for Predicting Population Fluctuations of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in North American Lakes». Soumis pour publication dans le *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Reeders, H.H. et A. Bij de Vaate, 1990. «Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management». *Hydrobiologia*, 200/201: 437-450.

- Reeders, H.H., A. Bij de Vaate et F.J. Slim, 1989. «The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management». *Freshwater Biology*, 22(1): 133-141.
- Renberg, L., M. Tarkpea et G. Sundstrum, 1986. «The Use of the Bivalve *Mytilus edulis* as a Test Organism for Bioconcentration Studies. II. The Bioconcentration of Two <sup>14</sup>C-labeled Chlorinated Paraffins». *Ecotox Environ. Safety*, 11: 361-372.
- Rice, T.R. et R.J. Smith, 1958. «Filtering rate of the hard clam *Venus mercenaria* determined with radioactive phytoplankton». *Fishery Bulletin, U.S. Fish and Wildlife Service*, 58: 73-82.
- Richter, A.F., 1986. «Biomanipulation and its feasibility for water quality management in shallow eutrophic water bodies in The Netherlands». *Hydrobiological Bulletin*, 20(1/2): 165-172.
- Riessen, H.P., T.A. Ferro et R.A. Kamman, 1990. «Distribution of zebra mussel velifers in eastern lake Erie during the first year of colonization». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program-The Ohio State University. 29 p.
- Scheil, H.G., et A. Guenther, 1981. «Amylases in *Dreissena polymorpha* Mollusca Eulamellibranchiata evidence for 2 polymorphic systems». *Zool. Anz.*, 207 (3-4): 120-122.
- Schloesser, D.W., W.P. Kovalak et T.F. Nalepa, 1990. «Comparison of the zebra mussel invasion western lake Erie, North America and lake Balaton, Hungary». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program - The Ohio State University. 29 p.
- Schulle, E.H., 1975. «Influence of Algal Concentration and Temperature in the Filtration Rate of *Mytilus edulis*». *Mar. Biol.*, 30: 331-341.
- Secchi, F. et M. Martoja, 1986. «Existence de populations uricotéliques chez *Abra alba* et *Dreissena polymorpha* (Bivalves Eulamellibranches)». *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43:2504-2508.
- Snyder, F.L., 1990. *Zebra mussels in the Great Lakes: the invasion and its implications*. Fact sheet 045, Ohio Sea Grant College Program, Columbus, 4 p.
- Snyder, F.L., D.O. Kelch et F.R. Lichtkoppler, 1990. «Field performance of selected commercial anti-fouling coatings against the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program -The Ohio State University. 29 p.

- Sprung, M., 1987. «Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs». *Archive fuer Hydrobiologie supplementband*. 79(1): 69-86.
- Sprung, M. et U. Rose, 1988. «Influence of food size and food quantity on the feeding of the mussel *Dreissena polymorpha*». *Oecologia*, 77: 526-532.
- Stanczykowska, A., 1964. «Relationship between abundance, aggregations and "condition" of *Dreissena polymorpha* Pall. in 36 Mazurian lakes». *Bulletin de l'Académie polonaise des Sciences. Série des Sciences biologiques. Ecologie*, XII(34): 653-689.
- Stanczykowska, A., 1975. «Ecosystem of Mikolajskie Lake. Regularities of the *Dreissena polymorpha* Pall. (*Bivalvia*) occurrence and its function in the lake». *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 22: 73-78.
- Stanczykowska, A., 1976. «Biomass and production of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in some Masurian lakes». *Ekol. pol.*, 24(1): 103-112.
- Stanczykowska, A., 1977. «Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*) in lakes». *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 24(4): 461-530.
- Stanczykowska, A., E. Jurkiewicz et K. Lewandowski, 1983. «Ecological characteristics of lakes in north-eastern Poland versus their trophic gradient: (X) Occurrence of molluscs in 42 lakes». *Ekologia Polska*, 31(2): 459-475.
- Stanczykowska, A., 1984. «Role of bivalves in the phosphorous and nitrogen budget in lakes». *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 982-985.
- Stanczykowska, A., 1990. «Present status of *Dreissena polymorpha* in central Europe». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program - The Ohio State University. 29 p.
- Strayer, D.L., 1991. «The Projected Distribution of the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America». Soumis pour publication dans le *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*.
- Subirana, J.A. et J. Colom, 1987. «Comparison of Protamines from freshwater and marine bivalve molluscs evolutionary implications». *Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett.* 220(1): 193-196.
- Suter-Weider, V.P. et U. Zimmerman, 1976. «Über die vertikalverteilung und jahreszeitliche entwicklung der lardendichte von *Dreissena polymorpha* Pallus im pelagial des unteren Zurichseebeckens im Jahre 1974». *Hydrologie*, 38(2): 159-170.

- Ten Winkel, E.H. et C. Davids, 1982. «Food selection by *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca: Bivalvia)». *Freshwater Biology*, 12: 553-558.
- Vahl, O., 1973. «Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes». *Ophelia*, 12(1-2): 45-52.
- Van Benschoten, J.E., J.N. Jensen, T.J. Brady, D.P. Lewis et J. Sterrazza, 1990. «Chemical oxidants for the control of zebra mussel veligers». *Proceedings of the International Zebra Mussel research conference*, december 5-7, 1990. Ohio Sea Grant College Program - The Ohio State University. 29 p.
- Vondracek, B. et R. Pontius, 1990. *Physico-chemical effects of zebra mussel, Dreissena polymorpha, on spawning habitat and egg hatchability of walleye, Stizostedion vitreum vitreum*. Final Report. Ohio Department of Natural Resources, Division of Wildlife. 29 p.
- Walz, N., 1978. «The energy balance of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* in laboratory experiments and in lake Constance. 1. Pattern of activity feeding and assimilation efficienc». *Arch.Hydrobiol./ Suppl.* 55(1): 83-105.
- Walz, N., 1978 b. «Growth rates of *Dreissena polymorpha* Pallas under laboratory and field conditions». Stuttgart, Dezember. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2427-2430.
- Wiktor, J., 1963. «Research on the ecology of *Dreissena polymorpha* Pall. in the Szczecin lagoon (Zalew Szczecinski)». *Ekol. pol.*, XI(9): 275-280.
- Willemsen, J., 1952. «Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cokles (*Cardium edule*)». *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 10: 153-160.
- Winter, J.E., 1973. «The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by a continuous recording apparatus». *Marine Biology*, 22: 317-328.
- Winter, J.E., 1976.«Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. II. The influence of suspended silt in addition to algal suspensions on growth». *Proceedings, 10<sup>th</sup> European Symposium on Marine Biology*, 1:583-600, Ostende, Belgique, 17-23 Septembre 1975.
- Wisniewski, R., 1986. «*Dreissena polymorpha* Pallas in Wloclawek reservoir: ability to survive during exposure to air». *Abstract, 19th Internat. Malacol. Congress*, p.98, Edinburgh 31 Aug.-6 Sept. 1986.

- Wisniewski, R., 1990. «Shoals of *Dreissena polymorpha* as bio-processor of seston». *Hydrobiologia*, 200/201: 451-458.
- Yonge, C.M. et J.I. Campbell, 1968. «On the Heteromyarian Condition in the Bivalvia with Special Reference to *Dreissena polymorpha* and Certain Mytilacea». *Trans. Roy. Soc. Eding.*, 68, 2: 21-42.
- Zhdanova, G.A. et S.L. Gusynskaya, 1986. «Distribution and seasonal dynamics of *Dreissena* larvae in Kiev and Kremenchug reservoirs». *Hydrobiological Journal.*, 3: 35-40. (Traduction anglaise de *Gidrobiologicheskii Zhurnal*).

