

**L'INVASION DU RÉSEAU HYDROGRAPHIQUE FRANÇAIS
PAR LES MOLLUSQUES *CORBICULA* SPP.
MODALITÉ DE COLONISATION ET RÔLE PRÉPONDÉRANT
DES CANAUX DE NAVIGATION.**

V. BRANCOTTE (1), T. VINCENT (2)

(1) Les Millériaux, 45360 PIERREFITTE-ÈS-BOIS, France.

(2) Muséum d'Histoire Naturelle, Place du Vieux Marché, 76600 LE HAVRE, France.

Reçu le 17 avril 2001
Accepté le 23 mai 2002

Received 17 April, 2001
Accepted 23 May, 2002

RÉSUMÉ

Originaire d'Asie et d'Afrique, *Corbicula* a colonisé la plupart des bassins hydrographiques européens depuis 1980. A la faveur de la découverte de nouvelles stations, les auteurs mettent en évidence l'importance du rôle des canaux de navigation dans la propagation du mollusque, par la mise en connexion des bassins versants et l'existence d'un milieu particulièrement favorable à la biologie de l'espèce. *Corbicula* a pénétré en France par au moins sept axes différents, parmi lesquels le Rhin joue un rôle prépondérant.

Mots-clés : Pelycypode, bivalve d'eau douce, Corbiculoidea, Corbiculidae, *Corbicula fluminea*, *Corbicula fluminalis*, espèce allochtone, fleuves, affluents.

**THE INVASION OF FRENCH HYDROGRAPHIC SYSTEM
BY THE MOLLUSCS *CORBICULA* SPP.
DETAILS OF SETTLEMENT AND MAIN ROLE OF SHIP CANALS.**

ABSTRACT

Coming from Asia and Africa, *Corbicula* colonized most of European hydrographic areas since 1980. Thanks to the discovery of new stations, authors bring out the main role of the ship canals in the mollusc spreading, making the connexion between the sloping fields and the presence of an environment which is particularly favorable to the species biology. *Corbicula* entered France using at least seven different main ways among which the Rhine has a dominating role.

Key-words : Pelycypoda, freshwater bivalvia, Corbiculoidea, Corbiculidae, *Corbicula fluminea*, *Corbicula fluminalis*, alien species, rivers, tributaries.

INTRODUCTION

Corbicula fluminea Müller, 1774 et *Corbicula fluminalis* Müller, 1774 sont des mollusques bivalves appartenant à la famille des *Corbiculidae*. Le genre *Corbicula* était présent en Europe occidentale aux ères tertiaire et quaternaire (MOORE *et al.*, 1969, p. N664-N666 ; KINZELBACH, 1991, p. 218-221 ; MALVESY *et al.*, 2000, p. 13). Dans la période actuelle, il occupe les continents asiatique, africain et australien. Introduit accidentellement aux Etats-Unis, où il fut découvert en 1938, il a aujourd'hui envahi la plupart des lacs et des cours d'eau d'Amérique du Nord et d'Amérique centrale. DUBOIS (1995b) indique que l'espèce a été signalée en Amérique du sud, en particulier en Argentine et au Venezuela entre 1985 et 1987.

En Europe occidentale, *Corbicula* a été détecté pour la première fois en France, en 1980, dans la basse Dordogne. Il est simultanément observé dans l'estuaire du Tage¹, au Portugal (MOUTHON, 1981). *C. fluminalis* apparaît en 1984 en Allemagne, dans l'estuaire de la Weser (HAESLOOP, 1992). *C. fluminea* est signalée en 1989 en Espagne (ARAUJO *et al.*, 1993), en 1992 en Belgique (SWINNEN *et al.*, 1998). Dans le Rhin, les deux espèces sont découvertes, aux Pays-Bas, en 1987 (BIJ DE VAATE et GREIJDANUS-KLAAS, 1990) puis en Allemagne (BIJ DE VAATE, 1991).

La diffusion de *C. fluminea* en France est extrêmement rapide comme le montre l'étude des principales étapes de sa progression. Après le premier signalement dans la Dordogne en 1980 (ou 1977 selon les sources, *cf.* CHEVALLIER, 2000), il est noté en 1985 dans la Garonne et la Dronne (FONTAN et MENY, 1995), en 1989 dans le canal du Midi (GIRARDI, 1989-1990), en 1990 dans la Vézère, en 1991 dans l'Adour (FONTAN et MENY, 1995), en 1993 dans le canal latéral à la Garonne, le Lot et le Tarn (DUBOIS, 1995b). D'après FONTAN et MENY (1995) puis CHEVALLIER (2000), l'ensemble de ces données est à rapporter à *C. fluminea*. MOUTHON (1994) signale *Corbicula* dans le Rhône et la Saône en amont de Lyon. L'espèce est découverte en novembre 1997 à Salin-de-Giraud, sur la plage méditerranéenne de Piémanson, à proximité de l'embouchure du Rhône (A. BERGER, comm. pers. février 2001). Dans l'estuaire de la Loire, *Corbicula* est signalée en 1990 (GRUET, 1992). *C. fluminea* est observée dans la Loire inférieure jusqu'à Saumur en 1997 (CARRE et BERGER, 2000). Elle est présente dans la Vienne (affluent de la Loire) à la centrale électrique de Civaux en novembre 1999 (M. KHALANSKI, comm. pers. février 2001). *C. fluminea* est signalée dans la Meuse (SWINNEN *et al.*, 1998) et dans la Moselle (BACHMANN *et al.*, 1995) en 1994, dans le Rhin en 1995 (DUBOIS, 1995b). *Corbicula* sp. est découverte dans le canal de Colmar et le Vieux Rhin en 1994 (*vide* MOUTHON, 1994), dans le canal du Rhône au Rhin Nord en 1995 (NAGEL, 1997).

En vingt ans, *Corbicula* a donc colonisé la totalité des bassins hydrographiques français. L'espèce est présente dans la majorité des cours d'eau, dans certains lacs, ainsi que dans de nombreux canaux de navigation. Sa présence dans les canaux et la densité importante que l'espèce peut y atteindre (200 à 400 individus/m² dans le Canal latéral à la Garonne, en 1993, d'après DUBOIS, 1995b ; 1 à 20 individus/m² à Montereau et 80 à 100 individus/m² à Melun, sur la Seine (VINCENT et BRANCOTTE, 2000, p. 152-153)) laissent supposer que ce type de milieu convient particulièrement aux exigences de *Corbicula*.

Les canaux français présentent un certain nombre de points communs malgré une grande hétérogénéité de gabarits (de 350 tonnes pour le gabarit Freycinet, en France, à 3 000 tonnes pour le gabarit européen). Leur profil artificiel, rectangulaire ou trapézoïdal,

¹ NAGEL (1989) émet l'hypothèse que *Corbicula fluminalis*, au Portugal pourrait être soit une espèce introduite, soit une espèce relicte. KINZELBACH (1991, p. 224) a justement attiré l'attention sur un risque induit par la méconnaissance de l'expansion de *Corbicula* qui consisterait à discuter sur le fait que l'espèce a peut-être toujours été présente en un lieu alors que son signalement résulte d'une incontestable conséquence d'une expansion après son introduction.

et leurs berges abruptes induisent des milieux d'une grande pauvreté qui augmente avec l'intensité de la navigation et la fréquence des dragages. Les eaux présentent épisodiquement une forte pollution minérale due aux rejets industriels et urbains. Une eutrophisation élevée en été est liée, d'une part, à l'apport de produits fertilisants par lessivage des terres agricoles et, d'autre part, à la faiblesse du courant. Les fonds sont constitués de sédiments fins ou, dans le cas de canaux bordés d'arbres, de débris végétaux dont la décomposition, par action bactérienne, génère parfois une chute de l'oxygène dissous. La prédation des mollusques par les oiseaux ou les Rats musqués (*Ondatra zibethica*) est limitée par les berges souvent abruptes et l'absence de plages. L'impact des écrevisses et des poissons peut néanmoins être notable (DUBOIS, 1995b). Une turbidité importante par le lessivage des terres agricoles, une eutrophisation fréquente en période estivale et une pollution parfois chronique sont des facteurs limitant à la présence d'un cortège malacologique aquatique diversifié. La pauvreté du milieu écologique offert par la plupart des canaux est donc peu adaptée aux espèces fluviatiles locales. Elle répond par contre aux exigences d'une espèce filtrante comme *Corbicula* qui se nourrit d'algues planctoniques, de bactéries et de matières en suspension.

Le mollusque trouve, dans ce milieu, une source abondante de nourriture, des substrats souvent meubles qui lui conviennent et lui permettent de s'enterrer (bien que l'espèce occupe aussi bien les plages de graviers ou les substrats rocheux), une faible compétition spécifique ainsi qu'une relative tranquillité vis-à-vis des prédateurs. Pour CHEVALLIER (2000), *Corbicula fluminea* est ubiquiste, peu sensible au potentiel hydrogène et assez eurytherme. BACHMANN *et al.* (1997, p. 381) ont cependant démontré pour la Moselle que la granulométrie du substrat est nettement sélective, les sites colonisés sont plutôt ceux à substrats fins. DUBOIS (1995a) et FONTAN et MENY (1995), ont montré que *Corbicula fluminea* pourrait être limité par certains paramètres physico-chimiques : température, faible ou très forte teneur en calcium, présence d'ammoniaque, etc.². L'absence de pic thermique dans des rivières dont les eaux sont fraîches et courantes semble être une cause de non colonisation (et de non reproduction) ainsi que FONTAN et MENY (1995) ont pu le constater dans le bassin de la Garonne.

Corbicula est un mollusque hermaphrodite simultané. Les larves sont incubées au niveau des hémibranchies des adultes jusqu'à une taille d'environ 250 µm (DUBOIS, 1995b). La stratégie de reproduction allie une forte fécondité (de 34 500 à 47 500 juvéniles libérés en moyenne par adulte et par saison de reproduction, DUBOIS, 1995b) à une mortalité élevée durant la phase planctonique (au moins 99 %, selon DUBOIS, 1995b). La stabilité des conditions écologiques disponibles dans les canaux semble être un facteur favorable pour la reproduction de l'espèce : DUBOIS (1995b) relève que la densité varie en fonction de la stabilité du milieu et présente les crues comme un facteur efficace de régulation de l'espèce. Il est possible que les canaux offrent à *Corbicula* des conditions plus stables qu'en rivière et favorisent une régularité de reproduction et donc une forte capacité invasive.

La stratégie colonisatrice de l'espèce repose sur les stades juvéniles. Ceux-ci sont capables de sécréter un filament muqueux qui leur permet de dériver en pleine eau, entraînés par le courant. La sécrétion de ce filament a été notée en aquarium avec des courants de 10 à 20 cm/s (DUBOIS, 1995b). Les perturbations liées au passage des bateaux et au fonctionnement des écluses, en créant des remous et en entraînant l'eau dans le sillage des bateaux, facilitent la dérive des jeunes individus et permettent, selon DUBOIS (1995b), la mise en suspension d'individus de plus grande taille. *Corbicula* peut en outre sécréter un pseudo byssus grâce auquel il se fixe aux coques des bateaux ou à des particules en suspension. Il est possible qu'il puisse également se fixer aux pattes des oiseaux ou aux poissons.

² MORTON (1987) a démontré pour *Corbicula fluminea* étudié à Hongkong que différents écomorphes pouvaient être liés aux paramètres physico-chimiques de l'eau, en particulier le pH et la température.

Les conditions écologiques disponibles dans les canaux apparaissent favorables, non seulement à la reproduction de l'espèce, mais également à sa diffusion³.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le genre *Corbicula* comprend des espèces susceptibles de variations importantes quant à leur forme et leur couleur et d'une grande capacité d'adaptation à des milieux différents. En Europe, deux espèces seraient présentes : *Corbicula fluminea* et *Corbicula fluminalis*. Selon les auteurs, les caractères qui les distinguent sont, dans l'ordre croissant d'importance, la couleur et la forme de la coquille, le nombre de stries sur les valves, le taux de salinité du milieu et le mode de reproduction. Les caractères morphologiques s'avèrent peu fiables du fait de l'extrême variabilité du genre. La stratégie de reproduction n'est peut-être pas davantage un caractère spécifique fixe mais, comme le suggère MORTON (1987), une adaptation au milieu.

Dans ce contexte, il importe de définir sur quels critères nous avons distingué les deux espèces. Les identifications issues de la littérature n'ont été remises en cause que dans un cas (voir axe de pénétration n° 6). Les coquilles que nous avons nous-mêmes découvertes ont été regroupées en deux types :

- Figure 1 : des coquilles de teinte plutôt foncée, brun noirâtre, de forme triangulaire, nettement plus hautes que larges, aux stries fines et serrées. Ces coquilles ont été rapportées à l'espèce ***Corbicula fluminalis***.

- Figure 2 : des coquilles de teinte plutôt claire, jaune pâle ou crème, de forme relativement arrondie, dont la longueur est plus ou moins égale à la hauteur, aux stries espacées. Nous avons considéré ces coquilles comme appartenant à l'espèce ***Corbicula fluminea***⁴.

Les recherches sur le terrain, dans la Loire, la Seine, l'Yonne, le Loing et les canaux ont été effectuées d'avril à août 2000. Dans les fleuves, les mollusques ont été recherchés sur les plages et les grèves, dès les premiers centimètres d'eau, ainsi que dans la végétation des rives. Les canaux ont été explorés à l'aide d'un troubleau à manche télescopique (6 m), de maille 3 mm x 3 mm. Le profil en « V » de la plupart des canaux n'a pas toujours permis l'exploration du fond et de nombreuses parties n'ont pu être prospectées. Le canal de Briare a été visité lors de travaux ayant nécessité sa vidange en avril 2000.

La carte des axes de pénétration de l'espèce en France (Figure 3) a été établie d'après la bibliographie, les communications personnelles et nos propres données. L'élaboration des hypothèses d'expansion a eu pour support la carte Voies Navigables de France au 1:2 500 000 et la carte IGN/VNF n° 913 « Tourisme fluvial », au 1:1 000 000.

³ Ces remarques s'appliquent à d'autres espèces invasives : l'expansion de *Dreissena polymorpha*, *Craspedacusta sowerbyi*, *Branchiura sowerbyi*, *Physa acuta*, *Echinogammarus berilloni* ou *Orconectes limosus* est liée à la construction du réseau de canaux ainsi qu'à l'intensification de la navigation. Le Rhin présente des conditions écologiques favorables à l'invasion d'espèces peu exigeantes : absence de compétition du fait de la quasi-disparition de la faune locale, forte pollution minérale, eutrophisation importante, disparition de la faune prédatrice (DEN HARTOG *et al.*, 1992). L'amphipode *Corophium curvispinum* et le Mysidacé *Limnomysis benedeni*, espèces d'origine pontocaspienne, ont récemment envahis le bassin du Rhin par l'intermédiaire du canal Main-Danube (WITTMANN et ARIANI, 2000).

⁴ CHEVALLIER (2000) remarque que « l'allure de l'ensemble des coquilles « longueur supérieure à la hauteur » est plus accusée chez *C. fluminea* » mais que le nombre de stries est « un critère conchyologique plus affirmé ».

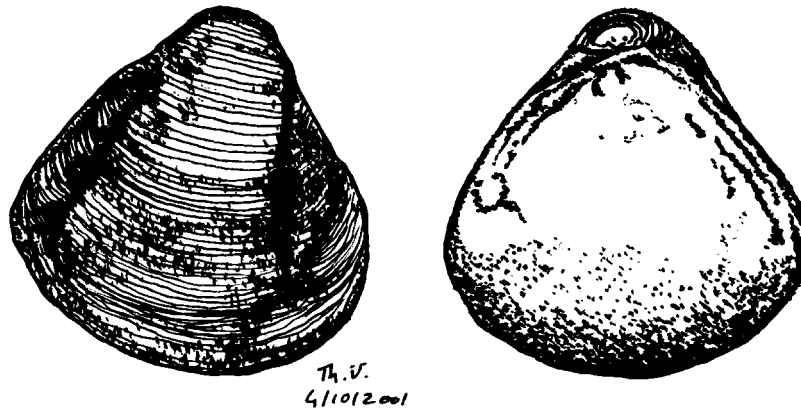


Figure 1
Corbicula fluminalis. Octobre 2000, La Maxe, Moselle.

Figure 1
Corbicula fluminalis. October 2000, La Maxe, Moselle.

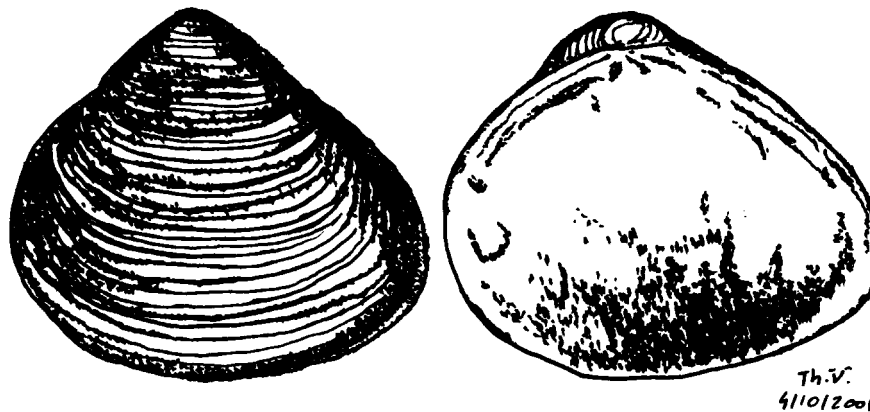


Figure 2
Corbicula fluminea. Juillet 2000, Saint-Mammès, Seine.

Figure 2
Corbicula fluminea. July 2000, Saint-Mammès, Seine.

Pour élaborer nos hypothèses, nous avons dû prendre en compte deux remarques :

- la première, issue du travail de terrain, est que *Corbicula* peut être présente en grand nombre dans un cours d'eau sans être décelable pour autant sur les rives ou dans les « laisses » de crue. En Loire, par exemple, nous devons nos observations à l'assèchement partiel de bras de rivières en été ;

- la seconde concerne les dates de première observation citées dans la bibliographie. Il s'agit de dates de découverte, et non de dates d'apparition. En conséquence, *Corbicula* peut être présente là où elle n'a pas été trouvée et peut avoir colonisé un cours d'eau bien avant d'y être découverte.

La prudence a guidé notre approche du phénomène de la colonisation du réseau hydrographique français par l'intermédiaire des canaux. C'est la raison pour laquelle nos hypothèses sont, le plus souvent, présentées au conditionnel, dérogeant volontairement aux règles habituelles de la rédaction d'une publication scientifique. Nos réflexions ont également évolué dans le temps. Ainsi dans notre publication faisant suite à une conférence donnée lors des 105^{èmes} Journées annuelles de la Société Zoologique de France (BRANCOTTE et VINCENT, 2001 ; VINCENT et BRANCOTTE, à paraître), nous évoquions une possible colonisation du Rhône par son estuaire. Cela sous entendait une progression vers l'amont, alors que l'espèce, dès 1990, était déjà présente au Nord de Lyon (MOUTHON, comm. pers, mai 2000). Nous avons réexaminé le cas du Rhône et présentons ici une nouvelle réflexion. Les hypothèses exposées dans cette étude nous paraissent fondées, d'autant qu'elles s'appuient sur des recherches que nous avons menées sur le terrain. Cependant, ne nous trompons pas : si la connaissance de l'expansion de l'espèce passe encore par l'observation naturaliste, l'étude spécifique de ce groupe va surtout résulter d'une recherche génétique des populations et de leur évolution ainsi que cela est déjà le cas en France avec des équipes comme celles de Renard, Bachmann, Cariou et Moreteau.

RÉSULTATS

Les recherches que nous avons menées en 2000 et 2001 dans la partie septentrionale de la France ont permis de découvrir de nouvelles stations pour *Corbicula*.

C. fluminea a été observée dans la Loire moyenne, à Briare, Châtillon-sur-Loire et Ousson-sur-Loire ainsi que dans le canal de Briare et le canal latéral à la Loire, à Briare (toutes localités du Loiret).

Le réseau hydrographique de la Seine a fait l'objet d'une recherche systématique. Il a permis d'attester la présence de *C. fluminea* dans la Seine, la Marne, l'Yonne et le canal de Bourgogne (VINCENT et BRANCOTTE, 2000). *C. fluminea* et *C. fluminalis* ont été collectées dans la Moselle, à Metz, et dans le plan d'eau de la Maxe où ils présentent des densités de 2 000 à 3 000 individus/m².

Nous avons poursuivi nos investigations entre octobre et novembre 2001 sur le réseau Aisne et Oise ainsi que sur les canaux y afférant.

Les observations récentes montrent que *Corbicula* est présente dans la plupart des bassins hydrographiques, l'espèce tirant profit des canaux de navigation français pour poursuivre sa progression. La présente étude sur l'expansion de *Corbicula* dans les fleuves et canaux français met donc en évidence le rôle joué par ces canaux de navigation dans la rapidité de la diffusion de l'espèce et leur « efficacité » dans la mise en connexion des bassins versants.

D'après l'état actuel de nos connaissances, *Corbicula* aurait pénétré en France par au moins sept axes différents. Ces axes sont repérés sur la Figure 3.

Axe de pénétration n° 1 : l'estuaire de la Gironde

La première mention en France concerne la basse Dordogne. D'après FONTAN et MENY (1995), l'introduction de *Corbicula* dans la Dordogne serait due à des bateaux en provenance d'Asie ou d'Amérique. *C. fluminea* occupe en 1997 la quasi totalité des bassins versants de la Garonne et de la Dordogne. Nous confirmons la présence de l'espèce en

ces lieux (VINCENT et BRANCOTTE, 2000). Des spécimens provenant du Lot et de la Dordogne ont été intégrés dans les collections zoologiques du Muséum d'histoire naturelle du Havre. *Corbicula fluminea* est signalée en 1989 dans le canal du Midi, à Grisolles et, huit ans après, en 1997, à Agde (Figure 3).

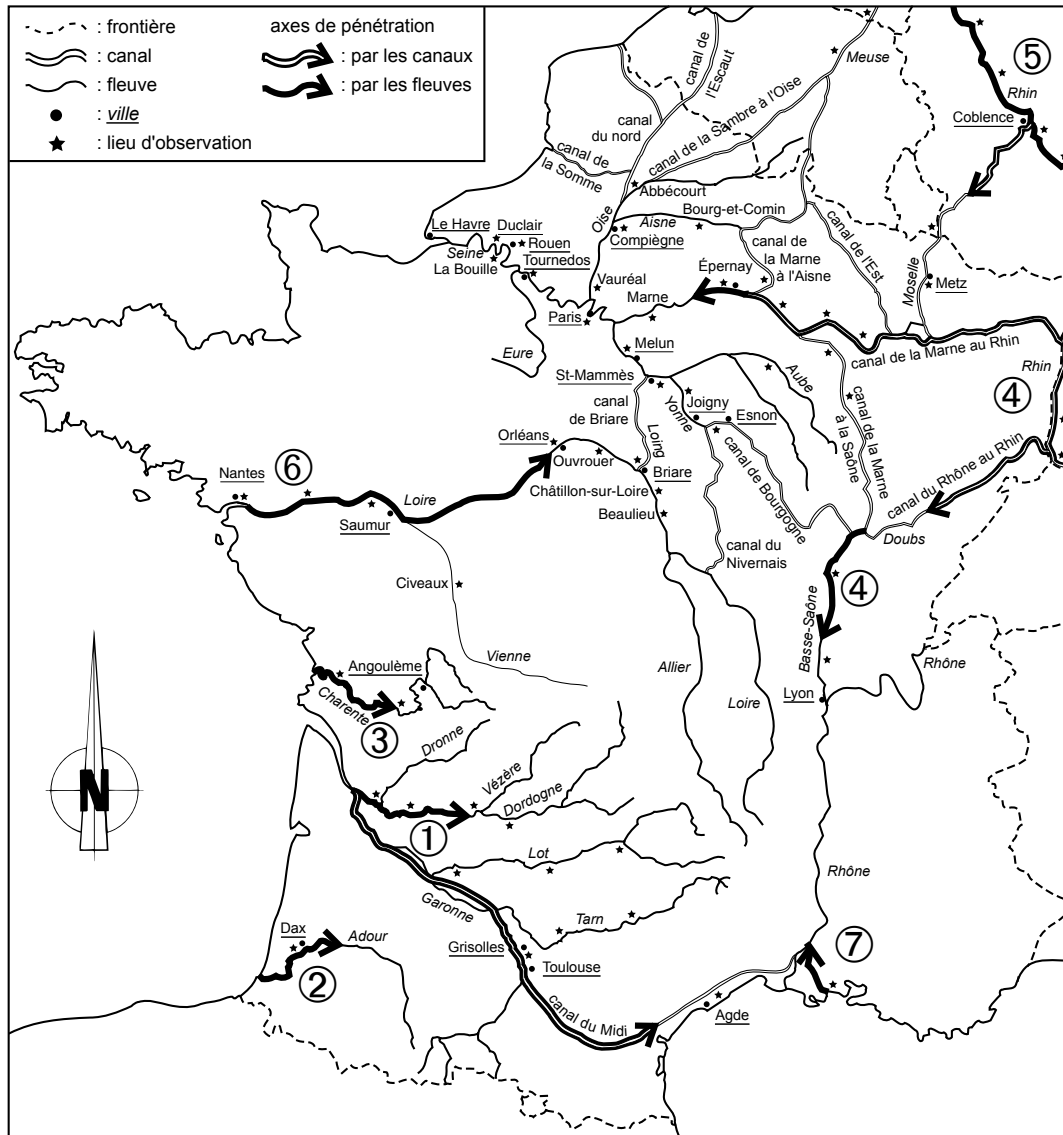


Figure 3
Principaux axes de pénétration et sites d'observation de *Corbicula* spp. en France.

Figure 3
Main ways of colonization and observation spots of *Corbicula* spp. in France.

Axe de pénétration n° 2 : l'Adour

C. fluminea apparaît en 1989 dans le ruisseau du Mahourat, près de Dax, puis, en 1991, dans l'Adour (FONTAN et MENY, 1995). L'Adour et ses affluents n'étant en relation naturelle avec aucun autre bassin versant, cette seconde voie de colonisation ne peut permettre l'expansion du mollusque vers le reste du territoire.

Pour expliquer l'apparition de *Corbicula* dans le bassin versant de l'Adour, FONTAN et MENY (1995) font l'hypothèse d'une introduction volontaire due aux pêcheurs qui utilisent le bivalve comme appât⁵.

Axe de pénétration n° 3 : l'estuaire de la Charente

En 1996, *C. fluminea* est signalée dans la Charente (CHEVALLIER, 2000). L'hypothèse du transport de jeunes *Corbicula* dans l'eau de ballast de navires en provenance d'Asie ou d'Amérique est plausible, la Charente étant navigable de son estuaire jusqu'à Angoulême. G. BRETON nous a confirmés (comm. pers., juin 1999, mars 2000 et novembre 2001) la présence de l'espèce dans la Charente à Angoulême, Vars et Balzac et le dynamisme du peuplement, en ce dernier site, qui atteint, par taches, au moins 150 individus visibles au mètre carré. Des spécimens provenant de la Charente ont été intégrés dans les collections zoologiques du Muséum d'histoire naturelle du Havre.

Axe de pénétration n° 4 : le Rhin et les canaux de l'Est

Le premier signalement de *Corbicula* dans la partie septentrionale de la France concerne le Rhin, en 1990 (*vide* MOUTHON, 1994) et la Moselle, en 1994 (BACHMANN *et al.*, 1997).

Le Rhin communique avec le canal de Colmar, où *C. fluminea* est signalée en 1994 (MOUTHON, 1994), le canal du Rhône au Rhin, où *C. fluminea* est signalée en 1995 (NAGEL, 1997) et le canal de la Marne au Rhin (*cf.* Figure 3). L'espèce est présente dans le canal de la Marne à la Saône, et dans le canal latéral à la Marne (VINCENT et BRANCOTTE, 2000). Enfin, le canal de la Marne au Rhin est en communication, via le canal de l'Est, avec la Meuse, où *C. fluminea* a été détectée à l'aval de Chooz (Belgique), à quelques dizaines de kilomètres de la confluence avec le canal (KHALANSKI, comm. pers., février 2001). La colonisation de la Meuse à partir de la population du Rhin est probable⁶.

Quatre observations suggèrent que *C. fluminea* a accédé à la Marne puis à la Seine par l'intermédiaire du canal de la Marne au Rhin. D'une part, la colonisation de la Marne par le canal latéral est confirmée par l'absence de *Corbicula* dans la Marne à l'amont d'Epernay, point de jonction de la rivière et du canal. D'autre part, la première observation sur la Seine a eu lieu à quelques kilomètres de l'embouchure de la Marne (à Paris, quai

⁵ Nous ne pouvons confirmer l'utilisation du bivalve comme appât par les pêcheurs, mais une enquête lancée durant l'été 2000 permet de noter qu'aucune entreprise française de commercialisation d'appâts pour la pêche ou d'aliments pour les poissons d'aquarium ne présente *Corbicula* spp. dans la liste des esches en vente. En revanche, nous affirmons que l'espèce est parfois transportée sur de grandes distances pour être utilisée comme mollusque « décoratif » d'aquarium d'eau douce. Ainsi durant l'automne 2000, la présence de *C. fluminea* dans un aquarium du Centre aquariophile de Sainte-Adresse (près Le Havre) avait attirée notre attention. Nous avons appris que ces bivalves provenaient de la Charente.

⁶ Voir note 3.

d'Orléans, en 1997, *vide* CHEVALLIER, 2000), alors qu'à cette date, *Corbicula* n'était connue ni à l'aval, ni à l'amont de Paris. D'autre part, à la fin du printemps 2000, *Corbicula* est absent de la Seine à l'aval de Tournedos, ce qui exclut une colonisation par l'estuaire. Enfin, la taille des coquilles découvertes dans la Seine, au début de l'été 2000, appartenant toutes à de jeunes individus (longueur : 12 mm, hauteur : 10 mm en moyenne) à l'aval de Paris (VINCENT et BRANCOTTE, 2000) est le signe d'une colonisation récente.

Nous avons trouvé l'espèce à Rouen (à marée basse sur la plage nord-ouest de l'île Saint-Louis) en octobre 2000 (longueur : 99 mm, hauteur : 5 mm). La présence de l'espèce en ce lieu (novembre 2000) nous a été confirmée par M. A. FICHT (comm. pers., octobre 2001). Depuis la fin de l'automne 2000, *Corbicula fluminea* n'a cessé de progresser vers l'aval de la Seine. Au printemps 2001, nous l'avons trouvé à Hautot-sur-Seine. M. FICHT l'a observé à La Bouille (septembre 2001). A la fin de ce même mois, de petits spécimens (longueur : 11,5 mm ; hauteur : 10 mm) sont trouvés à Duclair, ce qui confirme la dévalaison de *Corbicula*, sachant qu'elle est toujours absente dans l'estuaire de la Seine *stricto sensu*.

Sur le réseau Aisne et Oise, entre octobre et novembre 2001, nous avons localisé *Corbicula fluminea* dans le canal de l'Oise à l'Aisne à la hauteur de Bourg-et-Comin, à Anizy-le-Château ainsi qu'à Bichancourt. L'espèce a également été trouvée à Abbécourt, c'est-à-dire à la confluence du canal de l'Oise à l'Aisne. Dans l'Oise nous avons trouvé *Corbicula fluminea* à Compiègne, Verberie, Mériel ainsi qu'à Vauréal (dans la boucle de Cergy). L'espèce est donc maintenant (fin novembre 2001) bien présente dans la partie aval de l'Oise. Enfin, nous avons localisé le bivalve à Berry-au-Bac, c'est-à-dire à la confluence de l'Aisne et du canal de la Marne à l'Aisne, à Bourg-et-Comin, à Condé-sur-Aisne et à Rethondes confirmant ainsi la présence de *Corbicula* dans cet affluent de l'Oise. Il est raisonnable de penser que la colonisation de l'Aisne et certainement de l'Oise est une conséquence de la présence de l'espèce dans la Marne et dans le canal latéral à la Marne.

Nos investigations dans les affluents de la rive gauche de la Seine ont abouties aux conclusions suivantes : dans l'Yonne (*C. fluminea* présente tout au long du cours), le Loing (*C. fluminea* présente uniquement à la confluence du Loing et de la Seine, à Saint-Mammès), le canal de Briare, le canal latéral à la Loire et le canal de Bourgogne (*C. fluminea* a été observée en août 2000 à Laroche-Migennes et est présente au moins jusqu'à Esson), les coquilles sont grandes (longueur maximum : 31 mm, hauteur maximum : 28 mm dans le canal de Briare ; une coquille de 32 mm x 30 mm dans l'Yonne à Joigny). La population plus âgée laisse supposer une colonisation ancienne et donc une voie d'accès différente. Il est raisonnable de penser que l'axe canal du Rhône au Rhin - canal de Bourgogne a permis l'accession de *C. fluminea* du Rhin jusqu'à l'Yonne, puis, via l'Yonne, la colonisation de la Seine moyenne (Figure 3). Le mollusque aurait ensuite atteint le canal latéral à la Loire via le canal du Loing et le canal de Briare (voir axe de pénétration n° 6). La taille moyenne des coquilles permet d'affirmer que la colonisation de l'Yonne et des canaux est antérieure à la colonisation de la Seine en aval de Paris.

Axe de pénétration n° 5 : la Moselle

Corbicula est signalée dans la Moselle française dès juillet 1994 (BACHMANN *et al.*, 1997) alors que l'espèce était recherchée sans succès à la même époque en Moselle luxembourgeoise (DHUR et MASSARD, 1996). En septembre 2000, *C. fluminea* et *C. fluminalis* se reproduisent à la hauteur de Metz, dans le plan d'eau de la Maxe où les deux espèces présentent de très fortes densités (obs. août 2000).

Les deux espèces étaient signalées dans le Rhin, à la confluence avec la Moselle (à Coblenze), dès 1991 (KINZELBACH, 1991). Il est raisonnable de penser que les

populations de *Corbicula* de la Moselle proviennent directement du Rhin, dont elle est un affluent (Figure 3).

BACHMANN *et al.* (1997) soulignent la forte minéralisation de la rivière, favorable à *Corbicula*⁷ et attribuent la présence et l'extension rapide de *Corbicula* à sa dispersion, à partir du Rhin, par le trafic fluvial. Pour notre part, nous pensons que *Corbicula* bénéficie d'une tolérance telle qu'elle accepte des conditions de milieu peu favorables à d'autres mollusques bivalves indigènes, ce qui explique son extension rapide.

Axe de pénétration n° 6 : l'estuaire de la Loire

Corbicula est observée dans l'estuaire en 1990 (GRUET, 1992). L'espèce avait alors été identifiée comme *C. fluminalis*. D'après les échantillons qu'a bien voulu nous confier Yves GRUET et d'après les articles récents sur la taxonomie du genre, les coquilles trouvées dans l'estuaire correspondraient plutôt à *C. fluminea*.

C. fluminea est décrite en Loire inférieure jusqu'à Saumur, en 1997 (CARRE et BERGER, 2000) et en Loire moyenne en août 2000 (obs. V.B. et T.V.). Elle est découverte dans la Vienne (site nucléaire de Civeaux) en novembre 1999 (KHALANSKI, comm. pers., février 2001).

Corbicula sp. nous est signalée sur la Loire par J.L. SENOTIER (comm. pers. V.B., décembre 2001) à Beaulieu (quelques kilomètres en amont de Châtillon-sur-Loire) le 31 août 2001, à Saint-Aignan-le-Jaillard (45 km en amont d'Orléans et 30 km en aval de Châtillon) le 1^{er} septembre, à Combleux (banlieue d'Orléans) le 30 septembre, à Saint-Denis-de-L'Hôtel (15 km environ en amont d'Orléans) le 6 octobre et à Ouvrouer-les-Champs (20 km en amont d'Orléans) le 16 octobre 2001. Ces données complètent nos observations et confirment une présence continue de *Corbicula*, en Loire inférieure et moyenne, depuis l'estuaire, au moins jusqu'à Beaulieu.

L'apparition du mollusque dans l'estuaire ligérien est sans doute liée aux bateaux en provenance d'Amérique ou d'Asie, comme ce fut le cas de la Dordogne. La Loire subit alors l'expansion de *Corbicula* de l'aval vers l'amont. Phénomène peu connu et peu étudié (voir introduction et DUBOIS, 1995b), la colonisation à contre-courant ne semble pas être une barrière à l'expansion de *Corbicula*.

Le canal de Briare, où nous avons observé *C. fluminea*, n'est pas en relation directe avec la Loire mais il est ponctuellement alimenté par l'eau de Loire prélevée à Briare. *C. fluminea* étant présent dans la Loire à Ousson-sur-Loire, Châtillon-sur-Loire, Briare (obs. septembre 2000) et Beaulieu (obs. J.L. SENOTIER, août 2001), il est raisonnable de penser que des larves ont été transportées de la Loire vers le canal.

Axe de pénétration n° 7 : l'estuaire du Rhône

La colonisation du Rhône et de la Saône par les populations séquanienne (via le canal de Bourgogne) ou ligérienne (via le canal latéral à la Loire et le canal du Centre) ne constitue pas l'hypothèse la plus plausible. Le canal du Rhône au Rhin (branche sud) est en contact avec la basse Saône où *C. fluminea* est signalée en 1994 (MOUTHON, 1994). Il est possible que l'espèce n'ait été découverte dans le canal du Rhône au Rhin que plusieurs années après son installation. Nous pensons, pour notre part, que la population de *Corbicula* dans le Rhône et la Saône est issue de la population du Rhin (voir axe de pénétration n° 4 sur la Figure 3).

⁷ KINZELBACH (1991, p. 224) a établi un parallèle entre la colonisation rapide de la Weser inférieure par *Corbicula fluminea* et sa richesse en sel.

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

- d'une part, la découverte de *Corbicula fluminea* dans le delta, sur la plage de Piemanson, à Salin-de-Giraud en novembre 1997 (A. BERGER, comm. pers., février 2001), première mention de l'espèce en milieu marin méditerranéen sous influence estuarienne, prouve la présence de ce bivalve dans le delta, au moins depuis l'automne 1997 ; en août 2001, nous avons observé une population développée de *C. fluminea* dans le lit du fleuve, au débouché du Rhône (Plage Napoléon, Port-Saint-Louis) ;

- d'autre part, l'étude récente menée par RENARD *et al.* (2000) montre que les *Corbicula* du Rhône présentent des caractères génétiques différents des *C. fluminea* et de *C. fluminalis* collectées en France. Les auteurs supposent l'existence d'une troisième espèce et font l'hypothèse de la colonisation du Rhône par une population ancienne de *Corbicula* ou par une population issue directement d'Asie ou d'Europe centrale et introduite au niveau de la Méditerranée.

Si les spécimens de *Corbicula* collectés dans le Rhône, en amont de Lyon et dans le delta, s'avéraient génétiquement différents entre eux, cela hypothéquerait l'idée d'une simple dévalaison de l'espèce. Cette observation remettrait en partie en question le concept de l'expansion de *Corbicula* dans ce fleuve, sauf à admettre la rencontre d'au moins deux populations de ce bivalve : l'une « ancienne » (1990) arrivant par dérive du groupe rhénan, l'autre, issue par montaison d'une implantation deltaïque plus récente (1997).

CONCLUSION

La mise en connexion des bassins versants par les canaux de navigation, la pauvreté du milieu dans ces canaux et la dégradation des milieux fluviaux favorisent l'expansion d'espèces filtrantes peu exigeantes comme *Corbicula*.

Il est prévisible que la colonisation des eaux européennes par *Corbicula* aura sous peu des conséquences importantes dans trois domaines : d'une part, sur les autres espèces filtrantes avec qui elle est en concurrence et sur les prédateurs des mollusques qu'elle peut favoriser ; d'autre part, sur l'eutrophisation des rivières en cas de prolifération importante ; enfin, les problèmes d'engorgement de circuits d'eau (irrigation, circuits industriels) qui peuvent advenir ne sont pas à négliger.

La réalisation d'inventaires faunistiques dans les rivières et canaux d'Europe est nécessaire au suivi de l'expansion de *Corbicula* et des autres espèces invasives et permettra seule d'évaluer les conséquences de l'arrivée de nouvelles espèces dans des biotopes souvent déjà perturbés.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier François GANIVET, service des voies navigables de la DDE Nièvre, Christophe CHARRIER, cellule environnement du centre d'études technique maritimes et fluviales (CETMEF), Michel KHALANSKI, direction études et recherches, EDF Chatou, André FICHT, service de navigation Seine, cellule antipollution à Rouen, Jacques MOUTHON, Cemagref, groupement de Lyon, Gérard BRETON, directeur du Muséum d'histoire naturelle du Havre, Vincent BACHMANN, laboratoire de Démécologie CREUM, Université de Metz, Marie-Louise CARIOU, CNRS, Populations, génétique et Evolution, Gif-sur-Yvette, ainsi qu'Alain BERGER pour les précieuses informations qu'ils nous ont apportées.

Nous remercions également Jean-Louis SENOTIER, Henri GIRARDI, malacologue, et Yves GRUET du Laboratoire de biologie marine de Nantes pour les échantillons qu'ils ont bien voulu nous confier.

Enfin, toute notre reconnaissance va à Jean-Marc ARGENTIN pour son aide lors de la saisie des données et de la réalisation de la cartographie.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAUJO R., MORENO D., RAMOS M.A., 1993. The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe. *American Malacological Bulletin*, 10 (1), 39-49.
- BACHMANN V., CEGIELKA E., WAGNER P., USSEGLIO-POLATERA P., MORETEAU J.C., 1995. Installation de l'amphipode *Corophium curvispinum* et de la palourde asiatique *Corbicula* sp. dans la partie française de la Moselle. *Hydroécol. Appl.*, 7 (1-2), 185-190.
- BACHMANN V., USSEGLIO-POLATERA P., CEGIELKA E., WAGNER P., POINSANT J.F., MORETEAU J.C., 1997. Premières observations sur la coexistence de *Dreissena polymorpha*, *Corophium curvispinum* et *Corbicula* spp. dans la rivière Moselle. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344/345, 373-384.
- BIJ DE VAATE A., 1991. Colonization of the german part of the river Rhine by the asiatic clam, *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Pelecypoda, Corbiculidae). *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam*, 13, 13-16.
- BIJ DE VAATE A., GREIJANUS-KLAAS M., 1990. The asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Pelecypoda, Corbiculidae), a new immigrant in the Netherlands. *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam*, 12, 173-177.
- BRANCOTTE V., VINCENT T., 2001. Le rôle des canaux de navigation dans l'invasion du réseau hydrographique français par *Corbicula* sp. In : Résumé des communications présentées aux Journées annuelles de la Société Zoologique de France, Le Havre, 5, 6 et 7 juillet 2001. *Annales du Muséum du Havre*, n° 67, juillet 2001, 13-14.
- CARRE F., BERGER A., 2000. Quelques nouvelles malacologiques des pays de la Loire Moyenne (Région Centre, France). *Vertigo* 7, 1997, 35-43.
- CHEVALLIER H., 2000. Taxonomie des *Corbicula* (Bivalvia : Corbiculidae) introduites dans le sud-ouest de la France. *Vertigo* 7, 1997, 15-21.
- DEN HARTOG C., VAN DEN BRINK F.W.B., VAN DER VELDE G., 1992. Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful? *Journal of Natural History*, 26, 1121-1129.
- DHUR G., MASSARD J.A., 1996. Etude historique et faunistique des Invertébrés immigrés ou introduits dans la Moselle luxembourgeoise et ses affluents. *Bull. Sc. Nat. luxemb.*, 96, 127-156.
- DUBOIS C., 1995a. *Corbicula fluminea* : un mollusque opportuniste. *Adour-Garonne*, 63, 13-16.
- DUBOIS C., 1995b. Biologie et démo-écologie d'une espèce invasive, *Corbicula fluminea* (Mollusca : bivalvia) originaire d'Asie : étude *in situ* (canal latéral à la Garonne, France) et en canal expérimental. Thèse de Doctorat, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 169 p.
- FONTAN B., MENY J., 1995. Note sur l'invasion de *Corbicula fluminea* dans le réseau hydrographique de la région Aquitaine. *Vertigo* 5, 31-44.
- GIRARDI H., 1989-1990. Deux bivalves d'eau douce récents pour la faune française (Mollusca, Bivalvia). *Bull. Soc. Sc. Nat. Vaucluse*, 87-93.
- GRUET Y., 1992. Un nouveau mollusque bivalve pour notre région : *Corbicula* sp. (Heterodonta Sphaeriacea). *Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest de la France*, 14 (2), 37-43.
- HAESLOOP U., 1992. Establishment of the Asiatic clam *Corbicula* cf. *fluminalis* in the Tidal Weser River (N. Germany). *Arch. Hydrobiol.*, 126 (2), 175-180.

- KINZELBACH R., 1991. Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia : Corbiculidae). *Mainzer Naturw. Archiv*, 29, 215-228.
- MALVESY T., BABIN C., BARROIS J., 2000. Les collections du Musée d'Histoire Naturelle de Lille. III - Les Bivalves (types et figurés). *Annales Soc. géol. Nord*, 2^{ème} série, t. 8, 3-18.
- MOORE R.C., TEICHERT C., McCORMICK L., WILLIAMS R.B., 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, coll. 2, Mollusca 6 - Bivalvia. Géol. Soc. America Inc. and University of Kansas ed., 951 p.
- MORTON B., 1987. Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculoidea) from Hong Kong. *Malacological review*, 20, 105-127.
- MOUTHON J., 1981. Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire d'Asie. *Basteria*, 45, 109-116.
- MOUTHON J., 1994. Fréquences et densités des espèces de Mollusques dans les cours d'eau français. *Vertigo* 4, 19-25.
- NAGEL K.O., 1989. Ein Weiterer Fundort von *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca, Bivalvia) in Portugal. *Mitt. dtsh. malakozool. Ges.*, 17, 44-45.
- NAGEL K.O., 1997. *Corbicula*-Notizen. *Mitt. dtsh. malakozool. Ges.*, 59, 11-13.
- RENARD E., BACHMANN V., CARIOU M.L., MORETEAU J.C., 2000. Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculoidea) suggest the presence of three taxa in French rivers. *Molecular Ecology*, 9, 2009-2016.
- SWINNEN F., LEYNEN M., SABLON R., DUVIVIER L., VANMAELE R., 1998. The Asiatic clam *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae). Belgium. *Bull. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique*, 68, 47-53.
- VINCENT T., BRANCOTTE V., 2000. Le bivalve invasif asiatique *Corbicula fluminea* (Heterodonta, Sphaeriacea) dans le bassin hydrographique de la Seine : première prospection systématique et hypothèse sur la colonisation. *Hydroécol. Appl.*, 12 (1-2), 147-158.
- VINCENT T., BRANCOTTE V., à paraître. Répartition actuelle et modes de progressions de *Corbicula* sp. en France. In : Actes des 105^{èmes} Journées de la Société Zoologique de France - Le Havre, 5-7 juillet 2001.
- WITTMANN K.J., ARIANI A.P., 2000. *Limnomysis benedeni* : Mysidacé ponto-caspien nouveau pour les eaux douces de France (Crustacea, Mysidacea). *Vie et milieu*, 50 (2), 117-122.

