

PREMIÈRES OBSERVATIONS ÉCOLOGIQUES DANS LES HYDROSYSTÈMES FRANÇAIS DU POLYCHÈTE D'EAU DOUCE *HYPANIA INVALIDA* INTRODUIT EN EUROPE OCCIDENTALE

S. DEVIN¹, M. AKOPIAN², J. F. FRUGET³, A. DI MICHELLE¹, J. N. BEISEL^{1*}

¹ Université de Metz, UFR SciFA, Laboratoire BFE, Campus Bridoux, Av. du Général Delestraint, 57070 Metz, France

² Université Paris VI, UMR 7619 B 123, 4 place Jussieu, 75252 Paris, Cedex 05, France

³ ARALEP, Domaine Scientifique de la Doua, BP 2132, 69603 Villeurbanne Cedex, France

*beisel@sciences.univ-metz.fr

HYPANIA INVALIDA
POLYCHAETA AMPHARETIDAE
ESPÈCE EXOTIQUE
HYDROSYSTÈMES FRANÇAIS
RELATIONS DE FACILITATION
CORBICULA

RÉSUMÉ. – *Hypania invalida* est un Polychète d'eau douce originaire du bassin ponto-caspien et récemment introduit en Europe occidentale. L'article fait le point sur la progression de cette espèce exotique dans les hydrosystèmes français, compare ses densités dans les écosystèmes colonisés et vérifie si elle a bénéficié de relations de facilitation avec *Corbicula* spp., un Bivalve exotique massivement implanté dans de nombreux cours d'eau européens. *H. invalida* est désormais présente dans la Moselle, la Marne, la Seine, le Rhin et le Rhône, c'est-à-dire les principaux bassins hydrographiques français, et dans la Meuse à la frontière franco-belge. Les densités de cette espèce sont très variables et peuvent atteindre plusieurs milliers d'individus par m² dans le chenal. A une échelle locale, la répartition de *H. invalida* dépend de la nature des substrats qui composent le lit fluvial. Dans les milieux canalisés, ses densités sont plus élevées sur les substrats fins avec une composante organique forte. En l'absence de ces derniers, la répartition de *H. invalida* se montre plastique, agrégée sur les graviers, les cailloux et les bancs de *Corbicula*. Les densités les plus faibles sont observées sur les macrophytes et les racines. Dans la Moselle, principal affluent du Rhin, la colonisation a été très rapide et les densités atteintes sont comparables à celles qui ont été observées dans la Meuse belge ou le Rhin. Localement, une année après sa date d'introduction présumée, l'espèce parvient à occuper le premier rang des espèces présentes dans le chenal et représente 50 % des individus de la macrofaune benthique collectée. Pourtant, aucune relation de facilitation n'a été mise en évidence avec *Corbicula*, la présence de Mollusques vivants semblant même défavoriser le Polychète. Après une phase d'explosion démographique, les densités observées dans la Marne ont diminué à des niveaux faibles de l'ordre de quelques dizaines à quelques centaines d'individus par m². Ces premiers résultats suggèrent un fort pouvoir colonisateur de *H. invalida* mais un pouvoir compétiteur relativement faible.

HYPANIA INVALIDA
POLYCHAETA AMPHARETIDAE
EXOTIC SPECIES
FRENCH HYDROSYSTEMS
FACILITATIVE INTERACTIONS
CORBICULA

ABSTRACT. – *Hypania invalida* is a freshwater Polychaeta from the Ponto-Caspian area recently introduced in Western Europe. The aim of this manuscript is to examine its spread in French hydrosystems, to analyse its density in colonised ecosystems and to test the occurrence of a facilitative interaction with *Corbicula* spp., invasive Bivalvia in many European large rivers. To date *H. invalida* occurred in the Moselle, the Marne, the Seine, the Rhine and the Rhône Rivers, i.e. the main French hydrosystems. It occurred also in the Meuse River near the border between France and Belgium. The densities observed varied in a broad range and could reach several thousands of individuals by square meter in the channel. At a local scale, the spatial distribution depends on the substrate type constituting the river bottom. In canalised rivers *H. invalida* reached the highest densities on deposit substrates with an important organic part. When deposit substrates are lacking, *H. invalida* was aggregated on gravels, pebbles and *Corbicula* shell bed. The lowest densities were observed on roots and macrophytes. In the Moselle River, the main tributary of the Rhine River, the colonisation was very fast and the resulting densities were the same as in the Belgian Meuse River or in the Rhine River. One year after its introduction on a given site the species can be the prevailing one in term of densities in the channel, with 50 % of all collected benthic macro-faunal individuals. No facilitative interaction has been evidenced with *Corbicula*, some results even indicated that the living molluscs had a negative effect on the Polychaeta. After an explosive demography in the Marne River, the observed densities decreased to a low level varying between several tens and several hundreds of individuals by square meter. These first results suggest that *H. invalida* has an important ability to spread between hydrosystems but a low competitive value.

INTRODUCTION

La région ponto-caspienne est le bassin originel d'un nombre élevé et d'une grande variété d'espèces intro-

duites en Europe occidentale (ouest du Rhin) et en Améri-
rique du Nord. La fréquence de ces introductions et la
pression anthropique portée sur la faune locale entraînent
des changements importants des faunes dulçaquicoles

(Hughes & Noss 1992, Rahel 2002), dont les effets sur le fonctionnement des écosystèmes n'ont pas encore été mesurés avec précision.

Un des derniers invertébrés introduits originaires du bassin ponto-caspien et en particulier du delta du Danube est le Polychète d'eau douce *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta: Ampharetidae). Son introduction en fait le premier Polychète des eaux de surface présent dans les hydrosystèmes continentaux d'Europe occidentale. Provenant du delta du Danube, de nouvelles localisations de *H. invalida* avaient été observées en Roumanie dès les années 1930 (Popescu-Marinescu 1992), avant une remontée de l'espèce le long du Danube dans les années 1960 (Kothé 1968, Manoleli 1975, Tittizer 1997). La première observation dans le canal du Danube au Main date de 1993 (Tittizer 1997, Tittizer *et al.* 2000), avant une première observation dans le Rhin en Hollande en 1995 (Klink & bij de Vaate 1996). L'ensemble du Rhin est colonisé en 1997 (Tittizer 2001). *H. invalida* a été observée pour la première fois dans la Meuse en 2000 (Vanden Bossche *et al.* 2001).

L'élargissement de l'aire de répartition de cette espèce a également été observé de son aire originelle vers le nord, dans le bassin de la Volga, où elle a été initialement introduite volontairement dans les années 1950-60 pour enrichir la base nutritive des Poissons des réservoirs situés en aval (Nechvalenko 1977, Dzyuban & Slobodchikov 1980). Depuis 1993, *H. invalida* est régulièrement répertorié dans le benthos de la rivière Moskva (Lvova *et al.* 1996 comm pers) et continue sa progression vers l'amont.

Six espèces de Polychètes sont présentes dans les eaux douces en Europe (Gerlach 1978). *H. invalida* fait partie de la famille des Ampharetidae (Ordre des Terebellida), Polychètes sédentaires dont la taille peut atteindre 25 mm dans le Danube, 27 mm dans la Moskva (Weber 1964, Lvova *et al.* 1996). Après un stade planctonique lui permettant des déplacements par dérive, l'animal élabore un tube de mucilage vaseux fixé au substrat (Manoleli 1975). L'espèce est essentiellement filtreuse de seston mais peut également se nourrir de dépôts organiques (Manoleli 1975) et en particulier de déjections de *Chelicorophium curvispinum*, Amphipode avec lequel elle coexiste en Roumanie (Popescu-Marinescu 1980) et Bulgarie (Russev & Marinov 1964). Une association avec des espèces entraînant un phénomène de biodéposition est donc envisageable.

Une recherche bibliographique montre que très peu de publications ont été consacrées à *H. invalida* et que sa biologie et son écologie ont été peu étudiées. Compte tenu de ces lacunes, l'objet de cet article est triple : (1) faire le point sur la progression de cette espèce au sein des hydrosystèmes français dont les voies de navigation connectent le nord et le sud de l'Europe occidentale, (2) définir et analyser les densités de *Hypania invalida* dans des rivières récemment colonisées et (3) vérifier si des

relations de facilitation avec des Bivalves déjà massivement implantés (Corbiculidae : *Corbicula* spp.) ont favorisé l'implantation de cette espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Progression de l'espèce en France : La faune de la Moselle, de la Meuse et du Rhin fait l'objet d'un suivi régulier géré par des commissions internationales (CIPMS, CIPM, CIPR). Ces données patrimoniales sont complétées par des prospections réalisées sur ces trois cours d'eau pour diverses études par des membres du Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes de l'université Paul Verlaine – Metz. Des programmes d'études de la Moselle, du Rhône et de la Marne avec des protocoles similaires (échantillonnage par dragage avec un matériel identique) ont permis une analyse quantitative de la distribution de *Hypania invalida* sur ces fleuves en 2001 et 2002.

Densités et mésorépartition : Pour évaluer les densités de *Hypania invalida* dans les secteurs navigués de la Moselle, des dragages par bateau ont été réalisés dans 4 stations (Dieulouard, Metz, Cattenom et Sierck, de l'amont vers l'aval) réparties sur les 120 km navigués de la Moselle française (Fig. 1). 2 stations positionnées sur la partie navigable de la Marne à proximité de Paris (Meaux et Joinville) et 2 stations sur le Rhône en aval de Lyon (retenue et partie court-circuitée de Péage-de-Roussillon) ont été échantillonnées avec la méthode décrite en détail dans Bachmann (2000) ou plus synthétiquement dans Bachmann *et al.* (1997). Sur chaque site, 3 traits de drague ont été réalisés respectivement au milieu du chenal, sur le 1/3 rive droite et sur le 1/3 rive gauche. Une drague triangulaire de 39 cm de côté a été utilisée dans les sédiments grossiers (particules supérieures à 32 mm de diamètre), une seconde à section cylindro-conique avec un diamètre d'ouverture de 30 cm dans les sédiments plus fins (500 µm de vide de maille pour les deux). Les invertébrés de chaque échantillon ont été triés, déterminés et comptés. Pour estimer les densités, les surfaces draguées sont évaluées selon les méthodes proposées par Berly (1989). La surface draguée par la drague triangulaire est estimée par évaluation de la somme des surfaces unitaires des blocs échantillonnés, ceux-ci étant prélevés, compte tenu de leurs dimensions et des caractéristiques de la drague, les uns après les autres selon un plan horizontal. La surface draguée par la drague cylindro-conique tient compte d'une profondeur moyenne de pénétration dans le sédiment de 0,05 m. Après soustraction de la faune et analyse granulométrique, les sédiments d'un dragage sont placés dans un quadrat d'une hauteur ajustée de 5 cm. Ainsi, la mesure des côtés du quadrat permet le calcul d'une surface de prospection estimée. Les données faunistiques sont présentées en terme de densité moyenne par site et par date.

Pour étudier la mésorépartition spatiale de *H. invalida*, la station d'Argancy, sur la Moselle, a été échantillonnée de manière intensive lors de cinq campagnes, de l'hiver 2001 à l'hiver

2002, tous les 3 mois. La station étudiée, 10 km à l'aval de la ville de Metz, est localisée sur un secteur non navigué qui correspond à un ancien bras naturel, peu profond mais soumis sur de courtes périodes à de faibles variations de niveaux d'eau (± 20 cm) dues à l'activité de micro centrales hydroélectriques. La hauteur d'eau sur ce site varie de quelques centimètres à l'étiage à un maximum de 2 m. A chaque campagne 16 à 26 échantillons quantitatifs ont été prélevés selon la disponibilité des supports naturels (développement de macrophytes et de racines de Saules) et la variabilité des écoulements. Les substrats prélevés incluaient différentes classes granulométriques de substrats minéraux (sable, graviers, cailloux, pierres/blocs), des macrophytes, des litières, des racines rivulaires de Saules, et des Corbicules (animaux vivants et coquilles d'individus morts) qui constituent des bancs très denses. Les prélèvements ont été réalisés avec un filet de type Surber ou, lorsque la profondeur de l'eau était supérieure à 1 m, avec un haveneau tiré sur une longueur de 30 à 40 cm. Les substrats du type macrophytes ou racines de Saules sont prélevés en les sectionnant à l'intérieur d'un filet identique au filet Surber. Les échantillons ont été congelés puis rapidement triés. Les organismes collectés ont été dénombrés et déterminés au genre ou à l'espèce, à l'exception des Oligochètes, Hydracariens et des différentes tribus de Chironomidae répertoriés comme tels.

Recherche d'une relation de facilitation avec Corbicula : Des substrats artificiels (SA) posés sur une station de la Moselle (Argancy) en fin de printemps, en été et en automne ont permis de focaliser une partie de l'étude sur la recherche d'une interaction entre *Hypania invalida* et *Corbicula* spp. Chacune de ces 3 expérimentations saisonnières utilise 2 lots de SA. Chaque lot est constitué de 9 SA, soit 3 réplicats de 3 substrats différents, chacun présentant une granulométrie de 8 à 32 mm : du gravier, des coquilles vides de Corbicules et des Corbicules vivantes. La colonisation de SA étant réalisée par la dérive et les déplacements de proximité, à chaque date un lot de 9 SA a été posé sur un banc de Corbicules (individus vivants et coquilles) et un autre lot sur un banc de graviers. L'expérience sur les 3 saisons totalise donc 54 substrats artificiels.

Un substrat artificiel (SA) est constitué d'un volume de matériel de 4 l maintenu dans du grillage pour une surface au sol de 25 x 20 cm. Les SA de Corbicules étaient constitués des 2 espèces présentes dans la Moselle, *Corbicula fluminea* et *C. fluminalis* au prorata des densités respectives observées sur le lit fluvial. Chaque piège était exempt d'invertébrés avant immersion et la disposition des SA les uns par rapport aux autres dans un lot de 9 était aléatoire. Le temps d'immersion était systématiquement de 3 semaines ce qui garantit une certaine stabilité des assemblages observés compte tenu de la cinétique de colonisation.

Les densités obtenues étant relativement faibles, les résultats ont été analysés par comparaison des moyennes inter-dates de réplicats posés sur un type de substrat naturel ($n = 9$) à l'aide de tests non paramétriques (Test U et ANOVA de Kruskal-Wallis avec comparaison bilatérale multiple).

RÉSULTATS

Progression en France

L'examen de données patrimoniales recueillies sur nos rivières par les services de l'État, de données privées, et des données de ce travail montre une progression de *Hypania invalida* sur les grands hydrosystèmes français (Fig. 1). La Moselle française est largement colonisée sur tout le cours navigué au printemps 2001 (Tabl. I) alors qu'une prospection aux mêmes stations en 2000 n'avait pas permis d'observer cette espèce. L'espèce avait été observée dès 1996 sur une station de la Moselle allemande, 1,2 km avant la confluence avec le Rhin (Tittizer 2001). *H. invalida* a été signalée sur l'ensemble du Rhin, y compris le tronçon franço-allemand, en 1997 (Tittizer 1997, 2001). Des investigations sur la Meuse en 2000 et 2001 n'ont pas permis d'observer l'espèce sur la partie française bien qu'elle soit présente près de la frontière franco-belge dès 2000 (Vanden Bossche 2002). Dans la Marne, l'espèce est également présente au printemps 2001, de même que dans la Seine où elle est observée pour la première fois dans des substrats artificiels posés

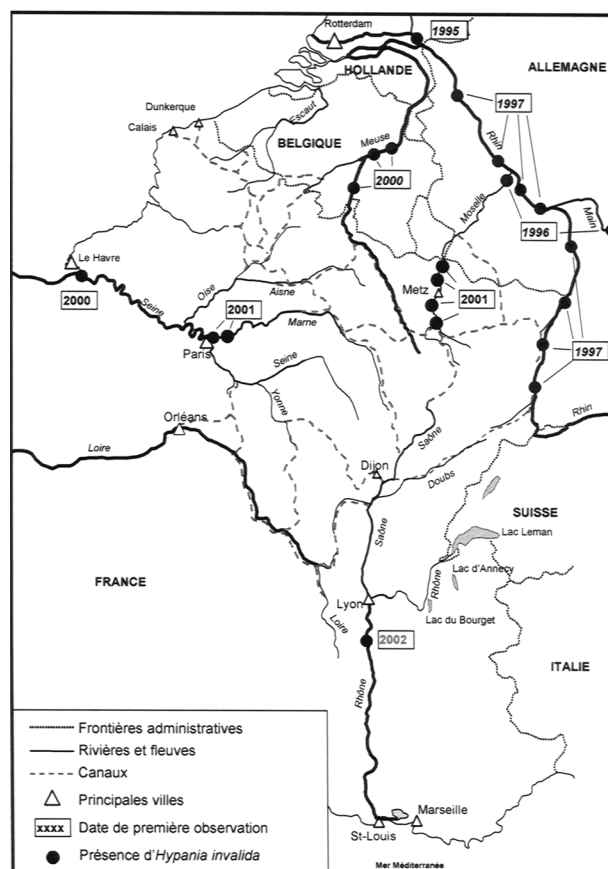


Fig. 1. – Localisation des sites d'étude et des premières observations de *Hypania invalida*. Les dates en italique sont basées sur les résultats de Klink & bij de Vaate (1996), Tittizer (2001), Vanden Bossche *et al.* (2001).

aux environs de Paris (en 2001) et dans l'estuaire (Rouen et Caudebec) dès 2000 (données non publiées et comm pers A Ficht). *H. invalida* a été observée dans le Rhône en aval de Lyon dans le secteur de Péage-de-Roussillon à partir de l'été 2002. L'espèce est apparue après une longue période d'hydrologie modérée (globalement < 2000 m³/s). Elle a supporté les fortes crues de l'hiver 2002-2003 (jusqu'à 4000 m³/s) et a progressivement accru ses effectifs dans le courant de l'année 2003 (Tabl. I). Si les premiers échantillons ont été recueillis dans des dragages de limon fin de la retenue, *H. invalida* a par la suite été rencontrée dans tous les types de milieux (Rhône canalisé, tronçon court-circuité), et tous les types de substrats (minéral grossier, limon fin). Une forte variabilité inter-dates et inter-techniques et/ou milieux des densités existe toutefois.

Densités

Les densités moyennes de *Hypania invalida* obtenues par dragage dans la Moselle en 2001 sont très variables selon les stations, de 384 individus/m² à Metz à près de 11000 ind./m² dans la station aval (Sierck). Les densités sont très hétérogènes au sein d'une station (écart-types importants, Tabl. I) et entre les stations, ce qui traduit généralement une répartition agrégative. Lorsque les espèces d'invertébrés prélevées sont classées par ordre décroissant d'abondance, *H. invalida* se place entre le rang 6 (à Metz, soit 6 % des invertébrés prélevés) et le rang 1 (à Sierck et Cattenom, soit 38 et 50 % des invertébrés prélevés respectivement). Les 2 stations massivement colonisées sont les plus profondes, les plus monotones et les plus artificialisées pour permettre la navigation à grand gabarit (données mésologiques non présentées).

Le suivi de la station d'Argancy de l'automne 2000 à l'automne 2001 montre que la colonisation s'est produite durant l'hiver 2001, avec des densités observées d'emblée assez comparables à celles atteintes un an plus tard (différence non significative). La date de colonisation est confirmée par l'absence de *H. invalida* dans des relevés antérieurs de ce secteur de rivière (données non présentées d'Avril et Juillet 2000). Les rangs d'abondance de *H. invalida* à Argancy, secteur non navigable, varient de 7 en automne 2001 à 24 en été, l'espèce représentant au mieux 3 % des invertébrés collectés à une saison.

Dans la Marne, le suivi dynamique de la station de Joinville montre qu'après un pic démographique en début de colonisation (plus de 8000 ind./m² en juin 2001) les densités semblent diminuer à quelques centaines d'individus par m² (Tabl. I). Cependant, l'abondance relative de *H. invalida* par rapport à l'ensemble du peuplement macrobenthique demeure importante et stable (de 10 à 11 %) pendant les 2 années d'observation, malgré la diminution des densités de 2002. Par ailleurs, *H. invalida* a été observée à la station Meaux, 45 km en amont de Joinville,

Tabl. I. – Densités d'*Hypania invalida* observées dans le chenal de 4 stations de la Moselle, 2 stations de la Marne et 2 stations du Rhône (prélèvements par dragage, présentation de l'amont vers l'aval). n est le nombre de prélèvements (traits de drague) par site, par date.

Stations	Date	n	Densité moyenne (ind.m ⁻²)	Ecart-type	
MOSELLE	Dieulouard	oct-01	3	8137	1680
	Metz	oct-01	3	384	281
	Cattenom	oct-01	3	6051	6155
	Sierck	oct-01	3	11431	9839
MARNE	Meaux	juin-01	3	11	19
		oct-01	3	9	15
	Joinville	juin-02	3	0	
		oct-02	3	0	
		juin-01	3	8152	7951
		oct-01	3	980	337
		juin-02	3	1829	1828
		oct-02	3	642	805
				Densité par m ² de sédiment minéral grossier	
RHONE	Péage de	août-02	1	0	
	Roussillon	déc-02	1	0	
	(partie court-circuitée)	mars-03	1	1	
		mai-03	1	3	
		août-03	1	10	
	nov-03	1	50		
				Densité par litre de sédiment fin (limon)	
RHONE	Péage de	août-02	1	40	
	Roussillon	déc-02	1	25	
	(retenue)	mars-03	1	13	
		mai-03	1	668	
		août-03	1	3	
		nov-03	1	3	

en 2001 en densité faible mais n'y a pas été retrouvée l'année suivante.

Dans le Rhône, des densités voisines de 300 ind./m² ont été notées en juillet et septembre 2003 dans des dragages de graviers d'un ancien cours du Rhône, court-circuité par l'aménagement du barrage de Pierre-Bénite, à l'aval immédiat de Lyon. Plus à l'aval, dans la retenue de Péage-de-Roussillon, 668 individus ont été comptés dans 1 l de sédiment fin limoneux prélevé par dragage au printemps 2003 (Tabl. I). Au niveau de ce dernier aménagement, *H. invalida* était le 6^e taxon en abondance lors du suivi 2003 (4% des individus, présence dans un peu moins de 50% des relevés) (JF Frujet comm pers, données non publiées).

Mésorépartition

Dans la Moselle non naviguée, à Argancy, les densités sont très variables en fonction de la nature des mésohabitats (Fig. 2). Les densités les plus fortes sont observées dans les graviers, les cailloux, les bancs de Corbicules et les litières, où les densités sont comparables ($p = 0,29$, ANOVA de Kruskal-Wallis). Elles sont significativement

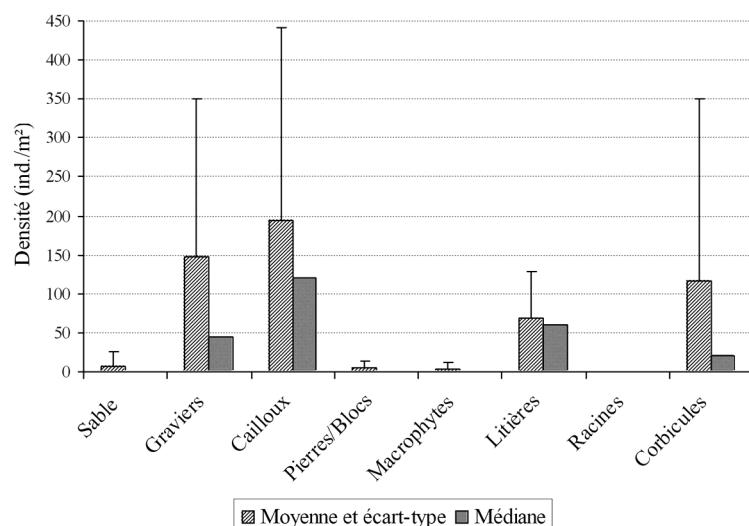


Fig. 2. – Densités moyennes (\pm écart-types) et médianes de *Hypania invalida* dans les différents substrats échantillonnés à Argancy (Moselle). Les observations de 4 saisons sont prises en compte (de l'hiver 2000 à l'automne 2001, l'espèce n'étant pas encore implantée en automne 2000).

plus faibles ($p < 0,05$, ANOVA de Kruskal-Wallis) à quasi nulles dans le sable, les pierres et blocs, et les macrophytes. On relève une absence totale d'individus dans les racines d'arbres rivulaires. Les écart-types importants (coefficient de variation minimum de 41%) traduisent une forte hétérogénéité liée à la saison ou à des facteurs covariants mais cela ne peut être approfondi faute d'une taille d'échantillon suffisante. Les densités médianes sont toujours inférieures aux densités moyennes, traduisant une asymétrie des distributions de fréquences des densités vers des valeurs faibles.

Dans la Marne, échantillonnée exclusivement avec une drague du fait d'une grande hauteur d'eau, *H. invalida* est rencontrée sur tous les types de substrats prospectés (vase, sable, gravier et blocs avec ou sans coquilles), mais montre une préférence significative pour les substrats de granulométrie fine (< 8 mm, $p < 0,05$, test U).

Test d'une relation de facilitation avec *Corbicula*

Dans la station d'Argancy (Moselle), les Corbicules constituent des bancs très denses de plusieurs milliers d'individus par m^2 (Bachmann *et al.* 1997). Dans le milieu naturel, nous n'avons pas observé de différence de densité de *H. invalida* entre les bancs de Corbicules et les graviers, ces derniers représentant un substrat minéral de granulométrie comparable à celle des Bivalves (Fig. 3 test U de Mann-Whitney non significatif, $p = 0,22$). Les substrats artificiels (SA) posés sur graviers présentent des densités de Polychètes plus importantes que ceux posés sur les bancs de Corbicules (test U, $p < 0,01$). Le rang de *H. invalida* dans les SA et sur le fond de la rivière est similaire pour le substrat gravier (10). Pour les Corbicules, il est nettement plus élevé sur le fond (8) que dans les SA (16). Les SA constitués de coquilles vides ou de graviers abritent des densités équivalentes de Polychètes

quel que soit le support sur lequel ils sont posés (tests U, $p = 0,64$). Les SA de Corbicules vivantes posés sur les bancs de Corbicules abritent significativement moins de *H. invalida* que les SA de type graviers et coquilles vides (test de Kruskal-Wallis et comparaison bilatéral multiple, $p < 0,05$). Les SA de Corbicules vivantes posés sur les bancs de graviers abritent une densité significativement moins importante de *H. invalida* que les SA de graviers (test U, $p = 0,037$) mais il n'y a pas de différence avec les SA de coquilles vides ($p > 0,05$).

DISCUSSION

Le suivi régulier des faunes d'eau douce montre que *Hypania invalida* est passée du bassin du Danube à celui du Rhin par le canal du Main (affluent du Rhin) inauguré pour la navigation fluviale à grand gabarit en 1992 (Vanden Bossche *et al.* 2001). L'élargissement de l'aire de répartition de ce Polychète euryhalin s'est donc d'abord effectué de l'aval vers l'amont. Ce patron de dispersion et le passage d'un bassin hydrographique à l'autre n'ont pas pu se faire aussi vite sans la contribution d'activités humaines comme la navigation. Sa dispersion vers l'Ouest est rapide et une progression vers des secteurs hydrographiques sous climat méditerranéen, comme le bas Rhône, est entamée. Dans le cas de bassins comme ceux du Rhône ou de la Seine, la vitesse de progression peut s'expliquer par une dérive vers l'aval des larves planctoniques issues de

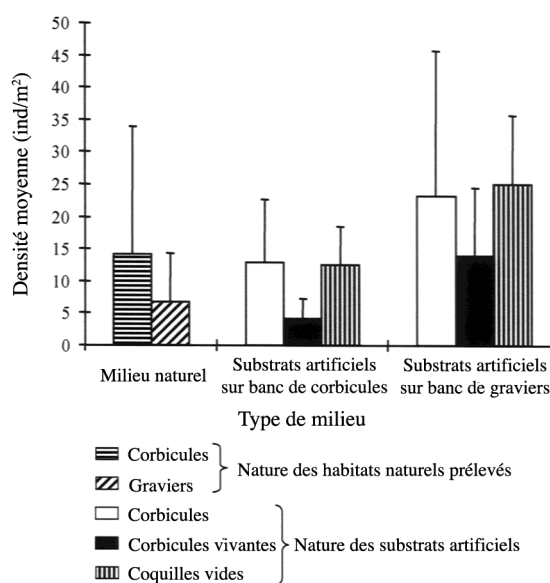


Fig. 3. – Densités moyennes (\pm écart-types) de *Hypania invalida* dans les graviers et bancs de Corbicules du fond de la rivière ainsi que dans des substrats artificiels de 3 types (graviers, coquilles de Corbicules vides, Corbicules vivantes) posés sur des graviers ou des Corbicules.

la reproduction d'individus inoculés sur les secteurs amonts. Il n'est par ailleurs pas exclu que plusieurs voies d'introduction aient été empruntées simultanément.

La répartition longitudinale de l'espèce s'étend de l'hyporithron à l'hypopotamon (Moog 1995), mais les densités les plus importantes sont observées dans l'eupotamon (Sporka 1998). Cette espèce euryèce est aussi bien observée à de très faibles profondeurs d'eau de l'ordre de quelques centimètres qu'à des profondeurs de 70 m dans le delta du Danube (Popescu-Marinescu 1980), voire à plus de 400 m de profondeur (Annenkova 1930). Elle colonise des substrats très divers et dans une gamme de vitesses de courant allant de 0,2 à 1,5 m.s⁻¹ (Dzyuban & Slobodchikov 1980). *H. invalida* est observé à des salinités très variables, de faibles (< 1 ‰) à relativement élevées (20 à 30 ‰).

Compte tenu de cette euryécie et de cette eurytopie, *H. invalida* est le Polychète d'eau douce avec la distribution la plus vaste dans le bassin ponto-caspien (Manoleli 1975). Il présente par conséquent une propension à devenir cosmopolite dès que l'homme favorise son déplacement.

Les densités observées dans les écosystèmes français sont souvent très élevées et proches de celles observées dans le Danube ou le Rhin (Schmidt *et al.* 1998). De nombreux auteurs ont rapporté que la construction de barrages sur les rivières (Danube, Volga, par ex) et la navigation ont favorisé le développement massif de cette espèce (Lvova *et al.* 1996, Vanden Bossche *et al.* 2001).

Les densités peuvent atteindre plus de 10.000 ind./m² juste après la construction d'un barrage (Popescu-Marinescu 1992) ce qui correspond aux densités des milieux les plus artificiels prospectés dans cette étude.

Une préférence de l'espèce pour les supports fins de type vase et sable avec une composante organique (absents du secteur étudié de la Moselle) et les coquilles vides a souvent été évoquée dans les premiers travaux sur l'écologie de *H. invalida* (Beling 1926 cité dans Annenkova 1930). Cette préférence favoriserait son succès dans les conditions de "lac d'accumulation" rencontrées le long des rivières régulées par les réservoirs (Dzyuban & Slobodchikov 1980, Popescu-Marinescu 1980). Le caractère agrégé de la distribution de *H. invalida* observé dans notre étude ainsi que son affinité pour les substrats fins sont en accord avec ces descriptions.

Néanmoins, l'affinité pour les substrats meubles n'est pas exclusive: la disponibilité de substrats allant des graviers aux limons favorise la prolifération de *H. invalida* (Annenkova 1930, Manoleli 1975, Popescu-Marinescu 1980, Russev & Marinov 1964, Sporka 1998). Nos résultats dans la Moselle où les supports fins sont minoritaires confirment cette plasticité écologique vis-à-vis de la nature des fonds, l'espèce colonisant avec succès les graviers, les cailloux et les bancs de Corbicules. Lors des dépouillements d'échantillons, nous avons observé des coquilles vides et des individus vivants de *Dreissena polymorpha* portant plusieurs tubes de *H. invalida*.

Dans la Marne, après une phase d'explosion démographique immédiatement après la colonisation, les densités chutent de manière spectaculaire mais restent assez élevées en comparaison des densités reportées dans la littérature. Ces observations sont en accord avec ce qui a été observé dans la Meuse (Vanden Bossche *et al.* 2001) et correspondent à un schéma démographique relativement classique pour une espèce exotique à caractère invasif (effet 'boom-and-bust' décrit par Williamson 1996). La chute puis la stabilisation des densités sont dues à l'établissement d'interactions fortes avec les espèces en place et avec le milieu. Par ailleurs, certains individus de *H. invalida* trouvés dans la Marne et dans la Seine sur les substrats artificiels benthiques (données non publiées) atteignent les tailles maximales citées dans la littérature (plus de 20 mm, Khlebovich 1968, Lvova *et al.* 1996) ce qui traduit la réussite de l'installation de l'espèce.

Les bancs de Corbicules de la Moselle et de la Marne constituent une singularité récente (postérieure à 1995 et 2000, respectivement) susceptible de favoriser certaines espèces exotiques. Nos tests utilisent des substrats artificiels posés sur le lit fluvial, entraînant ainsi une modification de l'écoulement. Leur représentativité est par conséquent biaisée mais ces pièges restent interprétables dans un cadre comparatif pour la mise en évidence de relations inter-spécifiques. Nos résultats montrent que la granulométrie d'une population dense de *Corbicula* spp. (plusieurs milliers d'individus par m², taille médiane de 18 mm) convient à *H. invalida* mais que les coquilles vivantes abritent moins d'individus que des coquilles vides ou des minéraux de même taille. Ainsi, aucune relation de facilitation n'a pu être mise en évidence entre ces deux espèces mais une légère interaction négative est relevée de la part des Corbicules à l'encontre de *H. invalida*. L'absence d'une interaction positive entre *H. invalida* et les Corbicules pourrait s'expliquer par la possibilité pour ces Bivalves de se déplacer activement grâce à leur pied et de s'enfouir dans les sédiments meubles jusqu'à quelques dizaines de centimètres.

Si la locomotion et les déplacements de *Corbicula* spp. sur et dans le substrat sont gênants pour les Polychètes sessiles tubicoles, une association avec des Dreissènes (*Dreissena polymorpha*), fixées par un byssus, reste possible et serait à tester. Au sein de la famille des Ampharetidae, plusieurs espèces marines sont préférentiellement fixées à des Mollusques vivants, des Éponges ou encore des Ascidies. De plus, l'arrivée de cortèges d'espèces de la même origine biogéographique suggère des relations de facilitation entre espèces introduites au passé évolutif commun (Simberloff & Von Holle 1999, Ricciardi 2001). Comme *Hypania invalida*, d'autres espèces du bassin ponto-caspien sont présentes dans la Moselle, les plus fréquentes étant la Dreissène et les Amphipodes *Chelicorophium curvispinum* et *Dikerogammarus villosus*. Cependant, l'arrivée de *H. invalida* coïncide avec une période de très faibles densités de Dreissènes (Bachmann *et al.*

2001) et une chute spectaculaire des densités de *C. curvispinum* (15^e rang et 2 % des individus de la Moselle à Argancy, données non publiées). La 3^e espèce bien représentée et avec la même origine biogéographique, *D. villosus*, présente un comportement prédateur marqué (Dick & Platvoet 2000, Dick *et al.* 2002) ce qui rend peu probable une interaction positive avec une espèce aussi vulnérable que *H. invalida*, son tube vaseux n'entourant que partiellement l'animal.

En conclusions, *Hypania invalida* est une espèce dont l'extension est très rapide dans de nouveaux milieux dès lors que son passage d'un bassin hydrographique à un autre est favorisé par une activité humaine. Cette espèce semble tirer parti de la disponibilité d'habitats engendrée par l'aménagement des voies d'eau pour la navigation mais probablement également d'une faible résistance de la faune en place. Les chutes de densité consécutives à son explosion démographique suggèrent un faible pouvoir compétiteur, la taille, la forme, la position sur le substrat et le mode de nutrition de cet animal ne lui permettant pas de lutter efficacement contre des espèces plus agressives ou mieux adaptées. En termes de conséquences potentielles, l'installation de *H. invalida* ajoute à la faune des eaux douces d'Europe occidentale une nouvelle espèce encrassant le substrat du fait de la construction de tubes vaseux fixés. Il peut en résulter un colmatage des substrats nuisible aux espèces psammophiles et lithophiles.

Dans le cours aval du Danube, *H. invalida* vit en sympatrie avec *Hypaniola kowalewskii* et *Manayunkia caspia* (Annenkova 1930, Popescu-Marinescu 1980). Ces deux Polychètes supportant les eaux douces et aux spectres de répartition relativement vastes sont de bons candidats pour une future migration vers les écosystèmes ouest-européens.

REMERCIEMENTS - Nous souhaitons remercier chaleureusement JP Vanden Bossche, CRNFB de Wallonie, pour la mise à disposition de documents sur *Hypania invalida*. Merci également à E Avrakova pour sa traduction de l'article de Russev & Marinov (1964). Les auteurs sont reconnaissants aux évaluateurs anonymes dont les corrections et les recommandations ont grandement contribué à améliorer le manuscrit. Ce travail est soutenu par le programme "Invasions biologiques", 2003-2005, du Ministère de l'Écologie et du Développement durable.

RÉFÉRENCES

- Annenkova NP 1930. Freshwater and brackish Polychaeta of the USSR. In The keys to the freshwater organisms of the USSR (in Russian), Moscow: 1-47.
- Bachmann V 2000. Dynamique spatio-temporelle d'espèces invasives, particulièrement *Corbicula* spp. et *Dreissena polymorpha* (Mollusca : Bivalvia) en hydrosystème fluvial : évolution des populations et effets de l'artificialisation sur les peuplements macrobenthiques. Mém thèse Univ Metz (France), 229 p.
- Bachmann V, Beisel JN, Usseglio-Polatera P, Moreteau JC 2001. Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. *Arch Hydrobiol* 151: 263-281.
- Bachmann V, Usseglio-Polatera P, Cegiłka E, Wagner P, Poin-saint JF, Moreteau JC 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.
- Dick JTA, Platvoet D 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proc R Soc Lond Ser B: Biol Sci* 267: 977-983.
- Dick JTA, Platvoet D, Kelly DW 2002. Predatory impact of the freshwater invader, *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). *Can J Fish Aquat Sci* 59: 1078-1084.
- Dzyuban NA, Slobodchikov NB 1980. *Hypania invalida* in the Volga river reservoirs Russian – SFSR USSR and hydrobiological monitoring (in Russian). *Hydrobiol Zh* 16(5): 56-59.
- Gerlach SA 1978. Polychaeta (einschliesslich Archiannelida) (in German). In Illies J eds, Limmofauna Europaea, G. Fisher Publishers, Stuttgart: 138.
- Hughes RM, Noss RF 1992. Biological diversity and biological integrity: current concerns for lakes and streams. *Fisheries* 17(3): 11-19.
- Khlebovich VV 1968. The class of Polychaeta (in Russian). In Atlas of invertebrate animals of Caspian sea, Pischevaja promyshlennost, Moscow: 100.
- Klink A, bij de Vaate A 1996. *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta: Ampharetidae) in the Lower Rhine - new to the Dutch fauna. *Lauterbornia* 25: 57-60
- Kothé P 1968. *Hypania invalida* (Polychaeta, Sedentaria) and *Jaera sarsi* (Isopoda) erstmals in der deutschen Donau. *Arch Hydrobiol Suppl* 34: 88-114.
- Lvova AA, Paliy AV, Sokolova NY 1996. Ponto-Caspian immigrants in the Moscow River within Moscow City (in Russian). *Zoolog Zh* 75: 1273-1274.
- Manoleli D 1975. On the distribution, biology and origin of Polycheta from the Danube and the Danube Delta. *Trav Mus Hist Nat "Grigore Antipa"* 16: 25-33
- Moog OE 1995. Fauna aquatica austriaca. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien.
- Mordukhai-Boltovskoi D 1978. The river Volga and its life. W Junk Publ., The Hague.
- Nechvalenko CP 1977. Change in the fauna of the Volgograd reservoir (in Russian). In The works of Saratov division of GosNIORKh (State Research Institute of Lake and River Fisheries), Saratov: 50-52.
- Pirogov VV, Filchakov VA, Zinchenko TD, Karpyuk MI, Edskiy LB, 1990. New elements in the benthic fauna of the Volga-Kama's reservoir cascade (in Russian). *Zoolog Zh* 69: 38-42.
- Popescu-Marinescu V 1980. Données concernant les Polychètes dulçaquicoles des eaux de la Roumanie. *Trav Mus Hist nat "Grigore Antipa"* 21: 131-138.
- Popescu-Marinescu V 1992. Les populations de *Hypania invalida* (Grube) dans la zone portile de Fier, avant et après la création du lac d'accumulation. *Rev Roum Biol - Biol Anim* 35: 131-140.
- Rahel FJ 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annu Rev Ecol Syst* 33: 291-315.
- Renard E, Bachmann V, Cariou ML, Moreteau JC 2000. Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) suggest the presence of three taxa in French rivers. *Mol Ecol* 9: 2009-2016.

- Ricciardi A 2001. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Can J Fish Aquat Sci* 58: 2513-2525
- Russev B, Marinov T 1964. Sur la faune des Polychètes et des Hirudines du secteur bulgare du Danube (en Bulgare). *Izv zool Inst* 15: 191-197.
- Schmidt WD, Kaiser I, Schuller I 1998. *Hypania invalida* and *Jaera istri*, two newcomers in the whole River Main (in German). *Lauterbornia* 33: 121-123.
- Simberloff D, Von Holle B 1999. Positive interactions of non indigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1: 21-32.
- Sporka F 1998. The typology of floodplain water bodies of the Middle Danube (Slovakia) on the basis of the superficial polychaete and oligochaete fauna. *Hydrobiologia* 386: 55-62.
- Tittizer T 1997. Ausbreitung aquatischer Neozoen (Makrozoobenthos) in den europäischen Wasserstrassen, erläutert am Beispiel des Main-Donau-Kanals. *Schrift Bund Wasserwirtschaft* 4: 113-134.
- Tittizer T 2001. Neozoen in mitteleuropäischen Gewässern, Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Bd. 22 "Gebietsfremde Arten, die Ökologie und der Naturschutz", Dr Friedrich Pfeil Verlag, München: 59-74
- Tittizer T, Schöll F, Banning M, Haybach A, Schleuter M 2000. Aquatische Neozoen im Macrozoobenthos der Binnenwasserstrassen Deutschlands. *Lauterbornia* 39: 1-72.
- Van der Velde G, Paffen BGP, Van den Brink FWB 1994. Decline of zebra mussel populations in the Rhine: competition between two mass invaders (*Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*). *Naturwiss* 81: 32-34.
- Vanden Bossche JP 2002. First records and fast spread of five new (1995-2000) alien species in the River Meuse in Belgium: *Hypania invalida*, *Corbicula fluminea*, *Hemimysis anomala*, *Dikerogammarus villosus* and *Crangonyx pseudo-gracilis*. *Bull Inst R Sc Nat Belg Biol* 72: 73-78.
- Vanden Bossche JP, Cherot F, Delooz E, Grisez F, Josens G 2001. First record of the Pontocaspian invader *Hypania invalida* (Grube, 1860) (Polychaeta : Ampharetidae) in the River Meuse (Belgium). *Belgian J Zool* 131: 183-185.
- Weber E 1964. Süßwasserpolychaeten in der österreichischen Donau. *Arch Hydrobiol* 27: 381-385.
- Williamson M 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, London.

Received January 10, 2005

Accepted April 7, 2005