



Vie et mœurs de la moule

Emmanuel HOLDER

Depuis juillet 2004, Bretagne Vivante suit la population de moules de l'Elez à Brennilis. L'objectif de cette étude est de savoir pour quelles raisons, cette population ne recrute¹ plus. Mais que sait-on de cette espèce de mollusques aux mœurs si particulières ?

Depuis l'époque où on croyait que la perle de la moule d'eau douce naissait d'une larme de sirène tombée dans sa coquille, l'espèce est mieux connue. Partout en Europe, des universitaires, des associations, des organismes publics impliqués dans la conservation de la nature mènent des programmes dont l'objectif est de préserver les dernières populations de moules. C'est à la faveur de ces programmes que la connaissance de l'espèce a énormément progressé ces dix dernières années. Engagée dans une étude consacrée à une population de moules, Bretagne Vivante fait le point sur l'état des connaissances.

Portrait de famille

Margaritifera margaritifera, Linné (1758), est un mollusque bivalve de l'ordre des *Unionoida* et de la famille des *Margaritiferidae*. Les *unionidae* ou naïades regroupent deux familles, les *margaritiferidae* et les *unionidae*, soit une dizaine d'espèces réparties sur tout l'hémisphère Nord. La famille des *margaritiferidae* rassemble des espèces dont les caractéristiques communes sont, par exemple, l'absence de diaphragme, l'incubation des œufs dans les quatre branchies, le *marsupium*² dépourvu de tube adducteur d'eau, des larves sans crochets... Le genre *Margaritifera*, réparti en Amérique du Nord, en Asie et en Europe, regroupe des espèces qui sont toutes en déclin. En Europe, deux espèces appartiennent à ce

genre : *Margaritifera auricularia* – la grande moule et *Margaritifera margaritifera*, toutes deux menacées d'extinction. La moule perlière d'eau douce s'appelle aussi moule perlière, moule ou moule perlière [1a].

La moule est protégée

La moule perlière d'eau douce est une espèce protégée à plusieurs titres. Par la loi française et son arrêté du 7 octobre 1992 fixant la liste des mollusques protégés sur le territoire métropolitain, et par son inscription aux annexes II et V de la Directive Habitats et à l'annexe III de la convention de Berne. La liste rouge de l'Union Mondiale pour la Nature (UICN) classe cette espèce dans la catégorie menacée. Elle est considérée comme faisant face à un très grand risque d'extinction à l'état sauvage, dans un avenir proche, puisqu'une réduction d'au moins 50% de sa population en 10 ans est notée par cet organisme international. Pour la France, l'UICN classe l'espèce dans la catégorie « vulnérable ». C'est le moins qu'on puisse dire puisque Bauer (1988) estime que 90% des moules perlières ont disparu d'Europe centrale au cours du XX^e siècle. L'espèce aurait disparu de plus de 60% des cours d'eau français dans lesquels, elle était présente au début du XX^e siècle avec des diminutions d'effectifs de plus de 90% (Cochet, 2004b).



[1a] Un groupe de moules d'eau douce.
 [1b] *Unio* sp., *Potomida littoralis* (collection Pierre-Yves Pasco) et *Margaritifera margaritifera* photographiées de la même hauteur.

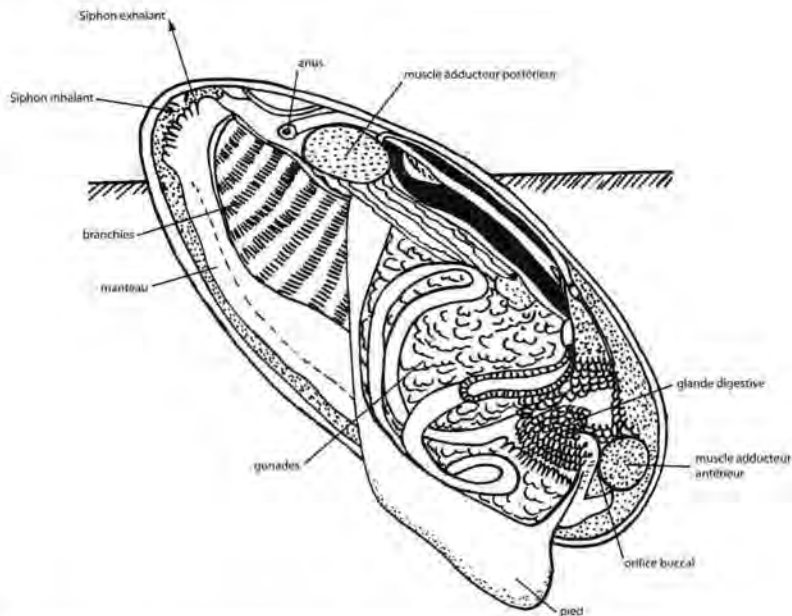
L'adulte

La moule perlière d'eau douce est constituée de deux coquilles réunies par une charnière latérale, un ligament, et maintenues par deux muscles adducteurs. La coquille est recouverte extérieurement d'un épiderme organique, le périostracum, de couleur noire chez les adultes, brune chez les individus les plus jeunes. Elle est constituée de glycoprotéines disposées en lamelles fibreuses. La coquille, *stricto sensu*, est composée de deux couches superposées d'aragonite (minéral constitué de carbonate de calcium) : l'extérieure dite prismatique et l'intérieure, nacrée. La longueur de l'adulte varie entre 110 mm et 159 mm. Sa largeur est comprise entre 40 et 50 mm. L'espèce est typiquement dioïque mais il n'y a pas de dimorphisme sexuel. On peut observer des dents cardinales mais pas de dents latérales ; ce qui permet de la différencier d'autres lamellibranches d'eau douce comme *Potomida littoralis* (plus arrondie) et les espèces du genre *Unio* [1b]. L'intérieur de la coquille est recouverte de nacre blanche, parfois teintée de rose et assez souvent ponctuée de taches en forme de larmes. La partie la plus renflée de la coquille, l'umbo, est le plus souvent érodée et laisse apparaître la coquille sans périostracum. La surface extérieure de chacune des coquilles est couverte d'une série de stries d'accroissement plus ou moins concentriques. Chaque strie correspond à une année de croissance. La distance séparant deux stries annuelles est le reflet des conditions de croissance au cours d'une année donnée. Elle varie selon la température, l'acidité, l'oxygénation de l'eau, mais aussi selon la disponibilité en nourriture (Mutvei & Westermarck, 2000). En fait, la composition physico-chimique de l'eau environnante conditionne directement (température, pH) la croissance de la coquille mais aussi sa composition chimique, tout du moins pour les éléments particulièrement solubles dans l'eau (manganèse, cobalt, fer, zinc). Le corps de la moule est composé du manteau, des branchies, du pied et de la masse viscérale. Le manteau est divisé en deux lobes de couleur jaunâtre qui recouvrent chacun l'une des coquilles. C'est d'ailleurs le manteau qui sécrète la coquille. Le pied, situé au centre du corps, est comprimé en forme de hache. Il peut se contracter et, en faisant saillie hors de la coquille entrouverte, permettre à la moule de se déplacer, à la manière d'une chenille arpeuteuse. Les branchies sont recouvertes de cils vibratiles sans cesse en activité qui permettent à l'eau

de circuler. Elles sont logées dans une cavité palléale³, entre masse viscérale et manteau, et se présentent sous forme de lamelles. La masse viscérale est constituée de la bouche entourée de palpes labiaux, le tube digestif, entouré par le foie, terminé par le rectum et le cœur [2].

La larve de la moule d'eau douce ou glochidie

Chez les bivalves d'eau douce, le développement larvaire se déroule de trois manières selon les groupes taxonomiques. Chez *Dreissena polymorpha*, la moule zébrée, les larves sont véligères⁴. D'autres se développent dans une poche d'incubation (viviparité) comme chez les *Sphaeriidae* et les derniers se développent grâce à une phase parasitaire sur un poisson-hôte comme chez les naïades (*Unionoidae*). C'est ce mode de développement qui est le plus répandu chez les lamellibranches d'eau douce. Les glochidies nées d'œufs fécondés sont stockées dans le marsupium ; chez *Margaritifera margaritifera*, cette poche est formée des deux branchies. Le marsupium contenant des œufs ou des larves est reconnaissable par son aspect gonflé. Quand il s'agit de larves, on note, en plus, des ponctuations nacrées. La moule perlière d'eau douce libère en moyenne entre 3 et 4 millions de glochidies (Walker *et al.*, 2000). La glochidie est formée de deux coquilles arrondies dont les dimensions sont de 60 x 80 µm, faisant de celle-ci la plus petite des larves d'*Unionoidae*. Contrairement à la plupart des autres espèces, la larve de *M. margaritifera* est dépourvue de crochets sur le bord du haut de la coquille ou, s'ils existent, ils sont très petits (Araujo & Ramos, 1998). Le bord de la coquille est formé d'une matière élastique par laquelle la glochidie adhère à l'épithélium des branchies du poisson-hôte. Les deux coquilles sont maintenues par un muscle adducteur responsable des claquements qui agitent la glochidie avant son attachement sur une branchie. Ce mouvement est provoqué par le mucus de la peau d'un poisson ou, artificiellement, par du chlorure de sodium (Lefevre & Curtis, 1910). Dès que la glochidie est fixée, ce muscle reste contracté. Au cours du développement de la jeune moule, il dégénère pour être remplacé par deux muscles adducteurs. En plus du stimulus chimique provoquant un mouvement de claquement de coquilles, la larve détecte son hôte grâce à des poils sensoriels qui ornent son corps mou. De même, des cils



[2] Anatomie de la moule d'eau douce

vibratiles de chaque côté de la charnière produisent un courant d'eau qui draine de l'oxygène et d'autres éléments chimiques. La surface intérieure de la glochidie est recouverte d'un épithélium formé de larges cellules plissées qui sont probablement chargées d'absorber des nutriments des tissus du poisson-hôte après formation du kyste. Comme la plupart des *Unionoidae* vivant dans des eaux rapides, la larve de moule ne possède pas de fil qui, chez les espèces d'habitats lénitiques⁵, assure un rôle de flotteur. La glochidie n'est pas capable, pour autant, de se mouvoir seule dans une rivière (Lefevre & Curtis, 1910). Avant de devenir une jeune moule perlière d'eau douce, la glochidie doit subir une métamorphose dont les événements principaux sont la formation du manteau, du système digestif, du système nerveux, l'émergence d'un large pied cilié et les prémices d'une paire de branchies. Parallèlement à ces transformations physiologiques, des réserves nutritives sont accumulées dans les tissus sous forme de granules sphériques.

La juvénile

La vie de la jeune moule d'eau douce commence par l'ouverture de l'épithélium du kyste qui la libère. Elle se laisse ensuite

tomber au fond de la rivière où elle s'enfouit. À ce stade, elle atteint la taille de 450 μm . La vie benthique commence avant que les branchies ne soient complètement développées. Rapidement, on peut observer quatre paires de branchies papillaires⁶ arborant des cils vibratiles à leur surface. Comparée aux adultes, la jeune moule d'eau douce est remarquablement mobile grâce à son pied allongé capable de mouvements péristaltiques⁷ rapides. La pointe de cet organe peut être également impliquée dans la recherche de nourriture en palpant le film bactérien à l'interface du substrat et de l'eau interstitielle. L'augmentation de taille de la jeune moule perlière d'eau douce est progressive dans le temps et reste dépendante de la température de l'eau. Quelques années après la fin de sa phase enkystée (4 à 10 ans), la jeune moule perlière réapparaît à la surface du substrat.

La perle

Comme chez les bivalves marins, pratiquement tous les *Unionoidae* sont susceptibles de fournir une perle plus ou moins régulière, plus ou moins sphérique. C'est l'intrusion d'un corps allogène dans le manteau qui provoque une réaction de la moule. Celle-ci sécrète une gangue

composée de plusieurs couches de nacre pour isoler cet « envahisseur » et forme ainsi une perle. Durant des siècles, l'homme a pêché la moule perlière d'eau douce et la grande mulette pour en récupérer les perles. Chez la moule perlière d'eau douce, un individu sur mille, en moyenne, produit une perle irrégulière même si certaines mulettes peuvent contenir plusieurs perles [3].

De la procréation à l'émission...

La moule perlière d'eau douce est un des invertébrés dont la longévité est la plus longue, certains individus vivent plus de 100 ans, le record étant de 132 ans (Bauer, 1992), voire plus de 150 ans (J. Geist, comm. pers.) pour des individus de la presqu'île de Kola (Russie). Les moules vivent enterrées aux deux tiers dans le sable grossier ou le gravier fin des ruisseaux et rivières non polluées, oligotrophes⁸ et lotiques⁹. Elles inhalent l'eau (jusqu'à 50 l/j) via leur siphon pour filtrer les minuscules particules organiques dont elles se nourrissent. Là où l'espèce était abondante, il est possible que cette filtration ait contribué à clarifier l'eau d'une rivière, au bénéfice d'autres espèces comme le saumon Atlantique (*Salmo salar*) ou la truite fario (*Salmo trutta*) (Ziuganov *et al.*, 1994). La mulette est donc dioïque comme la plupart des bivalves d'eau douce même si elle peut devenir hermaphrodite en cas de nécessité (sex-ratio déséquilibré, population affaiblie, stress, ...). Elle est mature à l'âge de 10-15 ans quand la taille excède 6,5 cm. Au début de l'été (juin-juillet), les mâles libèrent leur semence dans l'eau qui est ensuite aspirée par les femelles. Les œufs ainsi fécondés se développent dans le marsupium pendant quelques semaines et sont relâchées entre juillet et septembre sous forme de minuscules larves (0,6-



[3] Bracelet de perles d'une moule d'eau douce... mais de quelle espèce ?

0,7 mm) appelées glochidies. Une glochidie ressemble à une moule en miniature mais ses coquilles restent séparées jusqu'à ce qu'elle rencontre un poisson-hôte où elle s'agrippe aux fibres branchiales. Chaque femelle émet entre un et quatre millions de glochidies en une seule fois et l'événement ne dure pas plus de deux jours (Hastie, 2001). Il semble que ce soit un seuil thermique ou un autre événement écologique qui déclenche la libération des glochidies. La proportion des adultes produisant des larves est relativement importante, variant entre 30 et 60%, même dans des populations éparées (Young & Williams, 1983). Pratiquement toutes les glochidies sont entraînées en aval et finissent par mourir mais quelques-unes sont avalées par de jeunes saumons atlantiques (*Salmo salar*), truites de mer (*Salmo trutta trutta*) ou truites fario (*Salmo trutta fario*) et se fixent sur leurs branchies. Le salmonidé devient ainsi le poisson-hôte de la moule perlière. La truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) ne peut en aucun cas remplir ce rôle (Young & Williams, 1984) et encore moins d'autres espèces de poisson. En Amérique du nord, l'omble ou saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) – introduit en Europe – peut être aussi parasité par les glochidies de la moule perlière d'eau douce. Le succès de l'infestation du poisson-hôte par la glochidie de moule perlière d'eau douce est lié au nombre important de larves émises. Il n'y a pas de stratagème, comme chez d'autres espèces d'*Unionoidae*, pour attirer le poisson-hôte et augmenter ainsi la probabilité d'infestation. Quand des truites fario de différentes origines sont mises en contact avec une suspension de glochidies, celles issues du même cours d'eau que la mulette sont plus parasitées (Buddensiek, 1995). De même, en présence de truites farios et de saumons Atlantiques, les glochidies se fixent pratiquement exclusivement sur les saumons et sont rejetées par les truites (Wächtler *et al.*, 2000). Les mécanismes par lesquels un poisson peut se protéger d'une infestation ne sont pas compris dans le détail. Différents auteurs (Bauer, 1987 ; Ziuganov, 1994) ont noté des taux d'infestation moindres chez les truites les plus vieilles et chez celles qui ont déjà été infestées alors que, chez le saumon, c'est l'inverse : les individus qui ont déjà été infestés acceptent plus facilement d'être parasités par la suite (Wächtler *et al.*, 2000). Les jeunes truites farios 0+ (0+ : classe d'âge des poissons de moins d'un an) semblent plus aptes à être parasitées car les individus les plus vieux acquièrent une immunité vis-à-vis des glochidies (Bauer, 1987 ; Ziuganov, 1994) et préfèrent des eaux plus profondes



[4] Une truite fario dans une rivière limpide.

moins fréquentées par les larves de mulette. Mais d'autres auteurs (J. Geist, comm. pers.) estiment que les truites plus âgées ont plus de probabilité d'être parasitées grâce à leur surface de branchies plus grande. Toutefois, les trois premières classes d'âge et particulièrement les 0+ et les 1+, forment l'essentiel de la population de poissons-hôtes (Young & Williams, 1984). Les glochidies infestantes peuvent rester viables jusqu'à six jours (Zuiganov *et al.*, 1994) mais la plupart du temps, elles se fixent dans les heures qui suivent leur émission (Young & Williams, 1984) [4].

De la fixation à la vie autonome...

Peu de temps après la fixation de la glochidie, un kyste se forme autour de la larve. L'épithélium du kyste protège et nourrit la glochidie. Durant cette phase enkystée dans un environnement hyper-oxygéné, la taille de la larve de mulette augmente contrairement à celle de la plupart des *Unionoidae* qui reste inchangée. C'est également au cours de cette période que le taux de carbone contenu dans la larve est multiplié par cent. La durée de la phase enkystée dépend de la taille des glochidies mais aussi de la température de l'eau. Elle peut varier de quelques semaines à plusieurs mois. En principe, la glochidie vit accrochée aux branchies du poisson jusqu'au printemps qui suit sauf si l'hôte rejette la larve. Ce rejet se produit pendant ou juste après l'enkystement de la glochidie (Jansen *et al.*, 1998). La larve se laisse tomber en mai-juin après avoir percé la paroi du kyste de son pied et doit s'enterrer dans un substrat propre composé de sable ou de gravier pour pouvoir se développer. Cette



[5] Pour vérifier si une truite est infestée, il suffit de tirer la tête du poisson en arrière et d'inspecter ses arcs branchiaux.

association ne dérange pas outre mesure le poisson-hôte et permet aux jeunes moules de coloniser de nouvelles zones en amont. Les jeunes moules sont jaunâtres et tirent de plus en plus vers le brun avec l'âge. La mulette se développe très lentement et peut atteindre la taille de 12-15 cm. L'âge et la taille maximums atteints sont très variables selon les populations et sont fonction des conditions abiotiques de leur environnement et notamment de l'hydrochimie et de la température de l'eau (Zuiganov *et al.*, 1994). Les moules perlières issues des populations les plus méridionales ont tendance à grandir plus rapidement, à vivre moins longtemps et avoir moins de succès en matière de reproduction (Hastie, 2001) que les individus vivant dans des eaux plus fraîches, en tête de réseau ou sous des latitudes plus septentrionales (Bauer, 1992 ; Hruska, 1996). Les moules peuvent se ré-enterrer d'elles-mêmes si elles sont déterrées et peuvent aussi se déplacer très lentement sur le substrat. Elles peuvent même se déplacer tout en restant enterrées dans un substrat sableux. La plupart des adultes sont enterrées aux deux tiers alors que les juvéniles sont complètement enterrées dans le substrat et/ou sous des pierres (Hastie *et al.*, 2000). La mortalité de la moule perlière, 113 jours après la fin de sa phase parasitaire, atteint 92,5% quand le poisson-hôte est la truite fario et 63,8% quand il s'agit du saumon atlantique (Young & Williams, 1984). Une fois que la glochidie s'est enterrée dans le substrat, le taux de mortalité diminue fortement (Jansen *et al.*, 1998) et avoisine les 10%. La communauté scientifique est d'ailleurs unanime à ce propos : la phase où les juvéniles s'enfouissent dans le sédiment est la phase la plus critique du cycle biologique de la moule perlière d'eau douce (Hastie, 2001b) avec la période pré-parasitaire [5].

Dynamique de population

La faible mortalité des adultes et leur exceptionnelle longévité ont longtemps compensé la complexité du cycle biologique de la moule et, notamment, son faible taux de recrutement. Il n'y a pas de consensus scientifique sur ce que devrait être une population fonctionnelle de moules d'eau douce en termes de proportion de juvéniles et de distribution des différentes classes d'âge. Théoriquement, dans une population viable, la distribution des différentes classes d'âges doit refléter la qualité du recrutement mais aussi la longévité des individus. Un recrutement peut être considéré comme adéquat quand 20% de la population a moins de 20 ans (Young *et al.*, 2001). Quelques très rares rivières montrent encore cette proportion (Young *et al.*, 2000). Une mortalité de 10% par décennie est considérée comme soutenable si le recrutement est normal (Bauer, 1992). Comme la plupart des études s'accordent à le souligner, le sex-ratio est typiquement de un mâle pour une femelle. La fertilité augmentant avec la longévité, les populations avec les classes d'âge les plus

avancées devraient être plus viables sauf si la mortalité juvénile est particulièrement élevée. Un faible nombre d'individus âgés peut être la conséquence de l'exploitation passée de la moule pour sa perle mais peut tout aussi bien être la résultante de températures trop élevées, de l'eutrophisation des cours d'eau et de l'augmentation des taux de nitrates. Dans le cadre de mesures conservatoires, la transplantation de moules d'une rivière à une autre est relativement risquée avec une mortalité de plus de 50% dans les trois premières années alors que le taux de survie atteint 90% pour des individus déplacés au sein d'une même rivière (Valovirta, 1998). Il doit y avoir soit une accommodation physiologique, soit une adaptation génétique à une rivière en particulier. En ce qui concerne la densité en poissons-hôtes et d'après des observations de terrain, la moyenne minimale pour un recrutement correct parmi les moules d'eau douces serait de 0,2 poissons/m² de rivière (Bauer, 1991) pour les saumons et de 0,3 poissons/m² pour les truites fario (Ziuganov, 1994). Mais les auteurs conviennent qu'il s'agit là d'estimations [6]. Pour favoriser le recrutement chez la moule perlière, on peut augmenter le nombre de poissons-hôte, voire introduire des poissons-hôtes



[6] Le Chalaux, une rivière du Morvan, abrite encore des mulettes.

Paramètres /Auteur	Bauer (1988) Europe centrale	Moorkens (2000) Irlande	Oliver (2000) Ecosse	Cochet (2004b) Massif Central
pH	-	<8 ; >6,3	<7,2 ; >6,5	-
Conductivité	<70 µS/cm	<200 µS/cm	<100 µS/cm	-
Ammoniaque	-	<0,10 mg/l	-	-
Nitrates (NO ₃ ⁻)	<0,5 mg/l	<1,7 mg/l	<1,0 mg/l	<5 mg/l
D.B.O ₅	1,4 mg/l	<3 mg/l	<1,3 mg/l	-
O ₂ dissous	-	>9 mg/l (50% saturation)	90-110% saturation	-
Orthophosphates (PO ₄ ³⁻)	<0,03 mg/l	<0,06 mg/l	<0,03 mg/l	<0,1 mg/l
Carbonate de Ca (CaCO ₃)	2 mg/l	-	<10 mg/l	<10 mg/l

[7] Valeurs-guides de paramètres physico-chimiques pour la moule perlière d'eau douce.

infectés artificiellement par des glochidies. Mais il n'est pas souhaitable de le faire avec des populations de moules vivant dans une rivière dont la qualité de l'eau et du substrat ne conviennent pas à l'espèce. Il faut garder cette solution dans les cas où le recrutement est maigre par la faute d'une densité de poisson-hôte trop basse (Young, 1991).

Une qualité d'eau irréprochable

L'habitat de la moule perlière d'eau douce doit convenir aux trois stades du cycle biologique du mollusque, sachant que les adultes sont plus tolérants à de légères variations de ces conditions que ne le sont les juvéniles (Hastie *et al.*, 2000), notamment quand la glochidie quitte les branchies de son poisson-hôte. La chimie de l'eau est d'autant plus importante pour un animal qu'il est filtreur comme la moule. Plusieurs auteurs proposent des valeurs-guides convenant à l'espèce pour des paramètres physico-chimiques de l'eau. Si les chiffres diffèrent quelque peu selon les auteurs, tous s'accordent pour affirmer que la moule préfère les rivières oligotrophes, non-calcaires, pauvres en nutriments, avec un pH inférieur à 7,5 et une conductivité faible [7].

En ce qui concerne la température, Moorkens (2000) précise qu'aucun changement artificiel, et donc brusque, n'est

toléré par l'espèce. En 2000, des experts de la conservation des invertébrés, dont E.A. Moorkens dirige les travaux, précisent que la température mesurée en aval d'une adduction d'eau ne doit pas varier de plus de 1,5°C par rapport à la température du cours d'eau. De même, durant la période de reproduction, la température de l'eau ne doit pas être inférieure à 21,5°C ou supérieure à 10°C (Moorkens *et al.*, 2000). D'après Bauer (1988), la DBO₅ (Demande Biologique en Oxygène pendant 5 jours), les taux de phosphates et de calcium, sont les paramètres les plus importants concernant les glochidies et les jeunes moules alors que la concentration en nitrates est corrélée avec la mortalité des adultes. Si la qualité de l'eau est importante, la qualité de l'eau interstitielle du substrat ne l'est pas moins pour les glochidies et les juvéniles qui s'enterrent dans le lit de la rivière. Malheureusement, la communauté scientifique dispose de peu de références en la matière et seul Buddensiek *et al.* (1993) donnent quelques valeurs concernant quatre rivières allemandes qui ne sont pas transférables aux autres sites européens. En ce qui concerne les métaux, leur toxicité est notoire pour les mollusques et en particulier les filtreurs (Young, 2005). Le cuivre, notamment, le cadmium, le zinc, le chrome et le nickel sont toxiques pour la moule, même si la coquille la protège partiellement et si des protéines complexes, les métallothionéines, fixent une partie de ces éléments (Young, 2005). Les biocides sont également toxiques à différents niveaux selon le stade du cycle biologique,

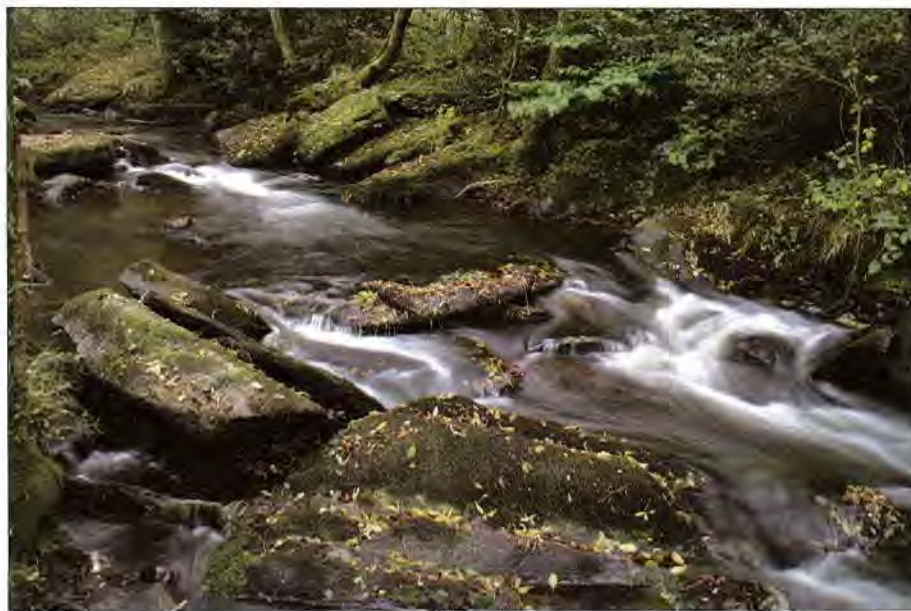
le statut physiologique et la qualité générale de l'eau (Young, 2005). Ces différents toxiques peuvent être isolés par des concrétions de calcium émises par le manteau (Young, 2005). La sensibilité des moules à la détérioration d'un paramètre de son environnement dépend de son état de santé, de la valeur des autres paramètres mésologiques et de son état physiologique (Geist, 2005).

De l'eau, toujours de l'eau

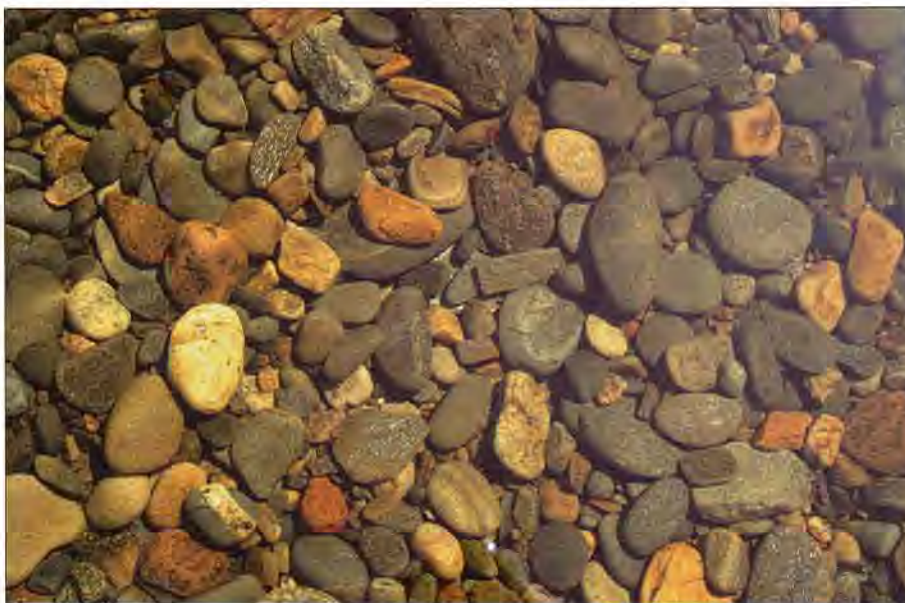
...

L'influence de l'hydrologie sur les microhabitats et particulièrement les effets hydrodynamiques sur le recrutement des juvéniles sont très mal connus. Néanmoins, la plupart des auteurs indiquent que la profondeur du cours d'eau ne doit pas dépasser deux mètres et que la vitesse du courant ne doit pas être supérieure à 2m/s. Le courant en période d'étiage doit rester suffisamment important pour assurer l'oxygénation de l'eau, limiter la sédimentation des particules organo-minérales, éviter le colmatage du lit par la formation d'un film algal et empêcher un stress thermique pour les mulettes. Pour autant, un courant trop fort peut déloger les moules de leur emplacement et peut être désastreux pour les glochidies, pendant leur phase libre avant fixation sur les branchies d'un poisson-hôte ou au cours de leurs vingt

premières années, quand elles sont entièrement enterrées dans le lit de la rivière (Hastie *et al.*, 2001b) [8]. Hastie *et al.* (2001) démontrent qu'une crue centennale détruit 4 à 8% d'une population de mulette par la reformation du lit principal et le déplacement d'un volume important de sédiment. Toutefois, aucune autre recherche concernant l'influence du courant sur l'habitat de la moule perlière d'eau douce, en dehors de ce type d'évènement, n'existe pour l'instant. Même un faible changement hydrologique peut avoir des conséquences sur l'habitat de la moule perlière et, notamment, sur celui des juvéniles (Bauer, 1988 ; Buddensiek *et al.*, 1993). Les captages et autres travaux sur un cours d'eau susceptibles de réduire le courant ou d'augmenter la sédimentation doivent donc être particulièrement suivis afin d'évaluer l'impact environnemental. Les rivières régulées artificiellement, avec une alternance de hautes et de basses eaux, sont particulièrement concernées (Skinner *et al.*, 1993). Le débit de la rivière est, bien entendu, un facteur très important pour les glochidies qui quittent les branchies du poisson-hôte pour s'implanter dans le lit de la rivière. Selon la vitesse du courant, une larve de mulette peut parcourir une distance plus ou moins longue avant d'atteindre le fond de la rivière. Ainsi, avec une vitesse de 0,7 m/s et une profondeur de 1 m, une glochidie peut parcourir 2 km avant d'atteindre le fond de la rivière (Morales *et al.*, 2006). En 2006, Morales *et al.*, modélisent les effets combinés du substrat



[8] Le courant doit être « juste comme il faut ».



[9] La Spey en Ecosse héberge des milliers de mulettes ; son substrat est irréprochable.

et des conditions hydrodynamiques sur la formation des colonies de moules d'eau douce. Cette étude conclut que la qualité de l'habitat de la moule est fortement liée à la vitesse du courant, à la nature du substrat et à la profondeur du courant, et que toute modification du régime hydrodynamique du cours d'eau diminue fortement le taux de recrutement d'une population de moule perlière. De même, la vitesse du courant influe sur la probabilité de fixation des glochidies sur les branchies du poisson-hôte. Avec un courant de 0,4 m/s, les poissons-hôtes ne doivent pas être séparés de plus de quelques centaines de mètres du lieu d'émission des glochidies pour être infestés (Jansen *et al.*, 1998).

Un lit bien fait

La nature du substrat a également son importance. Le substrat-type est composé de sable fin stabilisé parmi des grosses pierres et des rochers dans un courant d'eau assez rapide, même si un tel habitat peut être dommageable aux plus jeunes en cas de crues importantes (Vannote & Minshall, 1982 ; Morales *et al.*, 2006). Les zones où on trouve cet habitat-type ont l'avantage d'être bien oxygénées et exemptes de vase. La présence de roches et de grosses pierres est essentielle puisqu'elles permettent de réduire localement le courant, créant ainsi des zones de calme appréciées par les mulettes (Morales *et al.*, 2006) [9]. Ces

défecteurs naturels sont essentiels en cas de fortes crues ou de lâchers d'eau importants. La présence de sable est également importante car les juvéniles en ont besoin pour pouvoir s'y enfouir. On estime que les juvéniles requièrent un sédiment peu chargé en matière organique (Bauer *et al.*, 1980) avec une structure qui permette les échanges entre l'eau libre et l'eau interstitielle. Les taux d'oxygène dissous, d'ammoniaque, et le pH sont des paramètres déterminants quant à la nature chimique de l'eau interstitielle adéquate pour la moule d'eau douce (Buddensiek *et al.*, 1993). La pente peut affecter la distribution de la moule par son impact sur la stabilité du substrat et une déclinaison de 0,8 m à 3 m pour 1 km est idéale (Purser, 1985). La plupart des adultes vivent en colonie dans un substrat composé de roches, pierres, galets et sable, à la fin d'un « pool » ou dans une zone où le courant est modéré. La stabilité du sédiment à ces endroits est appréciée des moules d'eau douce. À l'inverse, l'intérieur d'un méandre, par exemple, ou un endroit où s'accumule le sable et les galets en suspension sont rarement habités par les moules à cause de leur instabilité (Hastie *et al.*, 2000). Les faciès occupés par une végétation dense ne conviennent pas plus à la moule d'eau douce tant cet enchevêtrement végétal retient les particules minérales et organiques. L'envasement du substrat est également un problème qui augmente avec l'eutrophisation du cours d'eau. L'érosion des berges, l'abreuvement du bétail dans le cours d'eau, les inondations et les drainages sont

responsables de l'augmentation de la charge en sédiment et menacent les adultes comme les juvéniles. Ces derniers suffoquent si le substrat est colmaté par du sédiment fin (Hastie *et al.*, 2000). Le taux de 30 mg/L de M.E.S. (Matière En Suspension) est le maximum que puisse tolérer l'adulte (Valovirta, 1998) sauf si c'est un événement court comme une inondation. La turbidité idéale pour la mulette est inférieure à 10 mg/l.

Des rivières comme on les aime ...

Les rivières abritant des moules d'eau douce sont le plus souvent ombragées grâce à la végétation des berges [10]. Idéalement, celle-ci doit être partagée en trois strates : herbacée, arbustive et arborescente. L'ombre permet de conserver une certaine fraîcheur durant les mois d'été et d'éviter la formation de film algal à la surface du substrat. Dans des rivières très oligotrophes, comme en Ecosse ou en presqu'île de Kola,

la couverture forestière n'est pas nécessaire pour éviter ce développement végétal tant les nutriments sont rares et le courant suffisant pour garder des températures convenables. Hruska (1996) suggère que l'environnement direct d'une rivière fournit les juvéniles en particules nutritives. Il précise que les prairies humides et les mégaphorbaies sont particulièrement bénéfiques à la croissance des juvéniles. D'après lui, les produits de dégradation d'une herbe en particulier nourrissent les juvéniles des rivières tchèques (J. Geist, comm. pers.). Une étude détaillée des macrohabitats de la moule perlière en Ecosse sur la rivière Spey démontre la corrélation positive de la distribution des moules et d'un substrat grossier, un courant d'eau rapide, une berge boisée et les méandres d'une rivière (Hastie *et al.*, 2004). Au contraire, la corrélation est négative avec les zones de gros graviers, les ouvrages anti-inondation, les eaux calmes, les plantes aquatiques trop nombreuses et les berges qui s'érodent. Hormis une exception en Irlande – *Margaritifera margaritifera* F.



[10] Les moules ne vivent pas dans le coin le moins beau de l'Elez.

[11] La Spey est une rivière écossaise qui abrite encore de nombreuses populations de moules d'eau douce.



durrovensis - toutes les rivières abritant la moule perlière coulent sur des roches siliceuses. On retrouve l'espèce dans la plupart des anciens massifs montagneux comme le Massif Central ou les Vosges (Cochet, 2004b). Enfin, l'habitat typique de la moule d'eau douce en Europe et en France, en particulier, est la « Rivière des étages planitiaires à montagnard avec végétation du *Ranunculon fluitantis* et du *Callitricho-Batrachion* (code EUR15 : 3260 ; code Corinne : 24.4) ».

Une moule universelle

Margaritifera margaritifera est présente de la côte est de l'Amérique du Nord à l'Est du continent Eurasien et jusqu'au Japon. En Europe, les plus belles stations se trouvent en Irlande, en Ecosse, en Scandinavie et en Sibérie [11]. Plus on se rapproche de la Méditerranée, plus l'espèce se raréfie avec quelques stations plus ou moins relictuelles en France, Allemagne,

Autriche, Luxembourg, République Tchèque et Belgique. L'espèce est considérée comme disparue de l'Espagne, de la Pologne et du Danemark. En France, 59 rivières du Massif central et du Morvan abritent encore la moule, 18 dans le Massif armoricain, 1 dans les Vosges, 2 dans les Pyrénées ; soient 80 rivières françaises (Cochet, 2004b). L'espèce a disparu de plus de 60% des cours d'eau qu'elle occupait encore au début du XX^e siècle et, quand la comparaison est possible, des diminutions d'effectifs de plus de 90% sont notées (Cochet, 2004b). Au milieu des années 70, un malacologue¹² européen affirme qu'il n'existe plus qu'une seule station de moule en France, dans le Finistère. En 1996, l'association Bretagne Vivante mène une étude sur la répartition de la moule perlière d'eau douce en Bretagne. Une campagne de prospections sur le terrain [12] (1200 km parcourus – des dizaines d'informateurs interrogés) permet de distinguer 71 stations anciennes dont seules 10 abritent encore des individus vivants en 1996. Ces stations sont localisées

Cours d'eau	Prospection (Km)	Stations vivantes	Stations éteintes	Stations non trouvées	Indices	Rivières occupées par la mulette :
Aber Wrac'h	80	0	1	1	Cq/T	
Aulne *	190	3	10	3	B/Cq/T	Elez (+ de 2000 ind.) Fao (- de 20 ind.) Squiriou (- de 10 ind.)
Aven	20	0	1	0	B	
Blavet*	80	2	4	0	Cq	La Bonne Chère (+ de 60 ind.) Ruisseau de l'étang du Loc'h (+ de 20 ind.)
Douron	70	0	5	0	Cq/T	
Dourduff	58	0	0	1	T	
Elorn	60	1	2	0	B/T	Elorn (- de 10 ind.)
Hôpital	20	0	1	0	T	
Hyère*	40	1	0	1	B	Corong (+ de 30 ind.)
Ille	0	0	0	1	B	
Jarlot*	72	0	0	2	T	
Laïta*	70	1	2	2	B/Cq	Ellé (- de 10 ind.)
Léguer	20	0	0	2	Cq	
Lannion*	20	0	0	2	T	
Leff*	20	0	0	2	T	
Migonne	20	0	0	1	T	
Odet*	100	0	2	1	B/Coll	
Penzé*	150	1	3	0	Cq/T	Penzé (- de 10 ind.)
Pont l'Abbé*	0	0	1	2	B	
Queffleuth	60	0	2	0	Cq/T	
Trieux*	0	0	0	3	T	
Scorff	30	1	0	0	T	Scorff (- de 10 ind.)
Fougères	0	0	0	1	Coll	
Billier	0	0	0	1	B	
Lesneven	0	0	0	1	B	
Total	1180	10	34	27		

[12] Situation des 71 stations historiques en 1996 d'après Quéré, 1996

Légende : stations vivantes : des individus vivants sont dénombrés ; stations éteintes : localisation connue précisément mais sans un seul individu vivant ; stations non trouvées : malgré des indices, aucune preuve ne permet de se prononcer sur le maintien ou l'extinction de la station. Indices : Cq = coquille ; Coll = collection ; B = bibliographie ; T = témoignage.

à l'Ouest de la presqu'île bretonne – la basse Bretagne - dans les départements du Morbihan, des Côtes d'Armor et surtout du Finistère. À cette date, les 10 stations regroupent 3000 individus environ, dont 90% vivent dans l'Elez. Les autres rivières n'abritent plus que quelques dizaines d'individus, tout au plus.

De plus, aucune population de moule perlière ne recrute plus en Bretagne hormis, peut être, celle du ruisseau de l'étang du Loc'h qui comporte plusieurs

classes d'âge dont des petits individus (< 5cm). En 1998, Cochet publie un inventaire des cours d'eau à *Margaritifera margaritifera* en France et ajoute une station à l'inventaire de Quéré composée de 5 coquilles sur l'Airon en Ille-et-Vilaine, sans observer d'individus vivants. En 2000, un inventaire plus approfondi permet de compter 620 individus sur la totalité de la Bonne Chère, un affluent de la Sarre, et 18 individus sur les 3 km prospectés du Scorff (Quéré, 2000) [13]. Les différences avec le comptage de 1996 démontrent la



[13] La Bonne Chère est une rivière plus calme que l'Elez.



[14] La loutre est un prédateur très occasionnel de la moule.

difficulté de la prospection et la nécessité de poursuivre les investigations sur le terrain. D'après Cochet (1998) et les références bibliographiques recueillies, notamment l'ouvrage de Bonnemère (1901) qui affirme que les rivières bretonnes étaient « comme pavées de moules », les effectifs de la moule en Bretagne auraient diminué de 99,9%.

Les menaces

Les menaces sont diverses et variées mais il est notoire que l'homme a sur-exploité la moule d'eau douce pour sa perle comme le démontrent tous les écrits concernant l'espèce et sa pêche (Cambry, 1836 ; Bonnemère, 1901 ; Goldfinger, 1971 ; Cochet, 2004a). La détérioration de la qualité physico-chimique des cours d'eau par leur eutrophisation (nitrates, phosphates) est la raison principale de l'actuel déclin des populations relictuelles (Skinner, 2003). Le colmatage du lit des rivières à cause de l'érosion des berges (drainage, abreuvement du bétail, curage, parcelles agricoles à nu, passages à gué, inondations, lâchers d'eau) et de l'enrichissement organique des cours d'eau est également responsable de la diminution des effectifs d'adultes mais aussi

de l'absence de recrutement chez la plupart des populations. Des atteintes directes - aménagements de cours d'eau, travaux forestiers sur berge, traversée d'engins, de bétail ou de randonneurs - sont également des menaces réelles pour la moule. Bien entendu, vu le cycle biologique de l'espèce, les menaces qui pèsent sur les poissons-hôtes concernent indirectement la moule perlière d'eau douce que ce soient les entraves à la remontée du saumon Atlantique et sa sur-pêche, le colmatage des frayères de salmonidés, la détérioration de la qualité de l'eau ou les étiages sévères durant l'été. Les menaces qui pèsent sur les salmonidés sont donc, pour la plupart d'entre elles, les mêmes que celles qui concernent la moule, qualifiant celle-ci d'espèce-parapluie (*umbrella species*). La littérature rapporte d'autres facteurs responsables de la diminution des effectifs de moule comme les ouvrages hydroélectriques, les piscicultures (Young, 1995), l'extraction de sable et de gravier (Young & Williams, 1983) ou la disparition des bandes enherbées entre les champs et les rivières (Costello *et al.*, 1998). La prédation sur la moule d'eau douce semble plus ponctuelle et plus anecdotique. En effet, si la loutre (*Lutra lutra*) peut occasionnellement s'attaquer à la moule d'eau douce (Cochet, 2004), les cas de

prédation sont assez rares et peu de témoignages relatent ce genre d'événements [14]. Le rat musqué (*Ondatra zibethicus*), en revanche, peut exercer une prédation beaucoup plus importante sur le mollusque et ses prélèvements peuvent poser problème pour une population de moule déjà menacée (Zahner-Meike & Hanson, 1999). En ce qui concerne le ragondin (*Myocastor coypus*), aucun témoignage de prédation sur la moule perlière d'eau douce n'est à rapporter, même si ce rongeur est un grand amateur de mollusques comme l'anodonte des cygnes (*Anodonta cygnea*). Cela s'explique certainement par des *preferendum* écologiques différents : le ragondin ne fréquente pas les zones de courant où se rencontrent les moules. La prédation de la loutre sur des poissons-hôtes peut, en revanche, être dommageable à la moule. Pour autant, cette prédation n'est pas si importante surtout s'il s'agit de truites sauvages. Ainsi, les truites farios sauvages de la rivière Trend au Danemark constituent 8% du régime alimentaire des loutres fréquentant ce cours d'eau (Jacobsen, 2005). Par contre, ce taux passe à 33% quelques jours après un lâcher de truites d'élevage. Cette proportion est donc à prendre en compte dans les programmes de restauration des populations de moules perlières grâce au lâcher de truites infestées de glochidies. La disparition ou tout du moins la forte diminution de saumons atlantiques dans certaines rivières peut également être considérée comme une des causes de la raréfaction de la moule d'eau douce. D'une façon générale, la dégradation de l'habitat des poissons-hôtes pose les mêmes problèmes à la moule perlière d'eau douce (Cosgrove *et al.*, 2000a).

Glossaire

- 1 - recruter : une population recrute quand les individus qui la composent se reproduisent et que des juvéniles enrichissent cette population. Une population recrute également quand des individus migrants l'enrichissent.
- 2 - marsupium : poche formée dans les branchies qui contient les œufs et les larves avant de les libérer.
- 3 - palléal : relatif au manteau des mollusques.
- 4 - une larve véligère fait partie du zooplancton.
- 5 - lénitique : qualifie les cours d'eau au courant lent.
- 6 - papillaire : formé de papilles
- 7 - péristaltisme : ondes de contractions musculaires d'un organe tubulaire, en particulier de l'intestin, se propageant de proche en proche et faisant avancer le contenu de l'organe.
- 8 - oligotrophe : pauvre en élément nutritif. Son contraire est « polytrophe » et non « eutrophe » que la littérature scientifique anglaise a imposé. « Eutrophe » signifie « bien nourri » et évoque un écosystème dont les transferts énergétiques s'effectuent sans perte ni accumulation. C'est le contraire de dystrophe.
- 9 - lotique : qualifie les cours d'eau au courant rapide.
- 10 - pool : mot anglais désignant une zone un peu plus profonde dans une rivière.
- 11 - turbidité : teneur en matériaux en suspension
- 12 - malacologie : étude des mollusques
- 13 - espèce-parapluie : se dit d'une espèce qui entretient une relation écologique particulière avec son environnement et qui fait bénéficier l'ensemble de la faune et la flore qui la côtoient de sa protection tutélaire.

Emmanuel HODER est responsable des réserves Bretagne Vivante des monts d'Arrée. reserves-monts-arree@bretagne-vivante.asso.fr