

Université du Québec

Thèse présentée à :

Université du Québec à Trois-Rivières

comme exigence partielle

de la maîtrise en Sciences de l'Environnement

par

Yvon Letarte

ÉTUDE BIO-ÉCOLOGIQUE D'UNE POPULATION DE

*Sphaerium corneum* (Linné, 1758)

(MOLLUSCA: BIVALVIA: SPHAERIIDAE)

DU LAC SAINT-PIERRE (FLEUVE SAINT-LAURENT, QUÉBEC)

avril 1985

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## REMERCIEMENTS

J'exprime mes sincères remerciements aux personnes qui m'ont aidé à réaliser cette étude.

Au docteur Guy Vaillancourt, directeur de ce projet, pour son soutien ainsi que pour les moyens techniques mis à ma disposition.

Au docteur Antoine Aubin, pour sa disponibilité et ses conseils concernant les questions statistiques.

À Messieurs Louis Lamontagne et Roberto Gagnon, chimistes, pour l'aide technique qu'ils ont bien voulu m'apporter dans le cadre des analyses physico-chimiques.

Au docteur G. L. Mackie, de l'Université de Guelph, Ontario, pour l'identification de certains spécimens.

Aux docteurs Alain Maire et LeRoy Pazdernick ainsi qu'à Monsieur J.-P. Dumas, pour leurs conseils judicieux.

Enfin, je sais gré à ma conjointe, Dominique Noël, pour sa compréhension, son soutien moral et ses encouragements.

## TABLE DES MATIÈRES

	Page
REMERCIEMENTS . . . . .	i
TABLE DES MATIÈRES . . . . .	ii
LISTE DES FIGURES . . . . .	iv
LISTE DES TABLEAUX . . . . .	vi
INTRODUCTION . . . . .	1
CHAPITRES	
I DESCRIPTION DE LA ZONE ÉCHANTILLONNÉE . . . . .	5
II MATÉRIEL ET MÉTHODE . . . . .	8
1. Études physico-chimiques . . . . .	8
2. Études bio-écologiques de la population . . . . .	10
2.1 L'échantillonnage . . . . .	10
2.2 La distribution . . . . .	14
2.3 La croissance . . . . .	17
2.4 La biomasse . . . . .	19
2.5 Production et productivité . . . . .	20
2.6 La reproduction . . . . .	21
III RÉSULTATS ET DISCUSSION . . . . .	23
1. Études physico-chimiques . . . . .	23

2.	Études bio-écologiques de la population . . . . .	25
2.1	La structure de la population . . . . .	25
2.2	La distribution . . . . .	34
2.3	La croissance . . . . .	48
2.4	La biomasse . . . . .	59
2.5	Production et productivité . . . . .	67
2.6	La reproduction . . . . .	75
CONCLUSION . . . . .		97
SOMMAIRE . . . . .		99
RÉFÉRENCES . . . . .		103
ANNEXE A: CALENDRIER D'ÉCHANTILLONNAGE . . . . .		117

## LISTE DES FIGURES

	Page
Figure 1: Emplacement de la zone d'étude . . . . .	6
Figure 2: Représentation schématisée de <i>Sphaerium</i> corneum (L.) montrant l'axe suivant lequel est mesuré un spécimen . . . . .	13
Figure 3: Températures enregistrées en surface dans la zone d'étude . . . . .	26
Figure 4: Histogrammes de fréquences des classes de longueurs . . . . .	28
Figure 5: Évolution de la densité moyenne des individus . . . . .	31
Figure 6: Relation entre le nombre d'échantillons et les effectifs rencontrés telle qu'établie à partir de quatre échantillonnages (30 juin, 13 et 27 juillet et 10 août 1983). . . . .	35
Figure 7: Régression: logarithme du poids sec (PS) en fonction du logarithme de la longueur . . . . .	51

Figure 8: Régression: logarithme du poids sec de chair (PSC) en fonction du loga- rithme de la longueur . . . . .	52
Figure 9: Relations longueur-poids, en poids sec (PS) et en poids sec de chair (PSC) . . . . .	55
Figure 10: Production cumulative, en poids sec (PS) et en poids sec de chair (PSC), du 19 mai 1983 au 19 mai 1984 . . . . .	70
Figure 11: Relations entre le nombre d'embryons et la longueur du géniteur, du 15 juin 1983 au 15 juin 1984 . . . . .	78
Figure 12: Relations entre la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du géniteur, du 15 juin 1983 au 15 juin 1984 . . . . .	85

## LISTE DES TABLEAUX

	Page
Tableau 1: Méthodes utilisées pour les analyses physico-chimiques . . . . .	9
Tableau 2: Valeurs des paramètres physico-chimiques mesurés lors des prélèvements du 26 octobre 1983 et du 1er août 1984 . . . . .	24
Tableau 3: Densités moyennes des individus au mètre carré pour chaque échantillonnage . . . . .	30
Tableau 4: Valeurs de l'indice de Morisita ( $I_s$ ) et résultats de la formule de David et Moore (w) pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage . . . . .	38
Tableau 5: Nombres, longueurs, poids sec et sec de chair des spécimens utilisés pour établir les relations longueur-poids . . . . .	49
Tableau 6: Variation du rapport "poids sec de chair sur poids sec" (PSC/PS) et de la propor- tion de cendres ((PS-PSC)/PS) selon la taille des spécimens . . . . .	57



Tableau 7:	Valeurs estimées de biomasse en poids sec et en poids sec de chair pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage . . . . .	60
Tableau 8:	Production, en poids sec (PS) et en poids sec de chair (PSC), du 19 mai 1983 au 19 mai 1984 . . . . .	68
Tableau 9:	Productivité et temps de renouvellement de la population et de chaque cohorte, du 19 mai au 13 juillet 1983 . . . . .	73
Tableau 10:	Équations et niveaux de signification des régressions concernant l'étude de la reproduction . . . . .	79
Tableau 11:	Nombres moyens d'embryons et longueurs moyennes des embryons les plus longs pour chaque classe de longueurs des spécimens disséqués et chaque date d'échantillonnage traitée . . . . .	82
Tableau 12:	Nombres et longueurs maximums d'embryons retrouvés dans un spécimen pour chaque échantillonnage traité . . . . .	93

## INTRODUCTION

La faune malacologique représente une fraction importante du benthos dans le fleuve Saint-Laurent, milieu naturel exceptionnel par la qualité et la diversité de ses potentiels. Certaines espèces y sont même dominantes au niveau trophique secondaire. En plus de constituer un groupe taxonomique varié et largement distribué, les mollusques peuvent jouer un rôle appréciable dans l'équilibre des écosystèmes par l'entremise des chaînes alimentaires et du pouvoir épurateur des espèces filtreuses.

À ce jour, les gastéropodes des zones littorales et sublittorales de ce cours d'eau ont surtout attiré l'attention des chercheurs; ainsi, dans le secteur atidal, les travaux de Léoturneau (1982), Pinel-Alloul (1969; 1975), Pinel-Alloul et Magnin (1971; 1973; 1979), Stanczykowska *et al* (1971; 1972), Stanczykowska et Magnin (1973) ont notamment précisé certains aspects de la biologie et du cycle vital des espèces les plus importantes. Dans le haut-estuaire d'eau douce, les études de Vaillancourt et Aubin (1972), Vaillancourt *et al* (1976), Vincent et Vaillancourt (1978; 1981), Vincent (1979), Vincent *et al* (1981a; 1981b) et Harvey *et al* (1983) ont grandement contribué à améliorer nos connaissances sur les organismes benthiques et leurs milieux de vie.

Un échantillonnage exploratif des invertébrés benthiques du lac Saint-Pierre, élargissement du fleuve Saint-Laurent, a été effectué en 1980 par le Groupe de Recherche sur les Écosystèmes Aquatiques (G.R.É.A.) de l'Université du Québec à Trois-Rivières; il a révélé la présence d'une très abondante population de *Sphaerium corneum* (Linné, 1758). Représentant du groupe des *Sphaeriidae*, famille assez répandue en eau douce au Canada, ce lamelibranche a fait l'objet de très peu d'études en Amérique du Nord. Dans le lac Saint-Pierre, sa densité de population peut atteindre par endroits près de 10 000 individus au mètre carré, ce qui en fait l'espèce dominante au niveau trophique secondaire. *Sphaerium corneum* est une espèce filtreuse; sa taille maximale est d'environ dix millimètres. L'utilisation des *Sphaeriidae* comme source de nourriture a déjà été mentionnée par certains auteurs, notamment en ce qui concerne des espèces de poissons, canards et sangsues (Gale, 1969).

L'abondance de *Sphaerium corneum* en nombre d'individus et en biomasse, de même que sa capacité filtrante et sa valeur probable comme source de nourriture pour des vertébrés d'importance cynégétique ou halieutique, jointes au fait qu'elle ait été si peu étudiée sur notre continent, font de cette espèce un point d'intérêt certain.

Plusieurs espèces de la famille des *Sphaeriidae* ont retenu l'attention des chercheurs au Canada et aux États-Unis. Succès-

sivement, Gilmore (1917), Monk (1928), Thomas (1959), Heard (1964), Gale (1976), Zumoff (1973) se sont intéressés à la biologie de certaines espèces, alors que Heard (1965a; 1965b; 1977), Gale (1969), Avolizi (1971; 1976), Bishop et De Garis (1976), Healey (1978), Clarke (1979), Mackie (1979), Vincent (1979), Vincent *et al* (1981b), Hornbach *et al* (1982) et Mackie et Flippance (1983a; 1983b) ont effectué des études de population ou ont traité de la reproduction.

D'autres auteurs ont étudié des *Sphaeriidae* dans le cadre de recherches portant sur un thème plus général, comme le contenu calorifique et le métabolisme (Wissing *et al*, 1982; Hornbach *et al*, 1983), l'accumulation de métaux lourds (Anderson, 1977), le contenu en calcium (Mackie et Flippance, 1983c) ainsi que la diversité génétique et morphologique (Hornbach *et al*, 1980). Pour ce qui est de l'espèce qui nous intéresse plus particulièrement, l'article de Heard (1977) demeure un ouvrage de référence pour l'Amérique du Nord.

C'est essentiellement d'Europe et d'Asie que nous proviennent les études effectuées à ce jour sur *Sphaerium corneum*. Dès 1828, Jacobsen décrit l'anatomie de ce mollusque acéphale, puis Crowther (1894), Poyarkoff (1910) et Schereschewsky (1911) ont traité plus particulièrement de l'incubation des embryons dans les branchies, alors que Alimov (1965) s'est attardé à la consommation d'oxygène. Parallèlement, plusieurs auteurs ont ef-

fectué des études de population: Thiel (1924; 1926), Alimov (1967), Arabina (1968), Mitropol'skii (1969a). Ce dernier (Mitropol'skii, 1969b), de même que Hinz et Scheil (1972) et Benedens et Hinz (1980) ont mesuré le taux de filtration de *S. corneum*; Zařka (1970) a estimé pour sa part la productivité de l'espèce à partir des résultats d'Arabina (1968). En Angleterre, Dussart (1979) a étudié la corrélation entre l'abondance de *S. corneum* et divers paramètres physico-chimiques. Enfin, l'ouvrage de référence le plus élaboré est celui de Bennett (1970), qui a étudié plusieurs aspects de la bio-écologie de l'espèce qui nous occupe dans un cours d'eau du Sussex (Angleterre).

Dans le cadre de cette recherche, nous nous sommes intéressés à une population vivant dans le lac Saint-Pierre. Au cours des 22 échantillonnages que nous avons effectués, couvrant une période d'un peu plus d'un an, nous avons récolté quelque 32 000 individus, pour une surface totale de substrat prélevé de moins de 8 mètres carrés. Ce nombre considérable de spécimens, qui reflète l'abondance de l'espèce dans le milieu, nous a permis d'étudier la structure de la population ainsi que divers aspects de son cycle vital et de sa bio-écologie, tels la distribution, la croissance, la biomasse, la production, la productivité, la reproduction.

## CHAPITRE 1

### DESCRIPTION DE LA ZONE ÉCHANTILLONNÉE

La zone d'étude se situe dans le lac Saint-Pierre, élargissement du fleuve Saint-Laurent entre Sorel et Pointe-du-Lac. Une superficie à peu près rectangulaire d'environ un tiers de kilomètre carré a été balisée; elle se situe en aval de l'embouchure de la rivière du Loup, à mi-chemin entre la rive Nord et la voie maritime (figure 1).

La profondeur de cette zone d'étude varie approximativement de deux à quatre mètres. La granulométrie du sédiment varie de sableux à vaseux selon les endroits. Le fond supportait durant l'été 1983 une grande quantité de vallisnères (*Vallisneria sp.*), plantes aquatiques à feuilles basillaires, rubanées, flottantes.

Cette région, pour laquelle l'amplitude de la marée d'eau douce est à peu près nulle (Vincent, 1979), est exposée aux vents dominants étant donné le caractère très ouvert du milieu; nous y avons accédé en bateau à moteur même durant l'hiver, où

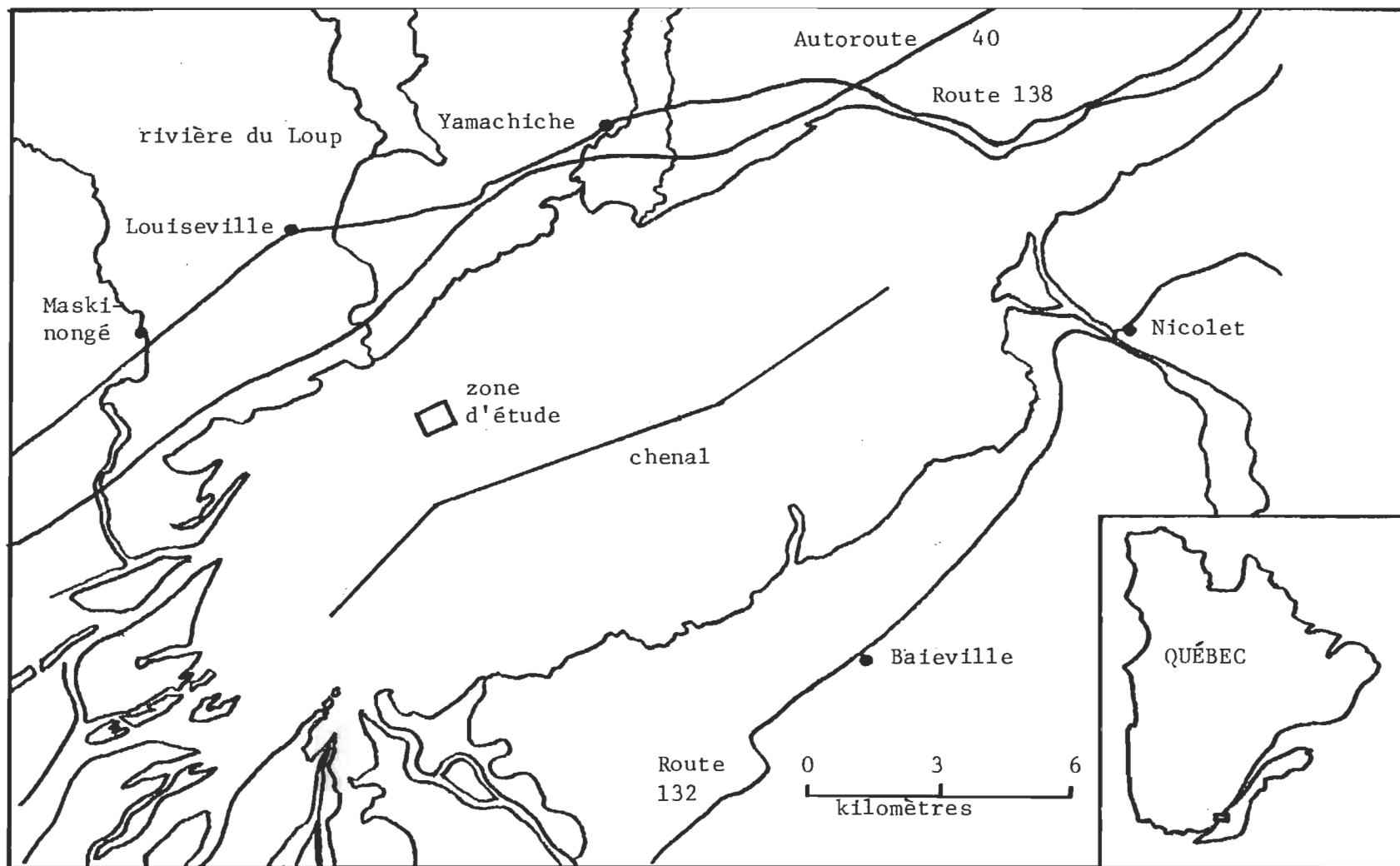


Figure 1. Emplacement de la zone d'étude.

les glaces dérivent à l'occasion, laissant la voie navigable.

Les échantillonnages de benthos se sont déroulés du 19 mai 1983 au 13 juillet 1984; les prélèvements d'eau et les diverses analyses physico-chimiques ont eu lieu les 26 octobre 1983 et 1er août 1984.



## CHAPITRE 2

### MATÉRIEL ET MÉTHODE

#### 1. Études physico-chimiques

Afin de caractériser les eaux en période de crue et d'étiage, nous avons effectué deux séries d'analyses physico-chimiques: la première le 26 octobre 1983 et l'autre le 1er août 1984. Nous avons retenu les paramètres suivants: température, oxygène dissous, pH, alcalinité, teneur en calcium, conductance, turbidité, vitesse du courant. Notre choix se fonde sur les travaux de Loosanoff (1961), Wilbur et Owen (1964), Gaillard (1965), Green (1972), Thomas *et al* (1974) et Létourneau (1982), qui ont identifié ces paramètres parmi les plus importants, sujets à influencer la qualité des habitats aquatiques pour les mollusques.

Nous avons consigné au Tableau 1 la liste des paramètres retenus ainsi que les méthodes ou les appareils utilisés. Notons que la température a été mesurée à chaque présence sur les lieux tout au long de la période d'échantillonnage.

Tableau 1

## MÉTHODES UTILISÉES POUR LES ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES

Paramètres	Méthode
Température (Celsius)	Thermomètre de laboratoire Fisher Précision: $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$
O <sub>2</sub> dissous (mg/l)	Méthode de Winkler avec modification à l'azide (American Public Health Association (A.P.H.A.), 1975) Précision: $\pm 0,05 \text{ mg/l}$
pH	Méthode électrométrique: pHmètre Fisher Acumet modèle 520 Précision: $\pm 0,02 \text{ unité}$
Alcalinité (mg/l CaCO <sub>3</sub> )	Titration potentiométrique avec H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> (A.P.H.A., 1975) Précision: $\pm 1 \text{ mg/l de CaCO}_3$
Calcium (mg/l)	Spectroscopie d'absorption atomique, Varian Techtron AA-6 Précision: $\pm 0,7\%$
Conductance ( $\mu\text{Mhos/cm à } 25^{\circ}\text{C}$ )	Conductivimètre Myron - L - DS à lecture directe Précision: $\pm 0,5\%$
Turbidité (NTU)	Turbidimètre électronique Hach Précision: $\pm 1 \text{ NTU}$
Vitesse du courant (Noeud)	Courantomètre Endeco type 110 Précision: $\pm 3\%$

Les échantillons d'eau ont été prélevés à environ 0,3 mètre du fond à l'aide d'un échantillonneur d'eau d'égout, tel que recommandé par l'American Public Health Association (A.P.H.A.) (1975). Les contenants utilisés, sauf dans le cas de l'oxygène dissous, étaient des bouteilles de matière plastique. Celles qui étaient destinées à prélever l'eau en vue d'un dosage par spectrophotométrie d'absorption atomique furent préalablement rincées à l'acide nitrique-14%; cinq gouttes de cet acide ont été ajoutées à chacun de ces contenants après prélèvement d'eau. Cette opération sert à inhiber l'activité bactérienne et l'altération des concentrations des différents ions qui pourrait en résulter, ainsi qu'à diminuer l'adsorption d'ions à la surface interne des bouteilles (Lind, 1979).

Sitôt prélevés, les échantillons d'eau, placés dans des glacières à température de la glace fondante, étaient transportés au laboratoire. Les analyses ont toutes été effectuées à l'intérieur d'un délai de 24 heures.

## 2. Études bio-écologiques de la population

### 2.1 L'échantillonnage

L'échantillonnage des organismes benthiques a été effectué à l'aide d'une benne Ekman, d'une superficie de 232 centimètres carrés. Notre choix s'est fondé sur la possibilité d'obtenir ainsi une plus grande efficacité statistique par unité d'effort. Après une

campagne de pré-échantillonnage, le nombre d'échantillons a été fixé à quinze coups de benne. Le calendrier d'échantillonnage, établi sur une base bi-hebdomadaire, a été légèrement modifié en cours d'étude pour tenir compte des conditions météorologiques défavorables. Les échantillonnages se sont déroulés durant une période d'un peu plus d'un an, soit du 19 mai 1983 au 13 juillet 1984; un de nos objectifs était de suivre les variations saisonnières, obtenir des résultats sur une base annuelle pour effectuer certains calculs et être en mesure de comparer l'état de la population entre 1983 et 1984. Une seule série de prélèvements a été faite à l'hiver, soit le 6 février 1984. On trouvera à l'annexe A le calendrier détaillé d'échantillonnage.

Le contenu de chaque benne est tamisé grossièrement sur les lieux à l'aide d'un tamis de 500 microns d'ouverture de maille; l'échantillon est par la suite préservé dans un sac de plastique. Au retour, les sacs sont placés au réfrigérateur à une température de quatre degrés Celsius. Durant les jours qui suivent, les échantillons sont triés, les pélécy-podes vivants identifiés à l'espèce et congelés en lots (bennes) séparés.

Les mollusques ont été mesurés à l'aide d'une loupe binoculaire (précision:  $\pm 0,1$  mm); les mesures ont été notées par classes de 0,2 mm. Chez le bivalve *Sphaerium corneum*, la hauteur et l'épaisseur représentent respectivement de 0,80 à 0,88 et de 0,52 à 0,62 fois la longueur (Clarke, 1981). Pour éviter toute ambiguïté due à une légère asymétrie de la coquille, nous parlerons de longueur maximale: il s'agit de la plus grande mesure effectuée sur un spécimen; cette mesure suit un axe légèrement décalé par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'animal (Figure 2).

Contrairement à Heard (1977), il nous fut impossible d'utiliser les stries pour déterminer l'âge des individus, car leur nombre n'était pas du tout corrélatif de la taille des spécimens. En conséquence, les cohortes ont été séparées par la méthode du papier probabilité (Harding, 1949; Cassie, 1954).

Enfin, la densité moyenne annuelle de la population a été calculée en pondérant chaque échantillonnage par le nombre de jours qu'il représente. Par exemple, s'il s'est écoulé respectivement 15 et 74 jours entre les échantillonnages x et y puis y et z, la densité de la population telle qu'estimée à la date y a été multipliée par  $7,5 + 37 = 44,5$  jours sur un total de 366.

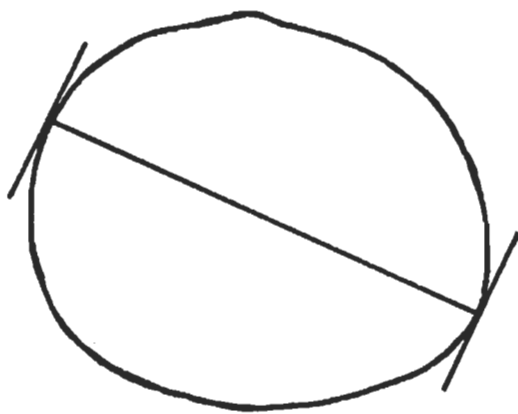


Figure 2. Représentation schématisée de *Sphaerium corneum* (L.)  
montrant l'axe suivant lequel est mesuré un spécimen.

## 2.2 La distribution

Pour déterminer le type de distribution de *Sphaerium corneum*, nous avons retenu l'indice de dispersion de Morisita (1959; 1962; 1964), qui s'exprime comme suit:

$$I_s = N \left[ \frac{\sum_{i=1}^N n_i (n_i - 1)}{\Sigma x ((\Sigma x) - 1)} \right]$$

où N = nombre d'échantillons

$n_i$  = nombre d'individus dans un échantillon  
donné

$\Sigma x$  = nombre total d'individus des "N" échantillons

Une valeur de  $I_s$  inférieure à un indique une distribution de type régulière, un résultat de un, une distribution aléatoire alors qu'une valeur supérieure à l'unité signifie qu'il y a agrégation des organismes, ou distribution contagieuse.

L'emploi d'un test de F permet de déterminer le niveau de signification du  $I_s$  calculé; la distribution

sera significativement contagieuse si la valeur de F est supérieure à la valeur critique:

$$F = \frac{Is ((\Sigma x) - 1) + N - \Sigma x}{N - 1}$$

$$\text{valeur critique} = F(n_1 = N - 1; n_2 = \infty)$$

L'indice de Morisita, corroboré par un test de F, constitue une méthode statistiquement robuste; en effet, cette méthode est relativement indépendante du type de distribution, de la taille de l'échantillon ainsi que du nombre moyen et du nombre total d'individus (Bennett, 1970).

Dans le but d'approfondir notre connaissance du patron de distribution de même que des aspects de la structure de population qui y sont reliés, nous avons comparé les différents degrés d'agrégation entre les cohortes. Pour ce faire, nous avons utilisé la for-



mule de David et Moore (1954):

$$w = -0,5 \ln \left[ \frac{s_1^2 \cdot \bar{x}_2}{\bar{x}_1 \cdot s_2^2} \right]$$

où  $w$  = différence d'agrégation entre les groupes  
1 et 2

$s_i^2$  = variance de la série d'échantillon  $i$

$\bar{x}_i$  = moyenne de la série d'échantillons  $i$

Il y a différence significative d'agrégation lorsque

$$|w| > \frac{2,5}{\sqrt{N-1}}$$

où  $|w|$  = valeur absolue de  $w$

$N$  = nombre total d'échantillons dans chaque  
série (le nombre d'échantillons doit être  
le même pour les groupes 1 et 2)

Une valeur négative (-) de  $w$  indique que le groupe (cohorte) numéro un est le plus agrégé, tandis qu'une valeur positive (+) indique que le groupe (cohorte) numéro deux est distribué de façon plus contagieuse.

### 2.3 La croissance

Pour exprimer la croissance sous la forme d'une équation mathématique, nous avons utilisé la méthode de LeCren (1951). Celle-ci consiste à dresser tout d'abord la régression  $\log_{10} P = \text{fonction de } \log_{10} L$ , où  $P$  et  $L$  représentent respectivement le poids et la longueur des spécimens. A partir de cette régression, nous déduisons ensuite une équation de la forme  $P = kL^x$ , où  $k$  et  $x$  correspondent respectivement à l'antilogarithme en base dix de l'ordonnée à l'origine et à la pente de la dite régression. Comme le poids suit une relation de proportionnalité directe avec le volume, on s'attend à ce que l'exposant  $x$  se situe près de la valeur trois; dans la pratique, il prend généralement une valeur située entre 2,5 et 4,0 (LeCren, 1951).

Comme le contenu en eau varie d'un groupe taxonomique à l'autre, il est avantageux de considérer le poids sec, qui est le poids des spécimens avec coquille, après lyophilisation complète. Chez plusieurs groupes de mol-

lusques, dont les lamellibranches, l'importance relative du squelette externe (coquille) nous incite à traiter du poids sec de chair, obtenu en faisant la différence entre le poids sec et le poids des cendres après combustion prolongée (deux heures à 600 degrés Celcius); ceci comporte de plus l'avantage de fournir des données sur le contenu en matière organique combustible.

Nous avons établi pour *Sphaerium corneum* les relations longueur-poids en poids sec et en poids sec de chair à l'aide de spécimens récoltés le 27 juillet 1983. Les raisons qui nous ont incités à utiliser cette récolte sont de trois ordres. Premièrement, le mois de juillet 1983 a été une période de grande abondance de mollusques; les dimensions des spécimens et l'incertitude de la balance électronique utilisée ont nécessité le traitement de beaucoup de spécimens pour que l'incertitude attribuable aux poids sec de chair soit d'environ 1%. Deuxièmement, l'histogramme du 27 juillet 1983 couvre le mieux l'ensemble des classes de longueurs. Troisièmement, le fait d'utiliser des spécimens prélevés à une même date nous garantit que les résultats ne seront pas compliqués par la possibilité que des individus de même longueur, mais récoltés à différentes époques de l'année, soient de formes ou de poids légèrement différents.

## 2.4 La biomasse

Pour estimer la biomasse, nous avons utilisé les relations longueur-poids établies à la section précédente et les fréquences des classes de longueurs. Nous avons tout d'abord déterminé la valeur de biomasse associée à chaque classe de longueurs. Ces nombres ont ensuite été multipliés par les effectifs correspondant à chaque classe de longueurs et ce pour chaque date d'échantillonnage. La longueur médiane de chaque classe de longueurs a été utilisée; par exemple pour la classe 6,4 comprenant les individus mesurant de 6,4 à près de 6,6 millimètres, la valeur 6,5 a servi pour l'interpolation. Le nombre d'individus de chaque classe de longueurs est donc multiplié par la valeur obtenue à l'aide des relations longueur-poids et la biomasse est déterminée en poids sec et en poids sec de chair pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage.

Pour estimer la biomasse moyenne annuelle, nous avons considéré la période du 19 mai 1983 au 19 mai 1984. Afin d'attribuer à chaque valeur ponctuelle de biomasse le poids qui lui revient dans le calcul de biomasse moyenne annuelle, nous les avons pondérés par la moitié du nombre de jours écoulés entre les échantillonnages contigus; par exemple, s'il s'est écoulé 15 jours entre les échantillonnages x et y, puis 74 jours entre les échantillonnages y et z, la valeur ponctuelle de bio-

masse de la date y a été multipliée par  $7,5 \pm 37 = 44,5$  jours sur un total de 366.

## 2.5 Production et productivité

La production de la population est calculée en additionnant les productions des cohortes, qui sont obtenues en multipliant l'accroissement moyen, en poids sec puis en poids sec de chair, par l'effectif moyen entre les deux dates de prélèvement (Winberg *et al*, 1971). L'accroissement moyen est déterminé en soustrayant la biomasse moyenne par individu d'une cohorte d'une date d'échantillonnage de celle de la date suivante.

Nous avons donc calculé la production en poids sec et en poids sec de chair pour chaque cohorte et pour chaque période inter-échantillonnage; ces résultats sont ensuite additionnés pour obtenir la production totale annuelle ou une de ses fractions, telle la production annuelle d'une génération.

Pour estimer la productivité, nous avons calculé le rapport: "production sur biomasse" (P/B). Ce calcul peut être effectué pour toute période entre 2 échantillonnages en divisant la production par la biomasse moyenne pour la période considérée. Son inverse multiplicatif (B/P) est le temps de renouvellement, c'est-à-dire le

temps requis pour que la production soit équivalente à la biomasse existante; l'unité de temps attribuable sur rapport B/P (temps de renouvellement) est la même que celle qui est utilisée pour calculer la production. Comme la valeur du rapport P/B n'est souvent qu'un nombre très inférieur à un lorsqu'il est calculé pour une période de quelques jours, le temps de renouvellement constitue une valeur qui se présente mieux à l'esprit.

La productivité annuelle a été obtenue en divisant la production annuelle totale du 19 mai 1983 au 19 mai 1984 par la biomasse moyenne durant la même période.

## 2.6 La reproduction

Afin d'étudier la reproduction, nous avons procédé à des dissections de spécimens de tailles différentes provenant d'échantillonnages répartis le long de l'année. Nous avons choisi de traiter les dates d'échantillonnage suivantes: 15 juin, 24 août, 17 novembre 1983 et 6 février, 20 avril, 1er et 15 juin 1984. Les trois dernières dates, très rapprochées dans le temps, se situent respectivement au début, à la fin et après la période de relâchement des embryons du printemps 1984. Pour chaque échantillonnage traité, nous avons disséqué un maximum de dix individus par classe de longueurs pour tenir compte de la variation intragroupe. Pour chaque mol-

lusque, nous avons noté le nombre d'embryons mesurant au moins 0,2 millimètres et nous avons mesuré le plus long d'entre eux. A l'aide des chiffres obtenus, nous avons dressé, pour chaque date d'échantillonnage traitée, deux régressions simples linéaires, soient le nombre d'embryons en fonction de la longueur de l'individu porteur ainsi que la longueur de l'embryon le plus long en fonction de la longueur de l'individu porteur. Les embryons ont été mesurés de la même façon que les adultes et classés, aussi, par catégories de 0,2 millimètres. Nous avons utilisé ces classes de longueurs comme valeurs d'abscisse pour dresser les régressions.

Notre méthodologie tient compte du fait que la plupart des individus gravides contiennent ordinairement des embryons de tailles très différentes (Jacobsen, 1828; Crowther, 1894; Mitropol'skii, 1969a; Heard, 1977; Dussart, 1979). Comme il s'agit de régressions linéaires, nous n'avons pas utilisé dans les calculs les classes de longueurs inférieures à la taille minimale gravide, c'est-à-dire la plus petite classe de longueurs pour laquelle des adultes contenant des embryons ont été trouvés. Rappelons que, pour des raisons pratiques, nous n'avons pas tenu compte des embryons mesurant moins de 0,2 millimètres.

## CHAPITRE 3

### RÉSULTATS ET DISCUSSION

#### 1. Études physico-chimiques

Les valeurs des paramètres mesurés lors des deux séries d'analyses physico-chimiques sont présentées au Tableau 2. A cause de difficultés inattendues rencontrées lors de la première série de prélèvements à l'automne 1983, nous n'avons pas pu mesurer la turbidité et la vitesse du courant, que nous avons reportés à l'été 1984. L'examen des résultats révèle qu'il y a très peu de différences entre les valeurs mesurées le 26 octobre 1983 et celles du 1er août 1984. La teneur en oxygène dissous (% de saturation de 88%) est plus que suffisante pour satisfaire les besoins de la faune aquatique. Le pH, de 8 unités, est légèrement alcalin et se situe à la limite supérieure des valeurs rencontrées généralement en eau douce (Nisbet et Verneaux, 1970). Les eaux du secteur échantillonné sont légèrement alcalines; en effet, nous avons mesuré 60 et 62 mg/l de  $\text{CaCO}_3$ .



Tableau 2

VALEURS DES PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES MESURÉS  
LORS DES PRÉLÈVEMENTS DU 26 OCTOBRE 1983 ET DU 1ER AOÛT 1984

Paramètres	26 octobre 1983	1er août 1984
Température (°C)	9	22
O <sub>2</sub> dissous (mg/l)	10,2	7,8
→ % de saturation	88	87
pH	7,99	8,00
Alcalinité	62	60
Calcium (mg/l de CaCO <sub>3</sub> )	21,4	19,6
Conductance (µMhos/cm)	100	53
Turbidité (NTU)	-	17
Vitesse du courant (Noeud)	-	0,4

La teneur en calcium se tient près des 20 ppm; les valeurs de la turbidité (17 NTU), de l'alcalinité et de l'oxygène dissous sont similaires à celles obtenues par Létourneau (1982) dans la partie sud du lac Saint-Pierre. La conductance est relativement faible (50-100  $\mu$ Mhos/cm); la vitesse du courant, de 0,4 noeud, n'est pas suffisante pour affecter sérieusement les organismes vivant sur le fond.

Enfin, la figure 3 montre l'évolution de la température des eaux de surface dans la zone d'étude. Les valeurs extrêmes, de 0 et 23 degrés Celsius, sont semblables à celles que l'on rencontre généralement dans le fleuve Saint-Laurent (Pinel-Alloul et Magnin, 1979; Vincent *et al*, 1981b).

En s'appuyant sur les normes de référence applicables aux eaux de rivière (Klein, 1957; McKee et Wolf, 1963; Nisbet et Verneaux, 1970; McNeely *et al*, 1981), les valeurs des paramètres physico-chimiques retenus se situent à l'intérieur des marges habituellement rencontrées.

## 2. Études bio-écologiques de la population

### 2.1 La structure de la population

Nous avons envisagé, au début de la période d'échantillonnage, que la période de parturition, en se prolongeant, ne rende difficile l'interprétation des histogrammes de fréquence des classes de longueurs ainsi que les estimations de production et de produc-

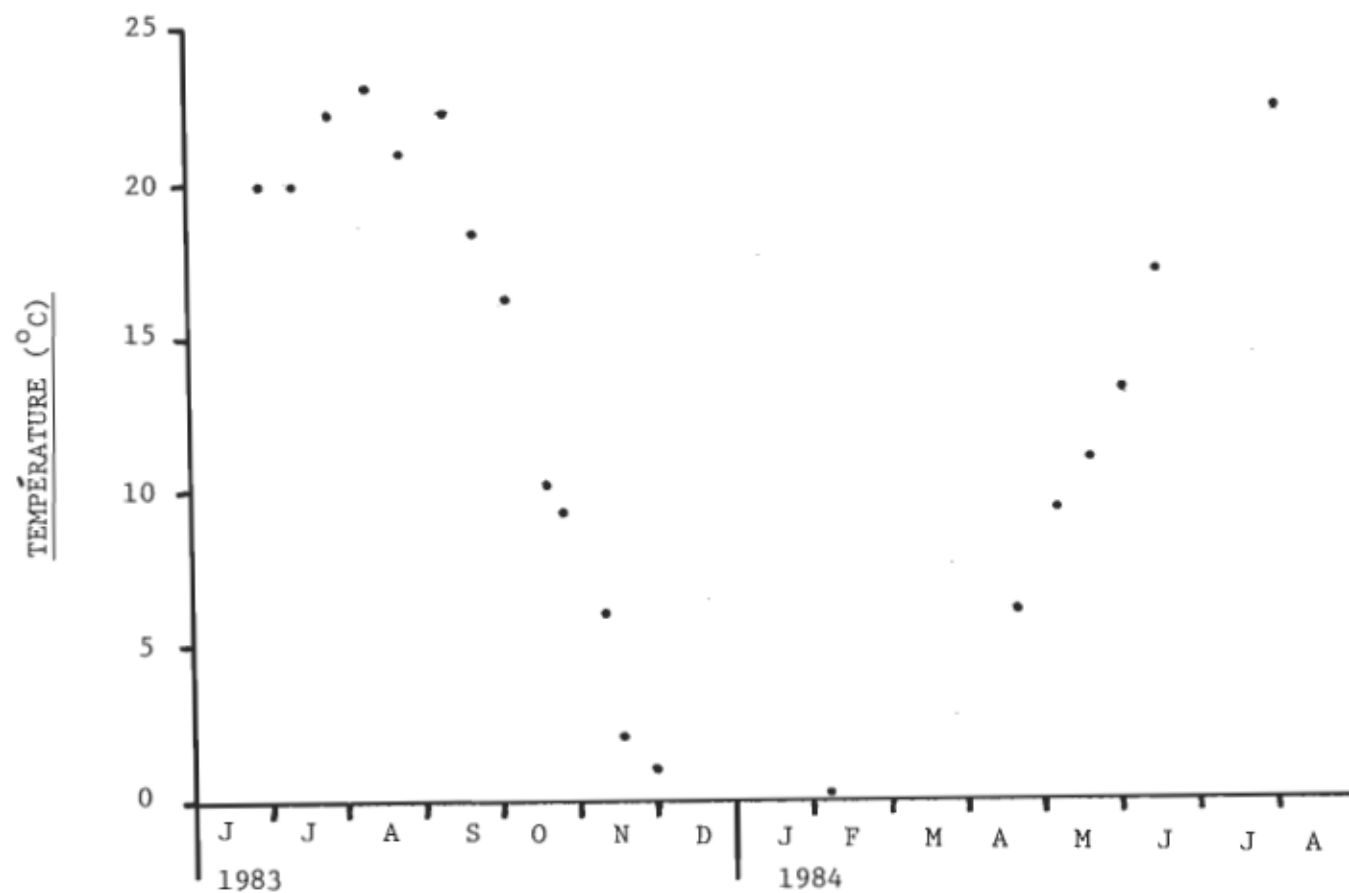


Figure 3. Températures enregistrées en surface dans la zone d'étude.

tivité; la période de relâchement des embryons ayant été relativement restreinte dans le temps, les cohortes sont bien distinctes, clairement séparées la plupart du temps et leur progression sur les histogrammes successifs est assez régulière (figure 4).

À l'examen de la figure 4, il ressort que la longévité moyenne est d'environ un an; certains individus pourraient atteindre un an et demi, comme en témoigne la disparition de la vieille cohorte à la fin de l'automne 1983. La longueur minimale des individus libres est de 1,4 mm et la longueur modale des nouveaux-nés du printemps 1983 est de 2,1 mm. La longueur maximale rencontrée est de 10,6 mm (un seul individu: 13 juillet 1983). Sur un grand total de 31 919 mollusques mesurés, 24 seulement atteignent les dix millimètres; ces gros spécimens proviennent tous d'échantillonnages estivaux, période où la croissance est la plus élevée.

Au cours de l'automne, la croissance est relativement faible. Alors que la longueur modale des individus de la génération du printemps 1983 passe de 2,1 mm le 19 mai à 5,5 mm le 24 août, elle atteint 6,2 mm le 1er décembre. Durant l'hiver la croissance est pratiquement nulle. Les histogrammes du 15 juin 1983 et du 15 juin 1984 sont semblables: alors que les longueurs

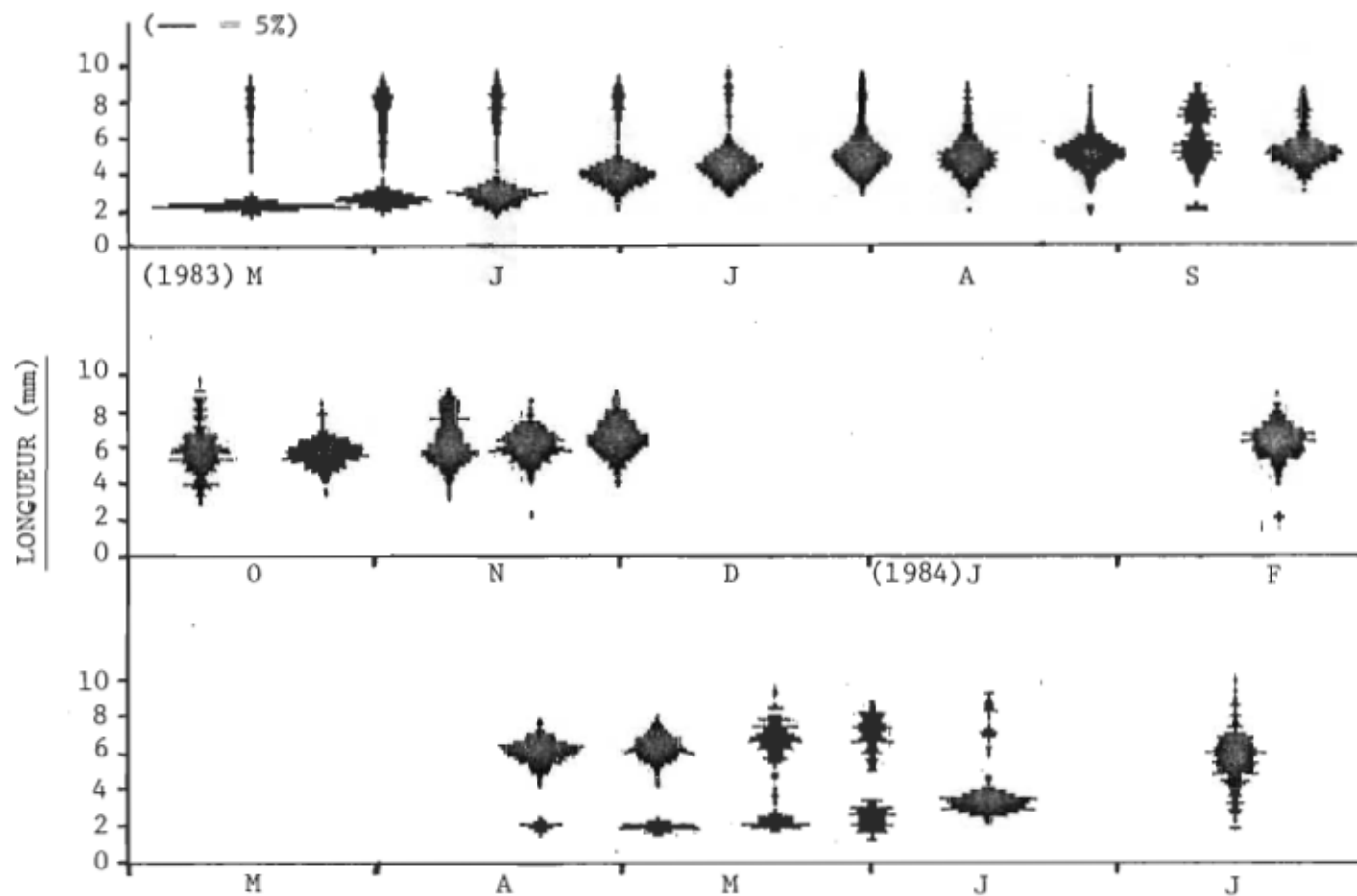


Figure 4. Histogrammes de fréquences des classes de longueurs

modales des individus de la nouvelle cohorte sont d'environ 3,1 mm dans les deux cas, les pourcentages des individus que représente la vieille cohorte sont respectivement de 29% et 18% en 1983 et 1984. La croissance suit donc un cycle annuel; il en est de même de la structure de la population.

La naissance massive de jeunes au printemps constitue l'essentiel du relâchement des embryons; il y a bien une arrivée de nouveaux-nés à la fin de l'été, mais elle ne survit pas aux mortalités massives de septembre. A ce sujet, remarquons l'aspect particulier de l'histogramme du 8 septembre 1983 qui est relié, semble-t-il, à une baisse considérable de la densité moyenne des individus juste avant cette date (Tableau 3 et figure 5). D'après nos observations, il est plausible de croire que cette mortalité massive ait été due à une hêtacombe de plantes aquatiques (*Valisneria* sp.), ayant eu comme conséquence de priver les mollusques d'oxygène ou de nourriture.

La figure 5 nous indique donc qu'à la suite d'une période de grande abondance de *Spherium corneum*, qui s'étale du 19 mai 1983 (début des échantillonnages) au 24 août de la même année, la densité de population demeure à un niveau relativement bas. Si l'on tient compte

Tableau 3

DENSITÉS MOYENNES DES INDIVIDUS AU MÈTRE CARRÉ  
POUR CHAQUE ÉCHANTILLONNAGE

Date	Nombre d'individus au mètre carré	Intervalle de confiance à 95% (%)	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>
19/05/83	5 250	29	3 725	6 775
03/06/83	6 389	31	4 433	8 345
15/06/83	8 333	34	5 478	11 188
30/06/83	6 495	53	3 048	9 942
13/07/83	6 674	38	4 171	9 177
27/07/83	7 111	45	3 893	10 329
10/08/83	6 594	40	3 982	9 206
24/08/83	9 113	34	6 056	12 170
08/09/83	1 418	60	573	2 263
22/09/83	2 580	64	919	4 241
06/10/83	1 218	60	488	1 948
21/10/83	3 346	67	1 097	5 595
07/11/83	2 885	93	204	5 566
17/11/83	2 044	39	1 244	2 844
01/12/83	3 000	44	1 666	4 334
06/02/84	1 475	49	756	2 194
20/04/84	1 653	60	663	2 643
06/05/84	2 649	77	604	4 694
19/05/84	980	66	333	1 627
01/06/84	517	36	332	702
15/06/84	594	56	263	925
13/07/84	898	27	656	1 140

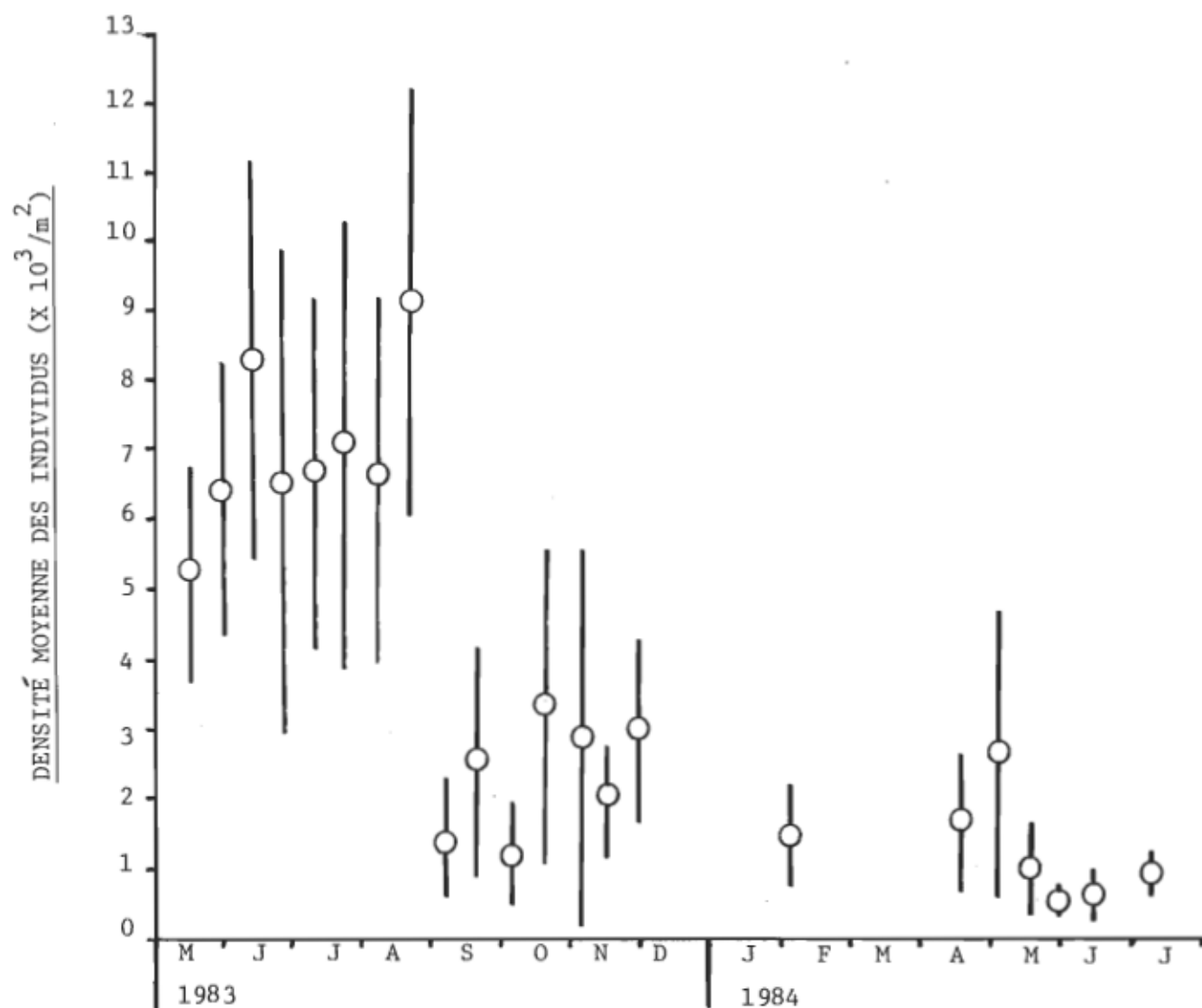


Figure 5. Évolution de la densité moyenne des individus  
(les lignes représentent les intervalles de confiance à 95%).



des intervalles de confiance attribuables aux estimations de densité moyenne des individus, il y a stabilité à ce niveau de septembre 1983 à mai 1984. Par la suite une autre baisse semble s'amorcer jusqu'à la fin de la période d'échantillonnage, soit le 13 juillet 1984. Selon nos observations, ce phénomène résulte de l'altération du substrat consécutivement à la déposition de sédiments apportés par la crue printanière des eaux. Cette hypothèse s'appuie sur les travaux de Bennett (1970), qui a démontré l'existence d'une étroite relation entre la qualité du sédiment et la distribution de *S. corneum*; elle expliquerait l'aspect particulier de l'histogramme du mois de juillet 1984 (figure 4).

La densité moyenne de cette espèce dans notre zone d'étude, du 19 mai 1983 au 19 mai 1984, est de 3 495 individus par mètre carré. Rappelons que cette valeur résulte de la combinaison d'une courte période estivale de grande abondance et d'une longue période durant laquelle la densité de population a été relativement basse.

Nos résultats confirment donc la grande abondance de *Sphaerium corneum* sur une superficie considérable.

La population suit un cycle circannuel aux niveaux de la croissance et de la structure de population, phénomène corroboré par une longévité légèrement supérieure à une année. La reproduction serait de type itéropare, mais au cours de la période d'échantillonnage, l'essentiel du relâchement des embryons s'est résumé à une période printanière de parturition.

Enfin, mentionnons que les stries se sont avérées statistiquement inutilisables pour déterminer l'âge des spécimens. Nous avons noté leur nombre pour chacun des 1 829 individus récoltés lors du premier échantillonnage; de ce nombre 890 portaient au moins une strie, soit 49% de la population; 37% des individus appartenant à la jeune cohorte étaient striés alors que 87% des vieux l'étaient. Notons que les stries apparaissant sur les jeunes coquilles sont menues et que leur visibilité est favorisée par l'accumulation de vase; ces stries ne sont vraisemblablement pas identifiables chez les adultes car en plus d'être très délicates, elles font partie d'une portion de la coquille qui s'use et s'obscurcit graduellement avec le temps. Parmi les 415 spécimens de la vieille cohorte, 360 étaient striés, dont 35 qui portaient 2 stries. La longueur moyenne des 55 mollusques non striés était

significativement supérieure ( $p < 0,05$ ) à celle des 415 mollusques de la vieille cohorte. Ce résultat, très probant, indique que le nombre de stries n'est pas corrélatif de la taille des spécimens. En conséquence, les cohortes ont été séparées par la méthode du papier probabilité.

## 2.2 La distribution

La figure 6 présente la relation entre le nombre d'échantillons et les effectifs qu'ils contiennent. Pour élaborer cette figure, nous avons utilisé les résultats de quatre échantillonnages successifs, soient ceux des 30 juin, 13 et 27 juillet et 10 août 1983, ceci dans le but de regrouper un nombre total d'échantillons suffisant pour obtenir une courbe continue; l'homogénéité des données est favorisée par le choix d'échantillonnages rapprochés dans le temps et de densités moyennes semblables (figure 5). La courbe en trait continu indique qu'un grand nombre d'échantillons (coups de benne) contiennent relativement peu d'individus; ce phénomène est caractéristique d'une distribution contagieuse. La courbe en trait brisé révèle que la transformation logarithmique, souvent effectuée en pareil cas pour normaliser les données, ne permet pas d'obtenir une distribution de type normal (courbe en

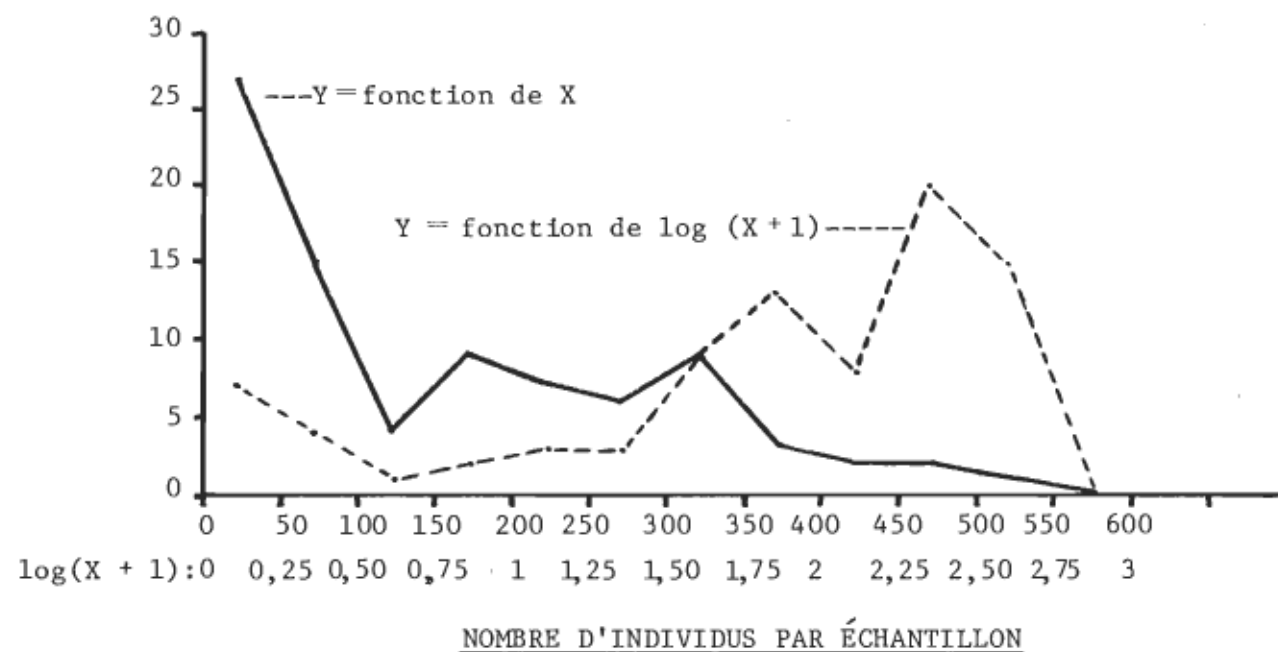


Figure 6. Relation entre le nombre d'échantillons et les effectifs rencontrés telle qu'établie à partir de quatre échantillonnages (30 juin, 13 et 27 juillet et 10 août 1983).

forme de cloche) ni même de type aléatoire (courbe en forme de poisson); la distribution est donc très éloignée du type normal.

Selon nos observations, les échantillons de sédiment vaseux contenaient davantage de bivalves; la texture du substrat serait possiblement un facteur qui influence la densité des individus (Laferrière, 1980) ainsi que le type de distribution des organismes. Bennett (1970) a d'ailleurs démontré l'étroite relation existant entre la qualité du sédiment et la distribution de *S. corneum*.

Plusieurs facteurs pourraient influencer la distribution, tels la vitesse du courant (Bennett, 1970; Vincent, 1981) ainsi que la présence de végétation facilitant le camouflage des individus. La prédation par diverses espèces d'anatidés et de poissons (Gale, 1969) pourrait exercer un contrôle sur la densité de la population. L'ensemble de ces facteurs pourraient agir différemment selon les endroits et induire une distribution de type contagieuse. Par exemple, à l'hétérogénéité spatiale du substrat pourrait se joindre l'influence des plantes aquatiques, affectant la vitesse du courant et favorisant le camouflage des bivalves. Nous ne possédons pas les données nécessaires pour pré-

ciser l'importance de chacun de ces facteurs. Des causes biotiques pourraient aussi être importantes; à ce sujet, il serait intéressant d'étudier la distribution de *S. corneum* sur un substrat uniformément vaseux et dépourvu de plantes aquatiques.

Nous avons consigné au tableau 4 les valeurs de l'indice de Morisita ( $I_s$ ), pour chaque cohorte et chaque date d'échantillonnage, ainsi que les résultats de la formule de David et Moore ( $w$ ) pour les cohortes représentant au moins 1% de la population. Rappelons que de trop faibles effectifs affecteraient la robustesse statistique du test.

L'indice de Morisita est dans chaque cas supérieur à 1; il varie de 1,2 à 8,5: il y a donc distribution contagieuse généralisée pour chaque cohorte et tout au long de la période d'échantillonnage. Toutefois, étant donné que le nombre d'individus varie d'une cohorte à une autre, on ne peut supposer qu'un  $I_s$  supérieur à un autre signifie une plus forte aggrégation. Les résultats du test de F appliqué à ces indices, effectué à un niveau de probabilité de 0,05, sont dans presque tous les cas extrêmement significatifs; en effet, les valeurs de F obtenues s'échelonnent de 3 à 248 pour des seuils critiques allant de

Tableau 4

VALEURS DE L'INDICE DE MORISITA ( $I_S$ )  
 ET RÉSULTATS DE LA FORMULE DE DAVID ET MOORE ( $w$ )  
 POUR CHAQUE COHORTE ET CHAQUE DATE D'ÉCHANTILLONNAGE

Date	Cohorte	N <sup>(1)</sup>	N(%)	$I_S$	F	Fcrt	$w^{(2)}$	w crt
(1983)	Jeunes	1 414	77	1,2	24	1,9		
19/05	Vieux	415	23	2,1	30	1,9	JV: + 0,12	± 0,67
	Total	1 829	100	1,3	34	1,9		
03/06	Jeunes	1 401	63	1,3	29	1,9		
	Vieux	825	37	1,5	28	1,9	JV: 0,00	± 0,67
	Total	2 226	100	1,3	45	1,9		
15/06	Jeunes	2 066	71	1,3	47	1,9		
	Vieux	837	29	1,6	36	1,9	JV: - 0,14	± 0,67
	Total	2 903	100	1,4	74	1,9		
30/06	Jeunes	2 448	81	2,2	157	1,7		
	Vieux	569	19	2,3	39	1,7	JV: - 0,70	± 0,57
	Total	3 017	100	2,2	194	1,7		
13/07	Jeunes	2 636	85	1,6	82	1,7		
	Vieux	464	15	1,8	20	1,7	JV: - 0,72	± 0,57
	Total	3 100	100	1,6	99	1,7		
27/07	Jeunes	3 624	84	2,3	187	1,6		
	Vieux	670	16	1,9	24	1,6	JV: - 1,03	± 0,50
	Total	4 294	100	2,2	207	1,6		
10/08	Nouv.-nés	18	"1"	-	-	-		
	Jeunes	2 668	87	1,8	107	1,7		
	Vieux	377	12	1,4	9	1,7	JV: - 1,24	± 0,57
	Total	3 063	100	1,7	111	1,7		
24/08	Nouv.-nés	87	3	3,1	14	1,9	NJ: + 0,87	± 0,67
	Jeunes	2 932	92	1,4	78	1,9	NV: - 0,76	± 0,67
	Vieux	156	5	1,2	3	1,9	JV: - 1,63	± 0,67
	Total	3 175	100	1,3	78	1,9		
08/09	Nouv.-nés	35	7	6,4	14	1,9	NJ: + 0,73	± 0,67
	Jeunes	262	53	4,2	59	1,9	NV: + 0,32	± 0,67
	Vieux	197	40	2,8	25	1,9	JV: - 0,41	± 0,67
	Total	494	100	2,1	38	1,9		

Tableau 4 (suite)

Date	Cohorte	N <sup>(1)</sup>	N(%)	I <sub>S</sub>	F	Fcrt	w <sup>(2)</sup>	w crt
22/09	Jeunes	648	83	2,4	78	1,9		
	Vieux	131	17	3,3	25	1,9	JV: - 0,56	± 0,72
	Total	779	100	2,0	68	1,9		
06/10	Nouv.-nés	27	14	8,5	33	2,4	NJ: + 0,96	± 1,02
	Jeunes	144	73	1,8	21	2,4	NV: + 0,03	± 1,02
	Vieux	27	14	1,5	3	2,4	JV: - 0,94	± 1,02
	Total	198	100	1,3	12	2,4		
21/10	Jeunes	1 041	96	2,3	104	1,9		
	Vieux	47	4	1,8	4	1,9	JV: - 1,69	± 0,69
	Total	1 088	100	2,4	115	1,9		
07/11	Jeunes	799	80	5,5	248	1,9		
	Vieux	206	20	1,7	11	1,9	JV: - 1,58	± 0,67
	Total	1 005	100	3,6	189	1,9		
17/11	Total	712	100	1,5	24	1,9	-	-
01/12	Total	1 045	100	1,6	45	1,9	-	-
(1984)	Nouv.-nés	14	3	2,0	19	1,9		
06/02	Vieux	500	97	1,8	29	1,9	NV: + 0,82	± 0,67
	Total	514	100	1,7	27	1,9		
20/04	Nouv.-nés	80	14	4,0	18	1,9		
	Vieux	496	86	2,3	47	1,9	NV: + 0,48	± 0,67
	Total	576	100	2,0	45	1,9		
06/05	Nouv.-nés	282	31	2,6	32	1,9		
	Vieux	641	69	3,2	100	1,9	NV: + 0,58	± 0,67
	Total	923	100	2,8	120	1,9		
19/05	(Jeunes)	62	34	2,7	14	2,3		
	Vieux	120	66	1,4	8	2,3	(JV): - 0,30	± 0,94
	Total	182	100	1,5	14	2,3		
01/06	Jeunes	83	46	1,9	6	1,9		
	Vieux	97	54	1,3	3	1,9	JV: - 0,32	± 0,67
	Total	180	100	1,3	5	1,9		



Tableau 4 (suite et fin)

Date	Cohorte	N <sup>(1)</sup>	N(%)	I <sub>S</sub>	F	Fcrt	w <sup>(2)</sup>	w crt
15/06	Jeunes	170	82	1,9	12	1,9	JV: - 0,70 ± 0,67	
	Vieux	37	18	1,8	3	1,9		
	Total	207	100	1,9	14	1,9		
13/07	Total	313	100	1,2	5	1,9	-	-

(1) Nombre d'individus récoltés.

(2)N: Nouveaux-nés; J: Jeunes; V: Vieux.

1,63 à 2,41. Ces faits renforcent les résultats de l'indice de Morisita et viennent corroborer notre interprétation de la figure 6, à savoir que nous sommes en présence d'une distribution fortement contagieuse. Ce phénomène explique à lui seul la grandeur des intervalles de confiance rattachés aux estimations de densité moyenne de population (figure 5).

Selon l'ordonnance des calculs, une valeur de  $w$  inférieure à la valeur négative du seuil critique indique que la cohorte la plus jeune est significativement plus agrégée que la plus vieille. Inversement, un  $w$  supérieur à la valeur positive du seuil critique signifie que la cohorte la plus vieille est distribuée de façon plus contagieuse.

Les valeurs extrêmes que prend  $w$  sont  $-1,69$  et  $+0,96$  alors que le seuil critique varie de  $\pm 0,50$  à  $\pm 1,02$  selon le cas; près de la moitié des valeurs obtenues sont significatives, c'est-à-dire qu'elles conduisent au rejet de l'hypothèse nulle, qui stipule qu'il n'y a pas de différence significative de degré d'agré-gation entre les cohortes comparées. De plus, les valeurs obtenues suivent un ordre régulièrement décroissant d'une date d'échantillonnage à l'autre. L'arrivée

d'une nouvelle cohorte est chaque fois marquée par l'obtention d'un  $w$  positif, signe d'une agrégation relativement faible. Avec le temps, la valeur de  $w$  diminue et cette cohorte devient de plus en plus agrégée par rapport aux autres, plus vieilles ou plus jeunes. Par la suite, le degré d'agrégation de la cohorte vieillissante est surpassé par celui de la cohorte qui la succède et qui se compose d'individus atteignant la maturité. Par exemple, la jeune cohorte du printemps 1983 montre un  $w$  de  $+ 0,12$  pour le premier échantillonnage (19 mai 1983), valeur qui diminue de façon régulière, à chaque prélèvement, pour finalement atteindre  $- 1,63$  le 24 août suivant. L'agrégation de la génération suivante devient prépondérante avec l'obtention d'une valeur de  $w$  négative ( $- 0,30$ ) au début de l'été 1984. Une cohorte donnée est donc la plus agrégée à partir d'une certaine date, peu après sa naissance, alors que les mollusques arrivent à maturité, et ce jusqu'à ce que la génération suivante parvienne à son tour à maturité. Ce scénario se produisant pour toutes les cohortes, même pour des échantillonnages rapprochés dans le temps, renforce la validité de nos conclusions.

Remarquons la brusque variation des valeurs entre les prélèvements du 24 août et du 8 septembre 1983, phé-

nomène qui coïncide avec les fortes mortalités observées au cours des échantillonnages (figure 5). La valeur de  $w$  que nous avons obtenue en comparant les cohortes jeune et vieille (JV) passe de  $-1,63$  à  $-0,41$ , valeur représentative de la situation au mois de juin précédent. La comparaison entre les nouveaux-nés et les vieux (NV) donne aussi des valeurs très différentes pour ces deux échantillons, soient  $-0,76$  et  $\pm 0,32$ ; encore une fois, ceux-ci correspondent à une situation antérieure, car les nouveaux-nés sont à nouveau moins agrégés que les vieux. Les valeurs de  $w$  obtenues pour les nouveaux-nés et les jeunes (NJ) varient peu: de  $0,87$  à  $0,73$ . Il semble donc que les nouveaux-nés ainsi que les jeunes soient moins agrégés que durant la période estivale lorsqu'on les compare aux vieux. Parallèlement, le pourcentage des jeunes diminue ( $92\%$  à  $53\%$ ) entre la fin août et le début de septembre (Tableau 4), ce qui indique une plus forte mortalité dans ce groupe d'âge et pourrait avoir joué un rôle dans l'augmentation de  $w$ , de  $-1,63$  à  $-0,41$ .

Le patron de distribution des organismes et la structure de la population se rétablissent par la suite. En examinant l'histogramme du 22 septembre 1983 (figure 4), on s'aperçoit que la distribution des classes de longueurs suit une figure semblable à celles de la période estivale;

la même chose se produit pour le pourcentage de jeunes, qui atteint 83% le 22 septembre, ainsi que pour la valeur de  $w$ , qui rediminue à  $-1,69$  le 21 octobre, soit environ un mois plus tard (Tableau 4).

Il est normal que les résultats de l'étude de la distribution soient sérieusement affectés, du moins temporairement, par une modification importante de l'habitat. Nous ne pouvons cependant pas expliquer avec certitude les raisons pour lesquelles les nouveaux-nés et les jeunes semblent être affectés plus subitement et plus fortement que les vieux. Sont-ils moins résistants? Pourraient-ils plus difficilement se mouvoir à travers un lit de plantes en décomposition?

Cette comparaison des cohortes sous l'angle du degré d'agrégation apporte donc des résultats intéressants. Les individus les plus agrégés font partie, d'une façon générale, de la cohorte mature la plus jeune. Comme le renouvellement de la population s'effectue selon un cycle annuel, une génération donnée est la plus agrégée pendant environ un an. En juin 1983, la génération du printemps, déjà la plus importante en termes d'effectifs, est caractérisée par une croissance rapide des individus, qui approchent de la maturité; soulignons qu'au mois d'août

ceux-ci contiennent déjà des embryons. Cette cohorte sera la plus agrégée jusqu'à ce que la génération suivante atteigne la maturité, ce qui s'est produit l'été suivant (mai 1984).

Ce phénomène pourrait trouver explication dans la reproduction. Comme les jeunes doivent former beaucoup d'embryons au cours de la saison estivale, peu après leur naissance, un rapprochement suffisant des individus pourrait être recherché par les organismes au début de l'été. Toutefois, nous ne possédons aucune preuve de fécondation croisée (Bennett, 1970); la parthénogénèse pourrait constituer le mode principal de reproduction.

Les facteurs que nous avons énoncés plus haut comme pouvant déterminer le type de distribution, soient la texture des sédiments, la vitesse du courant, la présence de plantes aquatiques et la prédation pourraient difficilement expliquer la différence de degré d'agrégation entre les cohortes. Cependant, la reproduction pourrait influencer à la fois le type de distribution et la différence d'agrégation.

Le parasitisme est un autre facteur biotique à considérer. Il est connu que des trématodes peuvent

infester *Sphaerium corneum*: *Phyllodistomum simile* (Thomas, 1958a) et *Crepidostomum metoecus* (Thomas, 1958b). Les rapprochements prolongés de spécimens, imputables par exemple au mode de reproduction, pourraient ainsi augmenter le taux de mortalité dû au parasitisme comparativement aux spécimens dispersés, ce qui causerait une diminution graduelle du degré d'agrégation chez les plus vieux.

L'existence de trois modes sur les deux courbes de la figure 6 indique que les échantillons contenaient plus fréquemment des effectifs de trois grandeurs, soient près de 0, entre 150 et 200 individus ainsi qu'entre 300 et 350 individus. Cela signifie que ces valeurs de densité de population ont été rencontrées plus souvent lors des échantillonnages. Il est évidemment peu probable que les dimensions des îlots de substrat favorable soient distribuées selon deux modes, de telle sorte qu'elles soient la cause de ce phénomène. De même, il est peu probable que le hasard ait favorisé l'obtention de tels résultats, surtout si l'on considère qu'en situation unimodale, les échantillons contenant un nombre intermédiaire d'individus (200 à 300) se seraient normalement retrouvés en plus grand nombre que pour les deux modes que nous avons observés. Enfin,

il est peu probable que le hasard seul ait permis que les îlots de substrat favorable à l'espèce supportent plus fréquemment deux valeurs données de densité de population. Des données semblables aux nôtres ont aussi été obtenues par Bennett (1970), qui a démontré l'existence de certaines dimensions modales de regroupements d'individus.

Nos résultats indiquent donc que la distribution est fortement contagieuse à plusieurs niveaux; alliés aux différences de degré d'agrégation que nous avons constatées entre les cohortes, ils donnent naissance à l'hypothèse selon laquelle les jeunes et les vieux seraient regroupés en des îlots différents. Si cette hypothèse correspondait à la réalité, nous ne pourrions pas préciser, à partir de nos seules données, dans quelle mesure les niveaux d'agrégation correspondent à différentes dimensions d'îlots de distribution ou à différentes concentrations d'individus. Par exemple, les jeunes pourraient se présenter en îlots à la fois plus petits et plus denses. Si toutefois cela était le cas, le nombre de ces îlots pourrait être plus élevé que dans le cas des plus âgés. Le détail de la contribution de chaque cohorte aux effectifs de chaque échantillon,



couplée à l'utilisation de bennes de tailles différentes, pourrait apporter quelque information à ce sujet; cela permettrait aussi de connaître le recouvrement spatial des îlots de jeunes et de vieux et d'acquérir des données supplémentaires concernant la reproduction de l'espèce.

Des expériences effectuées en laboratoire et *in situ* pourraient déterminer si la fécondation croisée est possible et dans quelle mesure elle constitue une voie normale de reproduction. L'observation de spécimens disposés selon un éventail de densités de population pourrait aussi apporter des renseignements sur les facteurs biotiques pouvant influencer le patron de distribution de *Sphaerium corneum*.

### 2.3 La croissance

Dans le but de décrire la croissance sous la forme d'une équation mathématique et de permettre l'estimation de la biomasse, de la production et de la productivité de *Sphaerium corneum* dans notre zone d'étude, nous avons quantifié la relation existant entre le poids et la longueur des spécimens. Les données de base se trouvent rassemblées au tableau 5. Étant donné la petitesse des spécimens, nous avons

Tableau 5

NOMBRES, LONGUEURS, POIDS SEC ET SEC DE CHAIR  
DES SPÉCIMENS UTILISÉS POUR ÉTABLIR LES RELATIONS LONGUEUR-POIDS

Groupe	Nombre d'individus	Longueur moyenne (mm)	PS <sup>(1)</sup> moyen (mg)	PSC <sup>(2)</sup> moyen (mg)
1	92	3,2	1,8	0,7
2	120	4,0	2,6	0,8
3	120	4,0	2,4	0,9
4	140	4,0	2,6	1,2
5	200	5,0	4,9	-
6	180	5,0	4,8	1,7
7	180	5,0	4,7	1,5
8	31	6,3	11,8	4,6
9	31	6,3	9,7	3,9
10	16	7,9	20,9	8,2
11	16	7,9	20,9	7,9
12	15	7,9	21,2	-
13	5	10,0	64,0	28,7
Total	1 146			

(1) PS: Poids sec

(2) PSC: Poids sec de chair

dû utiliser un nombre considérable de mollusques, soit 1146 individus, que nous avons traités par groupes. Le poids étant directement proportionnel à la taille, nous avons rassemblé un plus grand nombre de petits que de grands, afin que l'incertitude sur les pesées soit de l'ordre de 1%. Dans le cas des classes de tailles les plus communes, un nombre élevé d'organismes nous a permis d'utiliser plusieurs répliqués.

La méthode que nous avons utilisée (LeCren, 1951) nécessite tout d'abord, rappelons-le, que nous calculions la régression:  $\log \text{ poids} = \text{fonction de } \log \text{ longueur}$ . Afin de bénéficier d'une plus grande efficacité statistique par unité d'effort, nous avons choisi une gamme de longueurs distribuées selon un patron logarithmique: 3,2, 4,0, 5,0, 6,3, 7,9, et 10,0 millimètres; les logarithmes de ces nombres sont : 0,5, 0,6, 0,7, 0,8, 0,9, 1,0 ; ils sont équidistants sur l'axe des abscisses.

À partir des valeurs de poids, nous avons établi les régressions:  $\log \text{ poids sec} = \text{fonction de } \log \text{ longueur}$  (figure 7) ainsi que  $\log \text{ poids sec de chair} = \text{fonction de } \log \text{ longueur}$  (figure 8). La distribution des points n'étant pas tout à fait rectiligne,

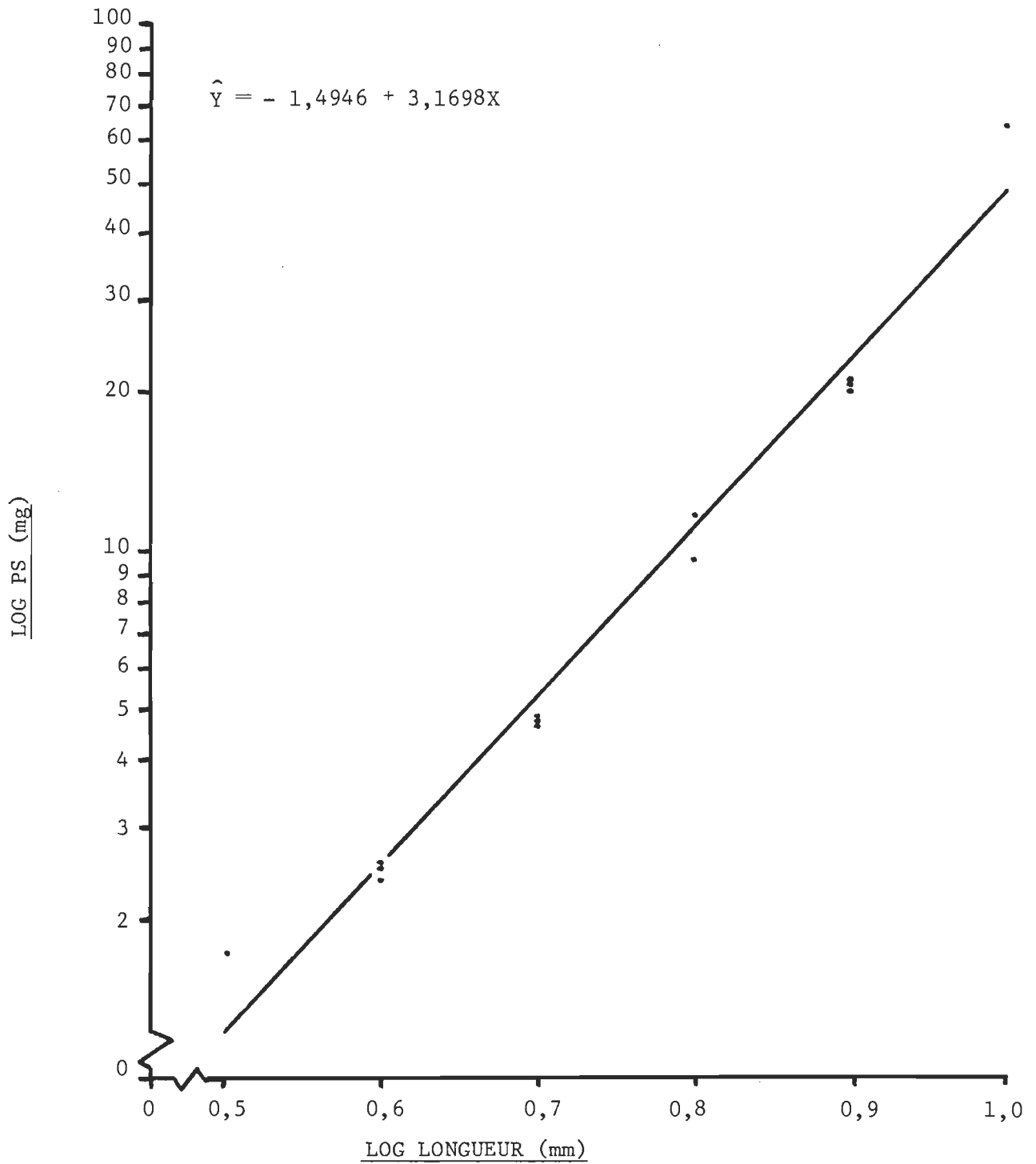


Figure 7. Régression: logarithme du poids sec (PS) en fonction du logarithme de la longueur.

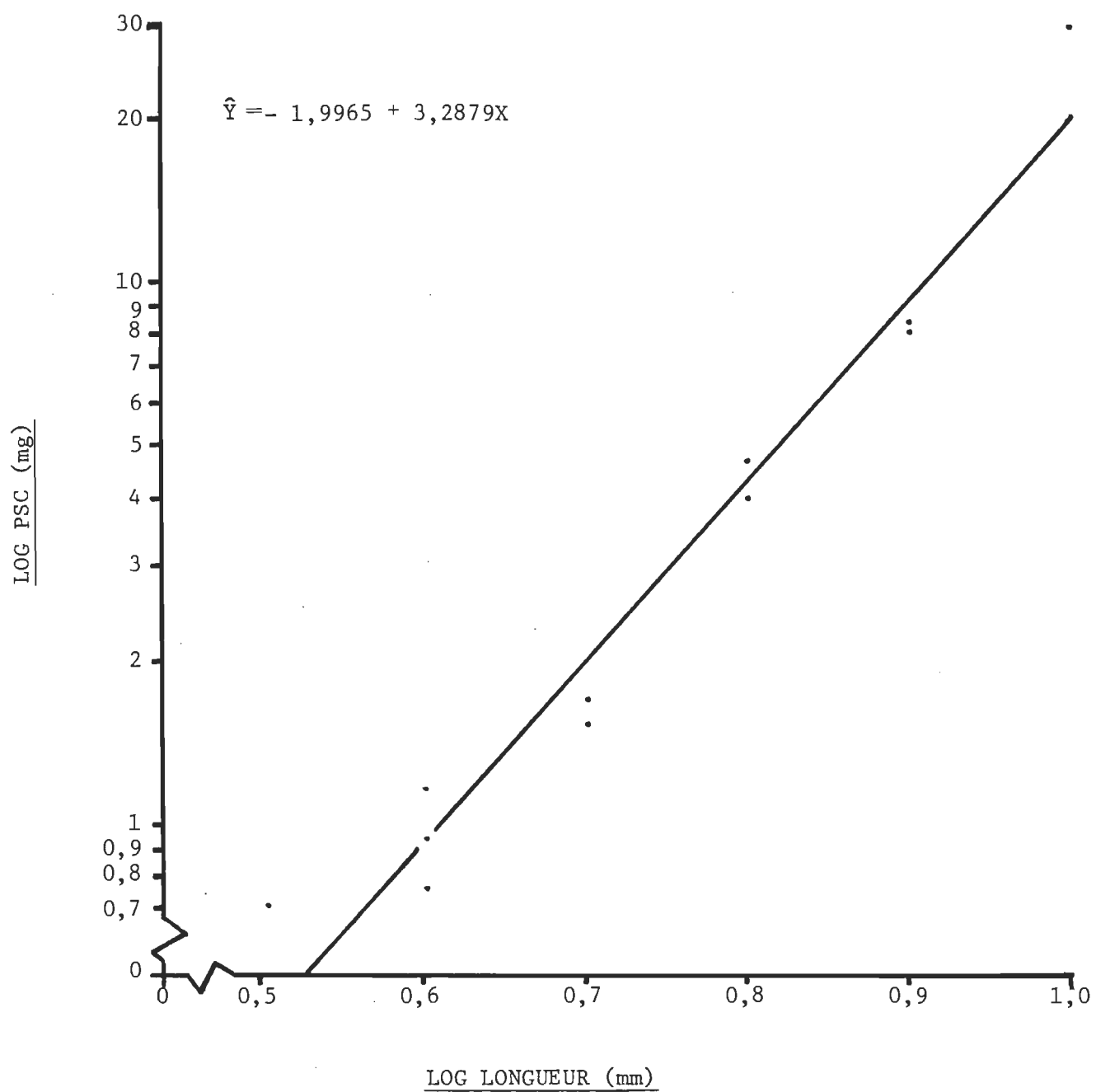


Figure 8. Régression: logarithme du poids sec de chair (PSC)  
en fonction du logarithme de la longueur.

nous avons testé la linéarité de ces deux régressions par analyse de variance (Zar, 1974). Les résultats montrent qu'il est peu probable que le hasard seul ait permis l'obtention de tels ensembles de points en situation de linéarité parfaite; pour le poids sec (PS):  $p < 0,0025$ ; pour le poids sec de chair (PSC):  $0,05 < p < 0,06$ .

À l'examen des figures 7 et 8, on s'aperçoit que les points se trouvant aux extrémités de la régression sont le plus souvent au-dessus de la ligne, alors que les points intermédiaires se trouvent pour la plupart en-dessous. Il y aurait donc une légère concavité vers le haut. Ce phénomène est, dans une certaine mesure, tout à fait normal; en effet, une relation allométrique de type exponentiel ne suit pas nécessairement de façon exacte un patron logarithmique de base 10. Cette situation, où la concavité des ensembles de points est significative, mais néanmoins légère, est attribuable au modèle lui-même. L'équation qui en découle est de forme relativement simple:  $P = k L^x$ , où  $P$ ,  $L$ ,  $k$ , et  $x$  représentent respectivement le poids des spécimens, leur longueur, une constante et enfin l'exposant adéquat. Rappelons que  $k$  et  $x$  sont respectivement l'antilogarithme de base 10 de l'ordonnée à l'origine ainsi que la pente de la régression obtenue.

Par sa simplicité, cette méthode facilite la comparaison entre différentes études: à cet égard, l'exposant attribué à "L" est représentatif du degré d'allométrie de la relation longueur-poids. Notons que le fait d'utiliser préférentiellement des spécimens dont les longueurs sont fréquemment rencontrées diminue le caractère approximatif du modèle lorsqu'il s'agit de l'utiliser pour estimer la biomasse, la production et la productivité; en effet, comme nous avons attribué un poids uniforme à chaque point dans les calculs, les longueurs pour lesquelles nous avons le plus de répliquats influencent plus que les autres l'équation finale.

La figure 9 représente les relations longueur-poids obtenues. Les équations correspondantes, de la forme  $P = k L^x$ , sont les suivantes:

$$PS \text{ (mg)} = 0,03202 L^{3,1698} \text{ (L en mm)}$$

intervalle de confiance à 95% - sur k: 13,7%  
 - sur x: 8,5%

$$PSC \text{ (mg)} = 0,01008 L^{3,2879} \text{ (L en mm)}$$

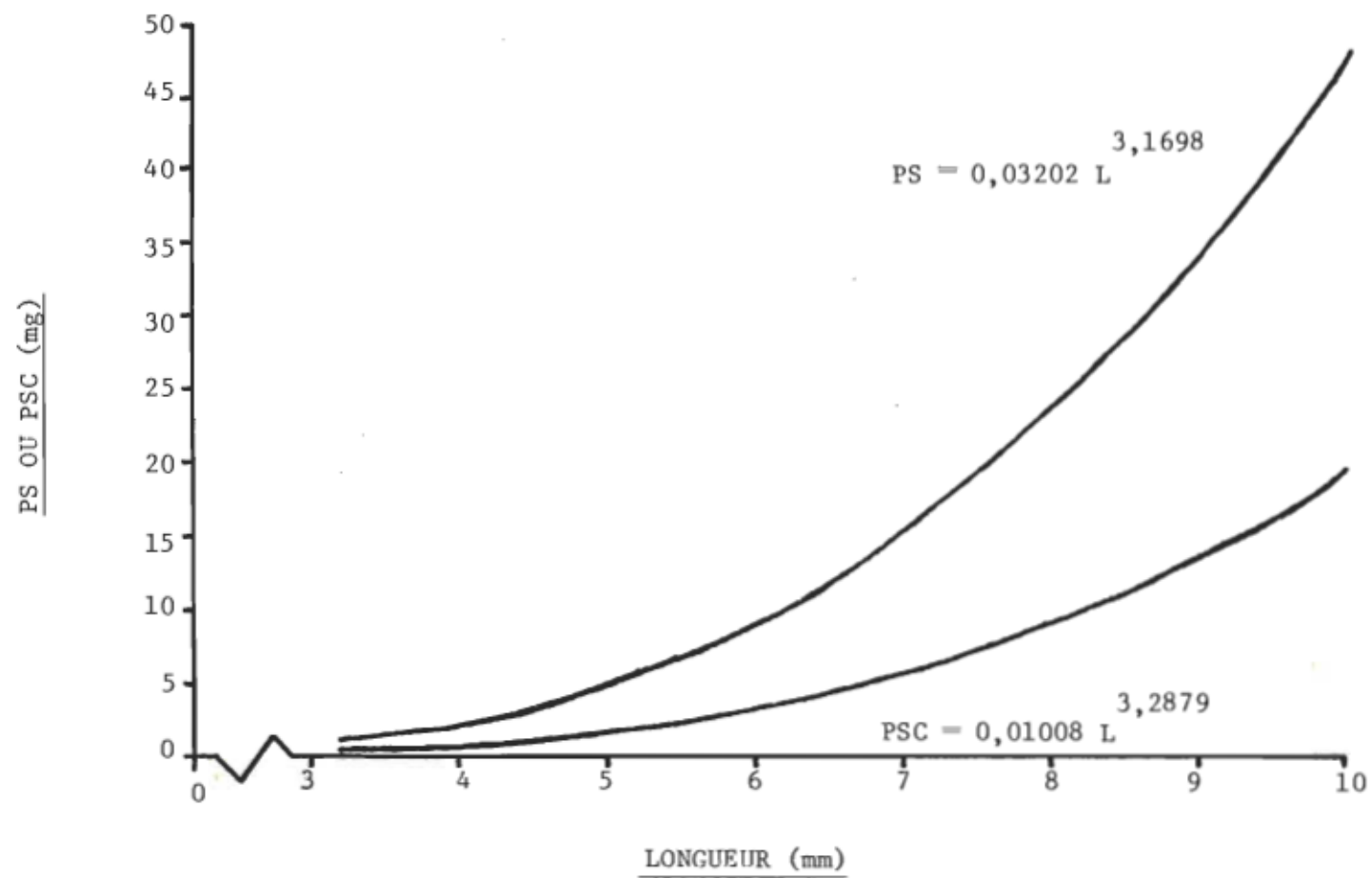


Figure 9. Relations longueur-poids, en poids sec (PS)  
et en poids sec de chair (PSC).



intervalle de confiance à 95% - sur k: 18,4%

- sur x: 14,8%

L'exposant attribué à L est supérieur dans le cas du PSC ( $3,2879 > 3,1698$ ). Cela signifie que le contenu en matière sèche combustible (PSC) augmente plus rapidement que le poids sec en fonction de la taille des spécimens; ceci se traduit par une augmentation du rapport PSC/PS. Le tableau 6 montre que le rapport PSC/PS augmente de 7% (34% à 41%) entre les tailles 2,0 et 10,0 mm. C'est donc dire que la relation suit une courbe plus concave. Cela signifie de plus que la proportion de cendres diminue avec la taille, soit de 66% à 59% entre les tailles 2,0 et 10,0 mm (Tableau 6).

Selon Bennett (1970), la proportion de PS, par rapport au poids frais (PF), diminue avec une augmentation de la taille chez *S. corneum* (le % d'eau augmente); appliquée à nos résultats, cette affirmation implique que le pourcentage du PF constitué de cendres diminue en fonction de la taille des individus.

Cette relation de proportionnalité inverse entre le pourcentage de cendres et la taille peut sembler surprenante de prime abord. En effet, selon une loi bien établie de la physique, la résistance d'un corps

Tableau 6

VARIATION DU RAPPORT "POIDS SEC DE CHAIR SUR POIDS SEC" (PSC/PS)  
 ET DE LA PROPORTION DE CENDRES ((PS-PSC)/PS)  
 SELON LA TAILLE DES SPÉCIMENS

Longueur (mm)	PS (mg)	PSC (mg)	PSC/PS (%)	(PS-PSC)/PS (%)
2,0	0,3	0,1	34,2	65,8
3,0	1,0	0,4	35,8	64,2
4,0	2,6	1,0	37,1	62,9
5,0	5,3	2,0	38,1	61,9
6,0	9,4	3,6	38,9	61,1
7,0	15,3	6,1	39,6	60,4
8,0	23,3	9,4	40,2	59,8
9,0	33,9	13,8	40,8	59,2
10,0	47,3	19,6	41,3	58,7

est reliée à sa section (fonction carrée) alors que le poids est relié au volume (fonction cubique): on devrait donc s'attendre à ce que le squelette prenne de l'importance relative avec une augmentation de la taille. Une explication des résultats obtenus résiderait dans l'hypothèse qu'une augmentation de la proportion de matière organique combustible dans la coquille soit associée à une augmentation de la taille des individus.

On sait que la coquille des mollusques est formée de trois couches superposées (Boué et Chanton, 1971). De l'extérieur vers l'intérieur on retrouve la cuticule, ou périostracum, formée d'une substance organique appelée conchyoline, puis l'ostracum et la nacre, constituées toutes deux de calcaire et de conchyoline. Selon nos observations, les coquilles ne résistent pas à la combustion: lors de nos expériences, elles se sont présentées sous la forme d'amas de cendres au fond des creusets. Or, on peut souvent voir par transparence, à travers la coquille d'un spécimen vivant, certaines parties de l'anatomie interne, telles l'intestin. La cuticule, ou périostracum, pourrait donc constituer une part importante de la coquille chez *Sphaerium corneum*. Il serait intéressant de préciser la composition de la coquille et d'étudier ses

variations en fonction de la taille des spécimens.

#### 2.4 La biomasse

À l'aide des relations longueur-poids établies à la section précédente (figure 9) et des fréquences des classes de longueurs, nous avons estimé la biomasse, en poids sec et en poids sec de chair, pour chaque cohorte et pour chaque date d'échantillonnage (Tableau 7). Les intervalles de confiance à 95% rattachés aux estimations de densité de population, de l'ordre de 50% en moyenne (Tableau 3), se reportent sur les estimations de biomasse; c'est ce qui explique en partie les variations des valeurs de biomasse d'un échantillonnage à l'autre.

Au-delà de ces variations, dues à des causes aléatoires, nous pouvons distinguer trois périodes successives durant lesquelles les valeurs de biomasse sont relativement constantes. De mai à août 1983, la biomasse se situe entre 22 et 57 grammes de poids sec (PS) (entre 9 et 22 grammes de poids sec de chair (PSC)) au mètre carré. À la suite des mortalités massives de septembre, elle diminue à  $15 \text{ g PS/m}^2$  ( $6 \text{ g PSC/m}^2$ ); il n'y a pas de reprise évidente par la suite et les estimations de biomasse varient entre 12 et  $35 \text{ g PS/m}^2$  (entre  $5 \text{ et } 14 \text{ g PSC/m}^2$ ) de septembre 1983 à mai 1984.

Tableau 7

VALEURS ESTIMÉES DE BIOMASSE EN POIDS SEC  
ET EN POIDS SEC DE CHAIR  
POUR CHAQUE COHORTE ET CHAQUE DATE D'ÉCHANTILLONNAGE

Date	Cohorte	Effectifs (n/m <sup>2</sup> )	PS* (g/m <sup>2</sup> )	PSC* (g/m <sup>2</sup> )	PSC/PS (%)
(1983)	Jeunes	4 059	1,57	0,54	34,62
19/05	Vieux	1 191	20,94	8,40	40,10
	Total	5 250	22,50	8,94	39,72
03/06	Jeunes	4 021	2,76	0,98	35,43
	Vieux	2 368	43,94	17,62	40,10
	Total	6 389	46,70	18,60	39,83
15/06	Jeunes	5 930	6,06	2,18	35,97
	Vieux	2 403	50,00	20,12	40,24
	Total	8 333	56,07	22,30	39,78
30/06	Jeunes	5 270	12,58	4,67	37,13
	Vieux	1 225	27,76	11,18	40,29
	Total	6 495	40,34	15,85	39,30
13/07	Jeunes	5 675	20,49	7,73	37,72
	Vieux	999	27,75	11,27	40,60
	Total	6 674	48,25	19,00	39,38
27/07	Jeunes	6 001	28,55	10,89	38,12
	Vieux	1 110	26,90	10,86	40,38
	Total	7 111	55,45	21,75	39,22
10/08	Nouv.-nés	39	0,01	0,00	34,25
	Jeunes	5 744	27,38	10,44	38,13
	Vieux	812	17,48	7,03	40,21
	Total	6 595	44,86	17,47	38,94
24/08	Nouv.-nés	250	0,07	0,02	34,20
	Jeunes	8 416	47,03	18,02	38,31
	Vieux	448	9,76	3,92	40,19
	Total	9 113	56,86	21,96	38,63
08/09	Nouv.-nés	100	0,03	0,01	34,32
	Jeunes	752	4,28	1,64	38,31
	Vieux	565	10,97	4,39	40,03
	Total	1 418	15,28	6,04	39,54

Tableau 7 (suite)

Date	Cohorte	Effectifs (n/m <sup>2</sup> )	PS* (g/m <sup>2</sup> )	PSC* (g/m <sup>2</sup> )	PSC/PS (%)
22/09	Jeunes	2 038	10,18	3,88	38,10
	Vieux	474	8,72	3,48	39,95
	Total	2 512	18,90	7,36	38,96
06/10	Nouv.-nés	166	0,35	0,13	36,84
	Jeunes	886	7,36	2,86	38,83
	Vieux	166	4,36	1,76	40,46
	Total	1 218	12,07	4,75	39,36
21/10	Jeunes	3 201	23,15	8,94	38,63
	Vieux	145	2,92	1,17	40,05
	Total	3 346	26,07	10,11	38,79
07/11	Jeunes	2 293	19,98	7,79	38,97
	Vieux	591	14,86	6,00	40,38
	Total	2 885	34,84	13,79	39,57
17/11	Total	2 044	20,52	8,03	39,15
01/12	Total	3 000	35,21	13,87	39,40
06/02	Jeunes	40	0,01	0,00	34,27
	Vieux	1 435	14,82	5,81	39,18
	Total	1 475	14,83	5,81	39,18
20/04	Jeunes	230	0,07	0,02	34,30
	Vieux	1 424	15,01	5,88	39,15
	Total	1 653	15,08	5,90	39,13
06/05	Jeunes	809	0,25	0,09	34,40
	Vieux	1 840	21,61	8,50	39,32
	Total	2 649	21,86	8,58	39,26
19/05	Jeunes	334	0,19	0,07	35,45
	Vieux	646	9,90	3,93	39,75
	Total	980	10,09	4,00	39,67
01/06	Jeunes	238	0,16	0,06	35,57
	Vieux	278	4,71	1,88	39,89
	Total	517	4,87	1,93	39,74

Tableau 7 (suite et fin)

Date	Cohorte	Effectifs (n/m <sup>2</sup> )	PS* (g/m <sup>2</sup> )	PSC* (g/m <sup>2</sup> )	PSC/PS (%)
15/06	Jeunes	488	0,69	0,25	36,42
	Vieux	106	2,39	0,96	40,30
	Total	594	3,08	1,21	39,43
13/07	Total	898	8,28	3,25	39,27

\* PS: Poids sec; PSC: Poids sec de chair

À la fin du printemps 1984, il y a à nouveau une diminution marquée de la biomasse, à moins de  $10 \text{ g PS/m}^2$  (moins de  $4 \text{ g PSC/m}^2$ ). Rappelons que nous avons observé ces trois mêmes périodes d'abondance lors de l'étude de la structure de la population: les mortalités massives de septembre 1983 seraient reliées à une hécatombe de plantes aquatiques, alors que la lenteur de la reprise du printemps 1984 serait attribuable à une modification des modes granulométriques que nous avons observée dans notre zone d'échantillonnage lors de la crue printanière des eaux.

Le pourcentage du poids sec (PS) qui est constitué de matière sèche combustible, c'est-à-dire de poids sec de chair (PSC), augmente avec la taille des spécimens (Tableau 6); conséquemment, ce pourcentage augmente dans le temps pour une cohorte donnée, par la suite de la croissance des individus (Tableau 7). Par exemple, si l'on considère la cohorte du printemps 1983, le rapport PSC/PS augmente de 34,6% à 40,3% de mai 1983 à juin 1984; cette augmentation s'atténue graduellement avec la croissance de sorte qu'elle est moins importante pour une vieille cohorte; ce dernier aspect est visible aussi au Tableau 6. Le rapport PSC/PS, lorsqu'il est appliqué à l'ensemble des spécimens prélevés à une date



donnée, dépend de l'importance relative en biomasse des différentes cohortes et constitue une estimation du rapport PSC/PS de la biomasse totale au mètre carré dans la zone d'échantillonnage à cette même date. Il est relativement constant durant toute la période d'échantillonnage, avec des valeurs extrêmes de 38,6% et 39,8%. Étant donné que le rapport PSC/PS varie approximativement de 34% pour des spécimens mesurant 2 millimètres à 41% pour des individus de 10 millimètres (Tableau 6), la valeur relativement constante d'environ 39% pour la biomasse totale se situe plus près du pourcentage retrouvé chez les vieux. Ceci est causé par une augmentation plus rapide du rapport PSC/PS chez les jeunes, comme nous l'avons mentionné plus haut.

Une cohorte de jeunes individus représente ordinairement une part importante des effectifs; cependant, leur poids est minime. Celui-ci augmente de façon exponentielle avec la taille: cette augmentation est telle qu'elle contrebalance la mortalité chez les jeunes. En conséquence, la biomasse d'une cohorte augmente généralement avec le temps malgré une diminution du nombre d'individus. Après une certaine période, la mortalité chez les plus vieux mollusques contrebalance leur croissance en longueur: la biomasse de vieille cohorte diminue ainsi que le nombre d'individus. Parallèlement, le pourcentage des jeunes augmente ainsi que leur biomasse, à mesure qu'augmente aussi leur rapport PSC/PS. La biomasse des jeunes devient équivalente à celle des vieux: à partir

de ce moment, le rapport PSC/PS des jeunes a plus de poids dans le calcul du rapport PSC/PS de la biomasse totale, et sa valeur en est plus rapprochée que ne l'est celle de la vieille cohorte. L'ensemble de ces phénomènes est en équilibre, de sorte que le rapport PSC/PS pour la biomasse totale est relativement constant au cours de l'année.

Lors de l'échantillonnage du 27 juillet 1983, les longueurs moyennes des jeunes et des vieux étaient respectivement de 4,8 et 8,1 millimètres; c'est à cette époque que la valeur de biomasse pour les jeunes devient équivalente à celle des vieux individus. Si l'on prend la moyenne de 4,8 et 8,1 mm, soit 6,45 et que l'on calcule le rapport PSC/PS à l'aide des relations longueur-poids de la section précédente (figure 9), on obtient 39,2%, valeur située exactement à mi-chemin entre les valeurs extrêmes du rapport PSC/PS de la biomasse totale qui sont, rappelons-le, de 38,6% et 39,8%. C'est donc dire que, d'après nos échantillonnages, les importances relatives en biomasse des différentes cohortes, le long de l'année, pondérées par leurs rapports PSC/PS respectifs, s'équilibrent de part et d'autre de la classe de longueur 6,4 mm; taille exactement intermédiaire entre les jeunes et les vieux à la date d'équivalence en biomasse des deux cohortes.

Ces résultats indiquent par ailleurs l'uniformité de la progression de la structure de la population: les variations considérables de biomasse totale affectent d'une façon générale toutes les classes de tailles dans des proportions semblables; malgré des baisses importantes de biomasse au mètre carré, la structure de la population poursuit sa progression, ce qui vient corroborer les observations que nous avons faites lors de l'étude des histogrammes de fréquences des classes de longueurs (Figure 4). En effet, si par exemple la mortalité massive de septembre 1983 n'avait affecté que les jeunes, le rapport PSC/PS de la biomasse totale aurait varié entre 39,2 et 40,5: la valeur 39,2 trouvée au point d'équivalence en biomasse le 27 juillet 1983, située à l'extrémité inférieure de cette marge, aurait reflété l'altération subite de la structure de la population.

Enfin, la biomasse moyenne annuelle, du 19 mai 1983 au 19 mai 1984, est de  $28,2 \text{ g PS/m}^2$  et de  $11,1 \text{ g PSC/m}^2$ . Si l'on considère que le pourcentage d'eau chez *Sphaerium corneum* varie, selon Bennett (1970), de 50 à 75%, la biomasse moyenne en poids frais serait de près de  $100 \text{ g/m}^2$ , soit de 1 tonne à l'hectare: cette valeur est très considérable.

La fraction attribuable à la génération du printemps 1983 est de  $18,5 \text{ g PS/m}^2$  et de  $7,2 \text{ g PS/m}^2$ , soit environ 65% du total; ce pourcentage correspond bien à une population ayant une longévité d'un peu plus d'un an.

## 2.5 Production et productivité

Nous avons rassemblé au Tableau 8 les résultats sommaires des estimations de production, en poids sec (PS) et en poids sec de chair (PSC), du 19 mai 1983 au 19 mai 1984. La valeur la plus élevée est obtenue au début de l'été, soit  $23,4 \text{ g PS/m}^2$  ( $9,3 \text{ g PSC/m}^2$ ) de la mi-juin à la mi-juillet. Au cours de l'hiver, la production est presque nulle; nous avons obtenu des valeurs de  $0,4 \text{ g PS/m}^2$  et de  $0,1 \text{ g PSC/m}^2$  du 1er décembre au 20 avril. Rappelons que les intervalles de confiance rattachés aux estimations de densité se sont reportés sur les estimations de biomasse: les valeurs de production en sont donc elles aussi affectées, ce qui explique en partie l'écart entre les valeurs de production de juillet et d'août.

La production annuelle totale est de  $74,3 \text{ g PS/m}^2$  et de  $29,7 \text{ g PSC/m}^2$ ; plus de la moitié de cette biomasse est produite entre le 19 mai et le 10 août, soit en un peu moins de 3 mois. Notons que la densité de population ainsi que la biomasse au mètre carré sont maximales

Tableau 8

PRODUCTION, EN POIDS SEC (PS) ET EN POIDS SEC DE CHAIR (PSC),  
DU 19 MAI 1983 AU 19 MAI 1984

Date	Production		Production cumulative	
	PS (g/m <sup>2</sup> )	PSC (g/m <sup>2</sup> )	PS (g/m <sup>2</sup> )	PSC (g/m <sup>2</sup> )
19 mai 1983	0	0	0	0
15 juin	10,0	4,0	10,0	4,0
13 juillet	23,4	9,3	33,4	13,3
10 août	6,8	2,7	40,2	15,9
8 septembre	6,5	2,6	46,7	18,5
6 octobre	7,7	3,1	54,4	21,6
7 novembre	5,9	2,4	60,2	24,0
1 décembre	7,2	2,9	67,4	26,9
6 février 1984	0,0	0,0	67,4	26,9
20 avril	0,4	0,1	67,8	27,0
19 mai	6,6	2,7	74,3	29,7

durant l'été, ce qui accentue la différence entre les valeurs estivales de production et les autres, telles que, par exemple, celles de l'automne. La lenteur de la croissance, combinée à la réduction des effectifs lors de la mortalité massive de septembre, abaisse la production automnale à près du tiers de celles de l'été, soit à  $13,0 \text{ g PS/m}^2$  ( $5,3 \text{ g PSC/m}^2$ ) du 6 octobre au 1er décembre 1983. La fraction de la production totale attribuable à la génération du printemps 1983, soit celle qui couvre toute la période d'échantillonnage, est de  $53 \text{ g PS/m}^2$  et de  $21 \text{ g PSC/m}^2$ , c'est-à-dire un peu plus de 70% de la production totale. Ces chiffres sont similaires à ceux que nous avons fournis à la section précédente, à l'effet que la biomasse moyenne annuelle de la génération du printemps 1983 constituait 65% de la biomasse moyenne annuelle totale. Ils correspondent bien à des organismes ayant une longévité légèrement supérieure à une année.

La production suit un cycle annuel débutant au printemps, à l'exemple de la structure de la population et de la croissance; ce cycle est bien visible sur les courbes de production cumulative (figure 10), qui sont de forme grossièrement sigmoïde. La courbe tracée à partir des valeurs cumulatives de production en PSC se situe environ aux quatre dixièmes de la hauteur de la

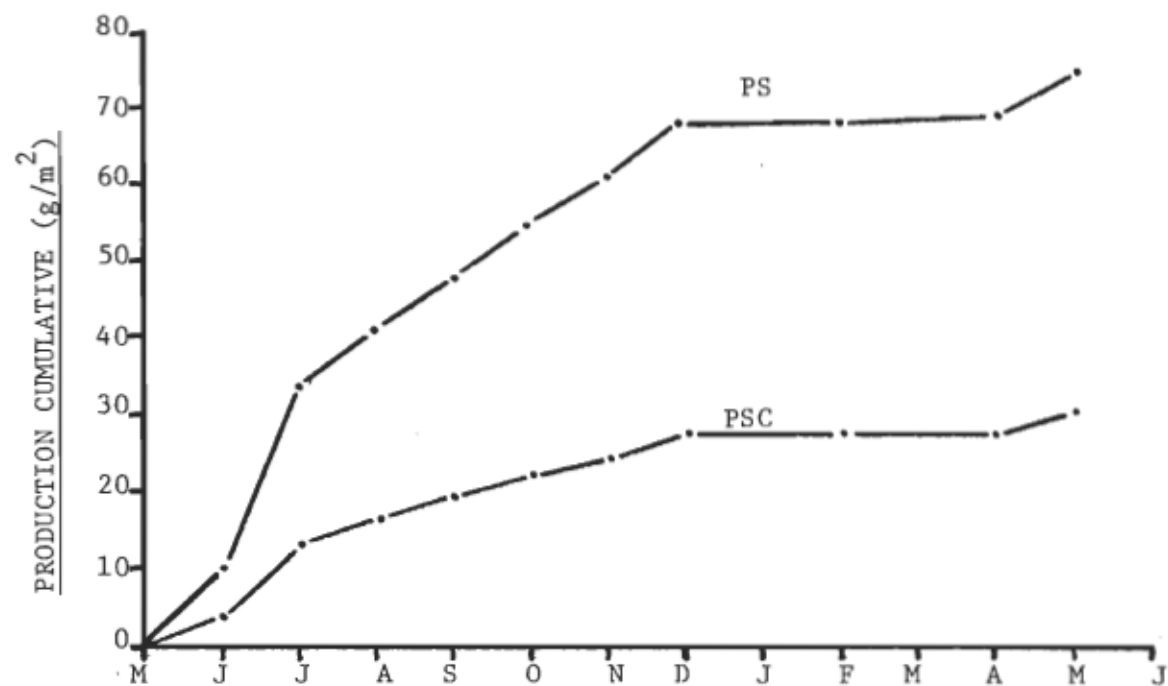


Figure 10. Production cumulative, en poids sec (PS) et en poids sec de chair (PSC), du 19 mai 1983 au 19 mai 1984.

courbe en PS: ceci correspond au fait que le rapport PSC/PS moyen, comme nous l'avons vu à la section précédente, est de près de 40%.

Selon Bennett (1970), le pourcentage d'eau, chez *Sphaerium corneum*, varie approximativement de 50% à 75% (augmente avec la taille). Si l'on utilise une valeur moyenne de 65%, la production annuelle totale, en poids frais, serait environ trois fois plus élevée que la production en poids sec, soit de plus de 200 grammes/m<sup>2</sup> par an (2 tonnes à l'hectare). Cette valeur, très élevée, est comparable à celle mentionnée par Bennett (1970) pour la même espèce en Angleterre.

Negus (1966), qui a estimé la production des bivalves *Unio pictorum*, *Unio tumidus* et *Anodonta anatina* mentionne des valeurs de l'ordre de 50 g/m<sup>2</sup> par année. Stanczykowska et al (1971) ont estimé la production annuelle du gastéropode *Viviparus malleatus* à 89 g/m<sup>2</sup> dans la région de Montréal. Plus près de nous, dans le haut-estuaire d'eau douce du fleuve Saint-Laurent, Vincent et al (1981b) indique une valeur de 1,3 g PS/m<sup>2</sup> par an pour le sphaeriidae *Pisidium amnicum* et environ dix fois plus pour le gastéropode *Bythinia tentaculata*. *Sphaerium corneum* se caractérise donc par une production élevée, malgré sa petite taille.



Nous avons calculé, à l'aide des données de poids sec (PS), un rapport P/B ("production sur biomasse") de 2,63 pour la période du 19 mai 1983 au 19 mai 1984; rap-  
 pelons que cette valeur est obtenue en divisant la pro-  
 duction annuelle totale ( $74,3 \text{ g PS/m}^2$ ) par la biomasse  
 moyenne au cours de la même période ( $28,3 \text{ g PS/m}^2$ ).  
 Les résultats diffèrent légèrement lorsqu'on utilise  
 les valeurs du poids sec de chair (PSC). En effet, la  
 production annuelle totale ( $29,7 \text{ g PSC/m}^2$ ) et la bio-  
 masse moyenne ( $11,1 \text{ g PSC/m}^2$ ) nous indiquent un rapport  
 P/B de 2,68. Comme on l'a vu à la section traitant de  
 la croissance (2.3), le rapport PSC/PS augmente légè-  
 rement avec la taille, soit de 34% à 41% pour des spéci-  
 mens mesurant respectivement 2 mm et 10 mm (Tableau 6).  
 Ce phénomène explique la supériorité du rapport P/B  
 pour le PSC. Comme le pourcentage d'eau chez *Sphaerium*  
*corneum*, augmente avec la taille (Bennett, 1970), le pour-  
 centage de poids sec doit diminuer. Vu que le rapport  
 PSC/PS augmente avec la taille, le rapport P/B obtenu  
 des données de PSC, soit 2,68, est probablement plus re-  
 présentatif du rapport P/B que nous aurions obtenu à  
 l'aide des données de poids frais.

La productivité est maximale durant la première  
 moitié de l'été 1983 (Tableau 9). La jeune cohorte

Tableau 9

PRODUCTIVITÉ ET TEMPS DE RENOUVELLEMENT  
DE LA POPULATION ET DE CHAQUE COHORTE,  
DU 19 MAI AU 13 JUILLET 1983

Période	Cohorte	Productivité (P/B) (1)	Temps de renouvellement (B/P) (2)
19/05/83	Jeunes	0,0374	27
au	Vieux	0,0036	279
03/06/83	Total	0,0057	176
03/06/83	Jeunes	0,0316	32
au	Vieux	0,0096	105
15/06/83	Total	0,0114	87
15/06/83	Jeunes	0,0547	18
au	Vieux	0,0057	174
30/06/83	Total	0,0152	66
30/06/83	Jeunes	0,0312	32
au	Vieux	0,0158	63
13/07/83	Total	0,0215	46

(1) P/B: Rapport "production sur biomasse", moyenne journalière

(2) B/P: Rapport "biomasse sur production", en jours

est très productive; son temps de renouvellement est compris entre 18,3 et 32,1 jours du 19 mai au 13 juillet. Au cours de la même période, le temps de renouvellement moyen de la vieille cohorte est de 155 jours. A cette époque de l'année, les individus de la plus jeune cohorte sont de petite dimension et leur croissance est rapide, ce qui correspond à une productivité élevée ainsi qu'à un temps de renouvellement relativement court. La faible croissance durant l'automne et l'hiver est telle que le temps de renouvellement global pour l'ensemble de la biomasse, calculé pour la période du 19 mai 1983 au 19 mai 1984, est de 0,37 année (136 jours); rappelons que cette valeur est l'inverse multiplicatif du rapport P/B annuel ( $1 \div 2,68 = 0,37$ ).

Pour une population en équilibre, le rapport P/B est relié notamment à la longévité (Zařka, 1970); si le renouvellement total de la biomasse doit se produire en trois ans, par exemple, on s'attendra à une productivité inférieure à ce que l'on obtiendrait pour une population ayant une longévité moyenne d'un an. En plus de la longévité, la structure d'âge d'une population aurait une influence sur la productivité (Zařka, 1970); en effet, la vitesse de croissance diminue graduellement au cours de l'ontogénèse et c'est pourquoi la productivité d'une population est d'autant plus élevée que celle-ci est jeune.

Notre estimation de la productivité, soit 2,68, est supérieure à celles que mentionnent plusieurs auteurs pour d'autres mollusques. Holopaienen et Hansky (1979) indiquent des valeurs de 1,2 à 1,5 pour des populations du genre voisin *Pisidium* de zones littorales. Vincent *et al* (1981b) fournit une valeur de 1,4 pour une population de *Pisidium amnicum* ayant une longévité moyenne d'environ 2 ans. Stanczykowska *et al* (1971) ont obtenu 0,37 pour *Viviparus malleatus* dans la région de Montréal, un gastéropode vivant plus de 4 ans. La longévité de *Sphaerium corneum* varie, selon les auteurs, d'environ 6 mois (Thiel, 1924) à près de 4 ans (Odhner, 1929); dans notre cas, elle est d'un peu plus d'un an, ce qui correspond à une productivité relativement élevée par rapport à des populations de mollusques vivant plus longtemps.

Les résultats que nous avons obtenus vont donc dans le sens d'une forte productivité; alliés à une grande abondance en nombre d'individus ou en biomasse, ils correspondent à une forte production brute par unité de surface.

## 2.6 La reproduction

La famille des Sphaeriidae possède la caractéristique de produire relativement peu de jeunes par géni-

teur, soit de 5 à 50 environ selon les espèces. Les stades larvaires véligère et trochophore sont supprimés (Heard, 1977); les jeunes se développent à l'intérieur du parent (ovoviviparité). Ces caractères comportent une valeur adaptative et sont associés au type écologique "k" (Heard, *op. cit.*), par opposition au type "r" regroupant des animaux qui investissent dans la production massive de descendants (MacArthur et Wilson, 1967); la plupart des bivalves seraient des représentants de ce dernier type.

Rappelons ici quelques aspects de la reproduction des Sphaeriidae. En général, les gonades mâles et femelles se développent et sont fonctionnelles simultanément (Heard, 1977). La fécondation est interne et presque tous les individus atteignant une certaine taille contiennent des embryons; ceux-ci se développent dans des sacs marsupiaux associés aux branchies et sont relâchés dans le milieu ambiant à certaines périodes, phénomène dénommé parturition. S'il y a plusieurs périodes de parturition par an, l'espèce ou la population est dite itéropare, alors qu'on observe une seule période de relâchement d'embryons par an chez les populations semelpares. L'itéroparité ou la semelparité pourrait être déterminée, chez les Sphaeriidae, par des conditions environnementales (Heard, 1977). Chez le genre *Sphaerium*, un géniteur contient souvent des embryons de tailles différentes; il est donc plausible de croire que la fécondation est plus ou moins étalée dans le temps. Concernant l'espèce *S. cornutum* plus particulièrement, nous ne savons si le mode principal de fécondation

est parthénogénétique, car aucune preuve de fécondation croisée n'a été apportée (Bennett, 1970).

Nous avons pratiqué des dissections sur des spécimens provenant de 7 échantillonnages répartis le long d'un cycle annuel, du 15 juin 1983 au 15 juin 1984. Nous avons choisi précisément cette année dans le but de couvrir uniformément toute une période de parturition printanière chez une seule et même génération. Nous avons retenu les dates d'échantillonnage suivantes: 15 juin, 24 août, 17 novembre 1983 et 6 février, 20 avril, 1er et 15 juin 1984. Les trois dernières dates, rapprochées dans le temps, se situent respectivement au début, à la fin et après la période de relâchement des jeunes dans le milieu environnant.

La figure 11 présente les droites de régression du nombre d'embryons en fonction de la longueur du géniteur, pour les 7 dates d'échantillonnage traitées. On trouvera au Tableau 10 les équations correspondantes ainsi que les intervalles de confiance à 95% associés aux pentes et ordonnées à l'origine. Les 4 régressions de la figure 11(A) sont bien distinctes: chaque pente est significativement différente de celle de la régression qui la précède dans le temps. Le

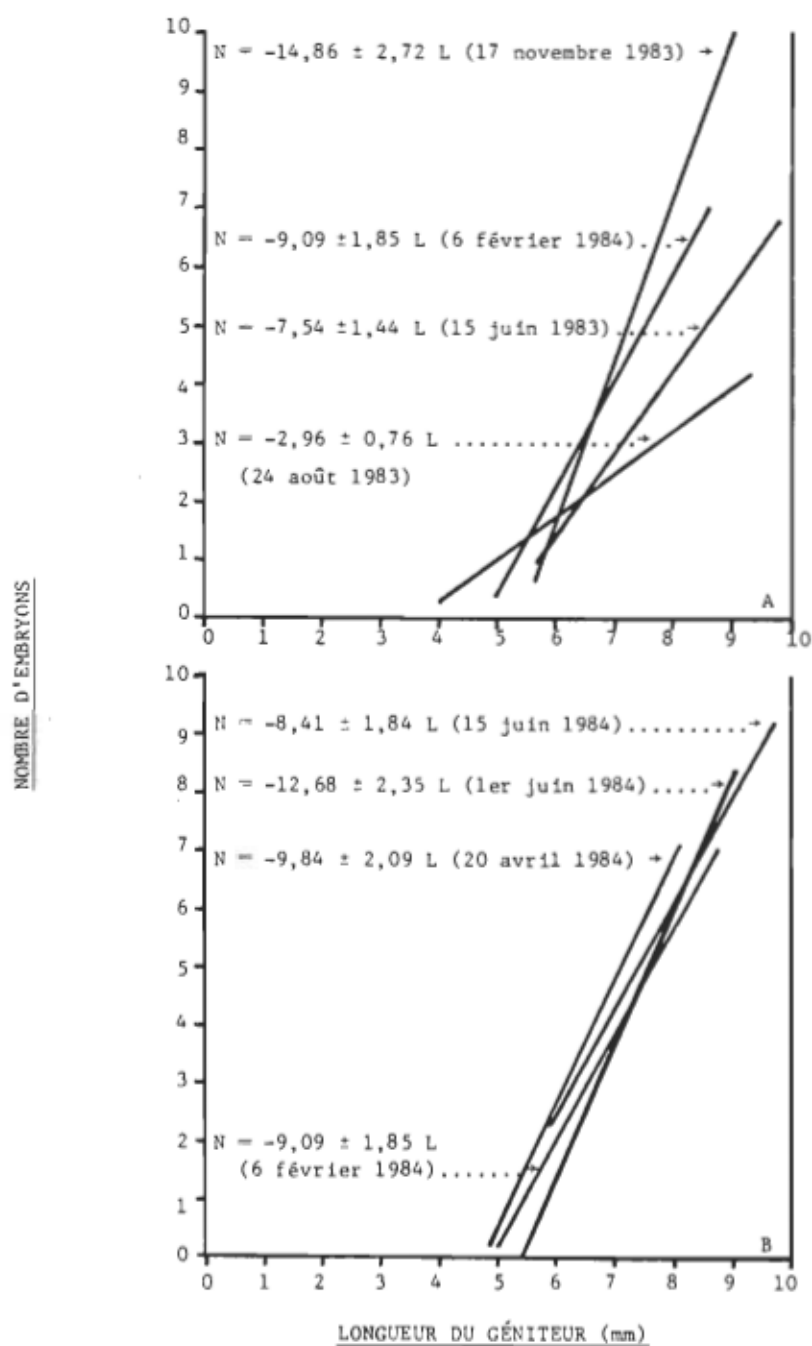


Figure 11. Relations entre le nombre d'embryons et la longueur du géniteur, du 15 juin 1983 au 15 juin 1984 (les extrémités inférieures et supérieures des régressions marquent respectivement la taille minimum gravis et les plus gros spécimens disséqués).

Tableau 10

ÉQUATIONS ET NIVEAUX DE SIGNIFICATION  
DES RÉGRESSIONS CONCERNANT L'ÉTUDE DE LA REPRODUCTION

Date d'échantillonnage	Nombre d'embryons VS longueur du porteur				Longueur de l'embryon le plus long VS longueur du porteur			
	a (1)	±(%) (2)	b (3)	±(%) (2)	a	±(%)	b	±(%)
15/06/83	- 7,54	28	1,44	19	-0,51	68	0,36	31
24/08/83	- 2,96	26	0,76	15	-0,72	69	0,19	90
17/11/83	-14,86	22	2,72	17	-2,06	25	0,41	18
06/02/84	- 9,09	23	1,85	17	-1,40	38	0,31	26
20/04/84	- 9,84	20	2,09	15	-1,32	33	0,31	22
01/06/84	-12,68	26	2,35	20	-4,23	24	0,81	17
15/06/84	- 8,41	74	1,84	42	+0,65	252	0,20	104

(1) ordonnée à l'origine

(2) intervalle de confiance à 95% (en %)

(3) pente.



nombre d'embryons est chaque fois corrélatif de la taille du géniteur; Heard (1977) a tiré cette même conclusion lors de ses études sur d'autres espèces de sphaeriidae, telles *Sphaerium fabale*, *Sphaerium rhomboideum*, *Sphaerium striatinum*.

Du 15 juin au 24 août 1983, la plus petite classe de longueurs pour laquelle nous avons trouvé des embryons mesurant au moins 0,2 mm lors des dissections, ce que nous appellerons la "taille minimum gravide", diminue de 5,6 mm à 4,0 mm. Les histogrammes de fréquences des classes de longueurs (figure 4) indiquent que les individus de la génération du printemps 1983 atteignent 3 mm le 15 juin 1983, alors que le 24 août la séparation des cohortes jeune et vieille se situe à 6,9 mm. Nous en déduisons qu'il y a vraisemblablement eu fécondation d'ovules chez les jeunes au cours de l'été. Selon les mêmes histogrammes, il y a relâchement de quelques embryons entre le 15 juin et le 24 août; ces nouveaux-nés proviennent sans aucun doute de géniteurs faisant partie de la vieille cohorte. Ce phénomène, combiné à la diminution de la taille minimum gravide de 5,6 mm à 4,0 mm, explique la diminution de la pente de la régression de 1,4 à 0,8 entre le 15 juin et le 24 août 1983 (Figure 11(A)).

Le Tableau 11 contient les nombres moyens d'embryons et les longueurs moyennes des embryons les plus longs pour chaque classe de longueurs des spécimens disséqués et chaque date d'échantillonnage traitée. On y voit la diminution de la taille minimum gravide de juin à août 1983; notons que des spécimens mesurant moins de 4,0 mm ont été disséqués dans le cas des prélèvements du 24 août, bien qu'ils n'apparaissent pas au tableau: aucun embryon mesurant au moins 0,2 mm n'a été trouvé. Les embryons les plus longs que contient chaque individu le 24 août mesurent en moyenne 0,2 mm pour toutes les classes de longueurs de géniteurs appartenant à la jeune cohorte. A partir de la classe 6,6 mm, cette valeur oscille entre 0,5 et 1,0 mm. Les longueurs moyennes des embryons les plus longs permettent donc de distinguer clairement les deux cohortes à la fin de l'été. Rappelons que l'utilisation du papier probabilité a permis de mettre en évidence une séparation des cohortes à 6,9 mm, et non 6,6 mm: les cohortes se chevauchant sur quelques classes de longueurs, le hasard du choix des spécimens à disséquer a sans doute favorisé les individus appartenant à la vieille cohorte dans le cas de la classe 6,6; d'ailleurs la longueur moyenne des embryons les plus longs, pour les 10 géniteurs de la

Tableau 11

NOMBRES MOYENS D'EMBRYONS ET LONGUEURS MOYENNES DES EMBRYONS LES PLUS LONGS  
POUR CHAQUE CLASSE DE LONGUEURS DES SPÉCIMENS DISSÉQUÉS ET CHAQUE DATE D'ÉCHANTILLONNAGE TRAITÉE

Classe de longueur (mm)	15/06/83			24/08/83			17/11/83			06/02/84			20/04/84			01/06/84			15/06/84		
	Diss.*	N*	L* (mm)	Diss.	N	L (mm)	Diss.	N	L (mm)	Diss.	N	L (mm)	Diss.	N	L (mm)	Diss.	N	L (mm)	Diss.	N	L (mm)
4,0	1	0	-	10	0,3	0,2	2	0	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
4,2	2	0	-	10	1,3	0,2	4	0	-	1	0	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
4,4	2	0	-	10	0,5	0,2	9	0	-	1	0	-	2	0	-	0	-	-	0	-	-
4,6	2	0	-	10	0,5	0,2	10	0	-	7	0	-	1	0	-	0	-	-	0	-	-
4,8	3	0	-	10	1,6	0,2	10	0	-	10	0	-	10	0,5	0,3	0	-	-	0	-	-
5,0	5	0	-	10	1,2	0,2	10	0	-	10	0,3	0,2	10	0,2	0,3	1	0	-	0	-	-
5,2	5	0	-	10	0,6	0,2	10	0	-	10	0,3	0,2	10	1,0	0,4	2	0,5	0,2	0	-	-
5,4	7	0	-	10	0,5	0,2	10	0	-	10	0,5	0,2	10	1,6	0,5	4	1,5	0,4	0	-	-
5,6	7	0,1	0,4	10	0,8	0,2	10	0,3	0,3	10	1,4	0,4	10	1,2	0,4	4	0,5	0,3	0	-	-
5,8	4	1,0	0,8	10	0,5	0,2	10	1,8	0,4	10	1,3	0,4	10	2,6	0,4	2	0,5	0,2	1	4,0	0,8
6,0	7	1,1	1,4	10	0,9	0,2	10	0,9	0,5	10	2,3	0,4	10	2,7	0,4	5	0,6	0,7	1	4,0	1,4
6,2	7	1,3	1,7	10	0,8	0,2	10	1,7	0,5	10	2,0	0,5	10	3,1	0,5	3	1,7	0,3	0	-	-
6,4	8	1,8	1,8	10	1,4	0,2	10	2,2	0,5	10	2,7	0,6	10	3,9	0,7	4	3,0	0,9	1	0	-
6,6	8	2,5	2,0	7	2,4	0,7	10	2,9	0,5	10	3,7	1,0	10	3,5	0,5	9	2,9	1,2	1	2,0	1,2
6,8	10	2,4	2,2	10	2,7	0,5	10	3,9	0,8	10	2,7	0,6	10	4,8	0,9	4	2,0	1,0	2	4,5	2,3
7,0	10	2,2	2,0	9	2,9	0,7	10	4,8	0,8	10	4,7	0,9	10	5,0	0,9	10	3,4	1,4	5	4,8	2,2
7,2	9	2,6	2,6	10	3,1	0,8	10	3,4	0,8	10	6,0	1,0	6	5,7	1,0	3	4,7	1,8	4	3,5	1,7
7,4	8	3,6	2,3	10	2,4	0,8	6	4,5	1,1	10	4,8	0,9	2	6,5	1,1	8	5,3	2,2	2	7,5	2,3
7,6	8	4,5	2,5	10	2,4	0,7	9	8,2	1,1	8	4,6	0,8	2	6,0	1,5	3	5,7	1,9	0	-	-
7,8	10	3,6	2,5	10	3,2	0,9	5	7,4	1,4	2	4,5	1,5	3	4,7	0,8	8	4,8	2,2	1	3,0	2,0
8,0	10	3,2	2,3	9	3,7	0,8	5	7,8	1,2	3	5,3	1,1	1	6,0	1,4	3	4,0	2,0	0	-	-
8,2	9	4,2	2,5	10	4,4	0,8	1	3,0	1,2	0	-	-	0	-	-	1	6,0	2,0	3	7,3	2,5
8,4	10	4,8	2,2	4	2,5	0,8	3	5,3	1,4	0	-	-	0	-	-	4	10,0	2,6	3	9,3	2,3
8,6	6	4,0	2,7	7	3,6	0,7	0	-	-	2	3,0	1,0	0	-	-	0	-	-	4	7,0	2,5
8,8	8	5,1	2,7	5	3,4	1,0	1	8,0	1,4	0	-	-	0	-	-	1	5,0	2,8	1	4,0	1,8
9,0	1	4,0	3,0	3	4,3	0,7	0	-	-	0	-	-	0	-	-	1	12,0	3,0	4	7,3	2,4
9,2	4	7,0	2,7	2	4,0	1,0	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	3	11,0	2,1
9,4	2	5,5	2,8	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-
9,6	1	7,0	2,0	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	1	6,0	2,2

\* Diss.: nombre de spécimens disséqués.

N: nombre moyen d'embryons

L: longueur moyenne des embryons les plus longs

classe 6,8 mm, est de 0,5 mm, soit la plus petite valeur parmi celles de la vieille cohorte.

Le 17 novembre 1983, la vieille cohorte est disparue (mortalité naturelle) et les lamellibranches font presque tous partie de la génération du printemps 1983. La taille minimum gravide est à nouveau 5,6 mm, comme au mois de juin précédent (figure 11(A) et Tableau 11). D'après les histogrammes de la figure 4, la plupart des individus de la génération du printemps 1983 contiennent donc des embryons mesurant au moins 0,2 mm; une fraction des plus petits spécimens, qui mesurent entre 4,0 et 5,6 mm, portent probablement des embryons mesurant moins de 0,2 mm. Le nombre d'embryons a augmenté plus fortement chez les plus gros géniteurs entre les mois d'août et de novembre (Tableau 11); ce phénomène, combiné à l'augmentation de la taille minimum gravide de 4,0 à 5,6 mm, produit une augmentation de la pente de la régression de 0,8 à 2,7.

Entre le 17 novembre 1983 et le 6 février 1984, la pente de la régression s'abaisse à 1,9; ceci pourrait résulter du fait qu'une certaine proportion des embryons portés par les plus petits mollusques ont atteint 0,2 mm (Tableau 11): en conséquence, la

taille minimum gravide s'abaisse de 5,6 mm à 5,0 mm.

Il y a peu de changement dans la relation entre le nombre d'embryons et la longueur du géniteur de février à juin 1984 (figure 11(B)). En effet, les valeurs de la pente sont rapprochées (1,84 à 2,35) et leurs intervalles de confiance à 95% se chevauchent (Tableau 10). La taille minimum gravide oscille entre 4,8 et 5,2 mm du 6 février au 1er juin 1984. Lors de la dissection des mollusques prélevés le 15 juin 1984, nous n'avons pas pu disposer d'un nombre suffisant de spécimens mesurant entre 5 et 6 mm; en conséquence, la taille minimum gravide indiquée par l'extrémité inférieure de la régression ainsi que par les valeurs du Tableau 11, soit 5,8 mm, est douteuse.

La relation entre la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du géniteur subit elle aussi des modifications au cours de l'année (figure 12). Au cours de l'été 1983, comme nous l'avons déjà mentionné, les individus de la génération printanière ont développé des embryons; il en résulte que la taille minimum gravide est abaissée de 5,6 à 4,0 mm. Parallèlement, la longueur moyenne des embryons les plus longs a diminué chez les mollusques de la vieille cohorte, sans doute à cause du relâchement d'un cer-

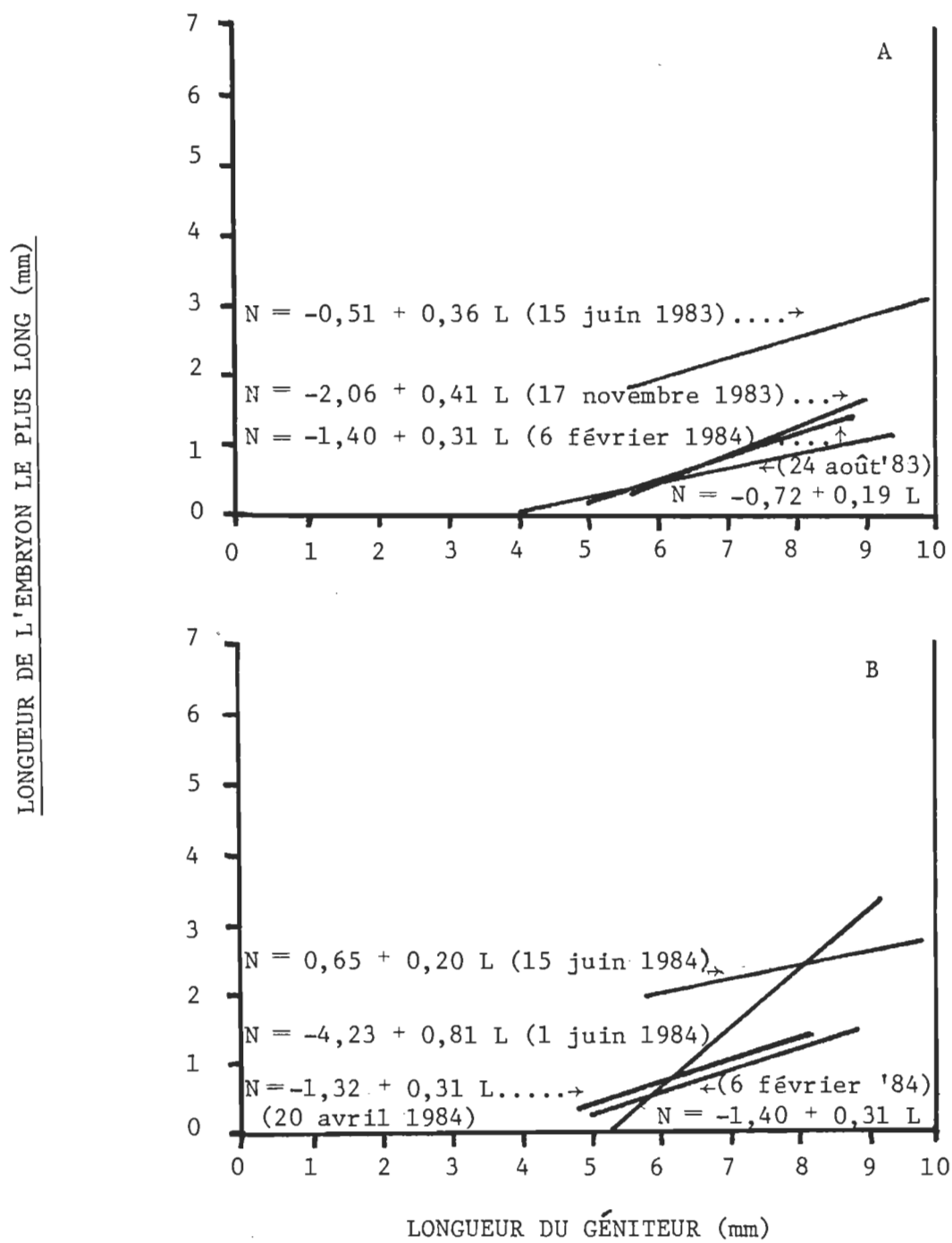


Figure 12. Relations entre la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du géniteur, du 15 juin 1983 au 15 juin 1984 (les extrémités inférieures et supérieures des régressions marquent respectivement la taille minimum gravide et les plus gros spécimens disséqués).

tain nombre d'embryons (Tableau 11); notons à ce sujet que les vieux représentent un pourcentage du total des individus de plus en plus faible; conséquemment, l'arrivée d'un nombre relativement faible de nouveaux-nés peut modifier considérablement la régression dans sa partie la plus haute. Pour ces raisons, la droite de régression s'abaisse de façon marquée et la pente diminue de 0,36 à 0,19 entre le 15 juin et le 24 août 1983.

Entre les mois d'août et de novembre, la croissance des adultes gravides se poursuit et la taille minimum gravide s'élève de 4,0 mm à 5,6 mm. D'après les histogrammes de fréquences des classes de longueurs (figure 4), la longueur moyenne des individus se serait accrue d'environ 1 mm entre les 24 août et 17 novembre 1983; cette donnée nous permet de déduire que la croissance automnale des embryons a été relativement faible chez les plus petits mollusques gravides. En effet, on peut voir au Tableau 11, que les longueurs moyennes des embryons les plus longs étaient, au mois d'août, de 0,2 mm pour toutes les classes de longueurs comprises entre 4,0 et 6,6 mm. Si l'on considère que les spécimens de ces classes de tailles mesurent, le 17 novembre, entre 5,0 et 7,6 mm (croissance de 1,0 mm), on remarque au Tableau 11 que les longueurs moyennes de leurs embryons croissent avec la taille des géniteurs, de 0,3 mm à

1,1 mm, et ce de manière graduelle. Comme la plupart de ces embryons mesureraient vraisemblablement 0,2 mm le 24 août, leur croissance automnale a été proportionnelle à la taille du géniteur. Les plus petits adultes ont donc investi plus d'énergie dans leur propre croissance que dans celle de leurs descendants. Ce phénomène, combiné à l'augmentation de la taille minimum gravide entre août et novembre, est à l'origine d'une élévation de la pente de la régression de 0,19 à 0,41.

Entre novembre et février, la pente diminue légèrement, soit de 0,41 à 0,31 unité. Ceci semble dû au fait que les embryons les plus longs des géniteurs les plus petits ont atteint 0,2 mm; en effet, la taille minimum gravide diminue de 5,6 mm à 5,0 mm. Remarquons que la croissance relative des embryons ne doit pas nécessairement être supérieure chez les plus jeunes géniteurs pour l'obtention d'un tel résultat. Du 6 février au 20 avril 1984, la pente demeure à une valeur de 0,31; cependant, la droite de régression s'élève légèrement (figure 12(B)): l'ordonnée à l'origine augmente de - 1,4 à - 1,3. La croissance des embryons est donc minime durant l'hiver, tout comme celle des adultes. La taille minimum gravide a légèrement diminué, passant de 5,0 mm à 4,8 mm.



Au printemps 1984, la croissance des embryons est rapide, particulièrement chez les plus gros géniteurs; du 20 avril au 1er juin, soit en 6 semaines, la pente de la régression augmente considérablement; elle passe de 0,31 à 0,81 unité. La taille minimum gravisse s'élève de 4,8 à 5,2 mm; bien que cette augmentation soit minime, elle pourrait laisser croire que les plus petits individus gravisés ont investi plus d'énergie dans leur propre croissance que dans celle de leurs descendants, comme cela s'est produit à l'automne 1983. Cependant, les plus petits individus de la cohorte âgée d'un an mesurent près de 5 mm (figure 4); les individus mesurant entre 5,0 et 6,0 mm constituent une fraction minime des mollusques. Pour cette raison, nous n'avons pas pu disposer d'un nombre suffisant d'organismes pour préciser de façon certaine la taille minimum gravisse au 1er juin 1984; en effet, le Tableau 11 indique que seulement 13 spécimens de taille inférieure à 6,0 mm ont été disséqués.

Entre les 1er et 15 juin 1984, soit en 2 semaines seulement, la relation entre les longueurs d'embryons et celles des géniteurs est considérablement modifiée. La pente s'abaisse de 0,81 à 0,20, soit de la plus forte à l'une des plus faibles valeurs de pente que nous ayons

observées; notons que cette pente est la seule à ne pas être significativement différente de zéro; en effet, son intervalle de confiance à 95% est supérieur à 100% (Tableau 10). Au cours de la même période, la régression s'élève considérablement (figure 12(B)). La longueur des embryons les plus longs augmente, de façon plus marquée chez les plus jeunes géniteurs. Cette situation pourrait s'expliquer par un relâchement continu des plus gros embryons par les plus gros géniteurs, à mesure que ceux-là dépassent les 2 mm environ, alors que les embryons des géniteurs plus petits poursuivraient leur croissance. Cependant, mentionnons qu'à cause de la rareté des spécimens, le nombre de dissections a été plus petit lors de l'échantillonnage du 15 juin, soit 37 spécimens, par opposition à 79 le 1er juin et à plus de 100 dans tous les autres cas (Tableau 11). En conséquence, les résultats des dissections varient beaucoup d'une classe de longueurs à l'autre et le niveau de signification de la régression est affecté (Tableau 10). Par ailleurs, l'étude de la structure de la population (section 2.1) nous indique que la progression de la population a été compromise à cette époque: la densité des individus a diminué. Ceci pourrait contribuer à expliquer la considérable élé-

vation de la régression du 15 juin 1984, où il semble qu'en conditions environnementales défavorables, les bivalves ont pu retenir leurs embryons.

D'une manière générale, les modifications que l'on observe d'une régression à l'autre au cours de l'année sont semblables en ce qui a trait au nombre d'embryons et à la longueur des embryons les plus longs; par exemple, s'il y a augmentation du nombre d'embryons, il y a aussi croissance des plus longs d'entre eux. S'il y a parturition, il y a diminution à la fois du nombre et de la longueur des embryons restant à l'intérieur des géniteurs. Il y a toutefois deux exceptions à cette règle, soient les deux derniers échantillonnages traités (1er et 15 juin 1984). Alors que la relation entre le nombre d'embryons et la longueur du géniteur subit peu de modification (figure 11(B)), la relation entre la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du parent varie beaucoup (figure 12(B)).

La cause première de ce phénomène serait la croissance printanière des embryons, particulièrement évidente chez les plus gros lamellibranches le 1er juin, puis généralisée deux semaines plus tard, alors que le nombre, lui, n'est que peu modi-

fié. Selon ces résultats, il semble bien que l'hiver et le printemps ne constituent pas une période de fécondation massive, mais plutôt de croissance des embryons déjà présents.

Pour ce qui est du nombre d'embryons, les régressions du 15 juin 1983 et du 15 juin 1984 sont donc comparables (pentes et ordonnées à l'origine rapprochées) (figure 11). Toutefois, elles diffèrent légèrement en ce qui a trait à la longueur des embryons les plus longs (figure 12). Dans ce cas, en effet, la pente de la régression du 15 juin 1983 est l'une des plus faibles (0,20) et l'ordonnée à l'origine est positive, ce qui ne s'est produit qu'une seule fois (Tableau 10). Rappelons que l'aspect particulier de cette régression est relié à une altération de l'habitat au printemps 1984 (apports de sédiments par la crue printanière des eaux). Mentionnons cependant que les régressions de la longueur de l'embryon le plus long du 15 juin 1983 et du 15 juin 1984 (figure 12) sont similaires. Si on les compare aux 5 autres: elles sont toutes deux élevées et situées à l'écart du reste du groupe. Si l'on tient compte des conditions particulières de l'habitat au printemps 1984, les relations existant entre le nombre d'embryons et la longueur du parent d'une part et entre

la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du géniteur d'autre part, suivent un cycle circannuel.

Nous présentons au Tableau 12 les nombres et les longueurs maximums des embryons observés chez un individu pour chaque échantillonnage dont les spécimens ont fait l'objet de dissections. Le nombre maximum d'embryons (mesurant au moins 0,2 mm) retrouvé chez un individu a relativement peu varié au cours de l'année, soit de 9 à 13; ceci reflète le caractère continuuel de la gestation ainsi que l'itéroparité de l'espèce. La longueur des bivalves chez lesquels ces nombres élevés d'embryons ont été trouvés varie de 7,0 mm à 9,2 mm. Toutefois, l'observation du Tableau 11 révèle qu'il s'agit en général des plus gros mollusques parmi ceux que nous avons disséqués; ceci concorde avec les résultats des régressions, qui démontrent la corrélation entre le nombre d'embryons et la taille du géniteur.

La longueur maximale pour un embryon varie considérablement selon l'époque de l'année, soit de 1,8 mm à 3,6 mm; les tailles les plus fortes sont rencontrées au printemps, époque de parturition. Comme les régressions l'ont démontré (figure 12), les embryons sont plus gros au cours de cette période que

Tableau 12

NOMBRES ET LONGUEURS MAXIMUMS D'EMBRYONS  
RETROUVÉS DANS UN SPECIMEN POUR CHAQUE ÉCHANTILLONNAGE TRAITÉ

Date d'échantillonnage	Nombre maximum d'embryons ≥ 0,2 mm	Longueur du porteur (mm)	Embryon le plus long (mm)	Longueur du porteur (mm)
15/06/83	13	9,2	3,6	7,6
24/08/83	10	8,2	2,2	8,8
17/11/83	13	7,8	2,4	8,4
06/02/84	9	7,4 à 8,0*	2,0	6,6
20/04/84	11	7,0	1,8	7,0
01/06/84	13	8,4	3,2	8,4
15/06/84	12	9,2	3,6	7,0

\* 3 individus: 7,4, 7,6 et 8,0 mm

durant le reste de l'année: un plus grand nombre d'embryons sont de taille à affronter le milieu extérieur. La longueur du lamellibranche à l'intérieur duquel nous avons trouvé l'embryon le plus long varie considérablement, soit de 6,6 mm à 8,8 mm. Nous attribuons ce phénomène au fait que, d'une part, les résultats des dissections diffèrent souvent d'une classe de longueurs à l'autre (Tableau 11); d'autre part, les pentes des régressions de la longueur des embryons les plus longs, bien qu'elles soient presque toutes significativement différentes de zéro, sont relativement faibles, se situant entre 0,19 et 0,81 unité, ce qui laisse paraître davantage la variabilité des résultats d'une classe de longueurs à l'autre.

La taille maximale à la naissance serait donc de 3,6 mm, alors que la taille minimale des individus libres, d'après les histogrammes de fréquences des classes de longueurs (figure 4), serait de 1,4 mm. La naissance se produirait donc à une longueur comprise entre ces deux limites. Ces résultats concordent avec ceux de Mitropol'skii (1969a) et de Heard (1977), qui ont retrouvé chez *Sphaerium corneum* des embryons de 3 mm de longueur. Ces auteurs ont aussi observé des embryons de tailles variées chez un même individu. Par

ailleurs, Mitropol'skii (*op. cit.*) a trouvé des embryons à l'intérieur de spécimens mesurant 5 mm; rappelons que dans le cadre de cette étude, ce que nous avons appelé la taille minimum gravide a oscillé entre 4,0 et 5,6 mm. Si nous avions tenu compte des larves mesurant moins de 0,2 mm, la taille minimum gravide aurait pu être inférieure à ce que nous avons observé; le nombre d'embryons, lui, aurait probablement été plus élevé. En effet, Heard (1977) a estimé que les larves sans coquille, c'est-à-dire les plus petites, pourraient constituer près de 50% du total des embryons contenus dans un géniteur chez *Sphaerium fabale* et *Sphaerium striatinum*.

Thiel (1926) a indiqué que le nombre de jeunes produits par adulte, chez une population de *S. corneum*, peut être influencé par le degré de pollution; en effet, ses observations ont révélé qu'un individu produisait en moyenne 10 nouveaux-nés au cours de sa vie en milieu "pollué" et 23 (de 13 à 31) dans des eaux "non polluées". Par ailleurs, Heard (1977) mentionne que cette caractéristique de population est sujette à l'influence de l'environnement. Pour notre part, nous ne disposons pas de données précises à ce sujet: la mortalité pré-natale est indéterminée ainsi que le nombre d'embryons mesurant moins de 0,2 mm. L'utili-



sation de cages *in situ* pourrait nous renseigner sur cette caractéristique du cycle vital.

Cette section de notre étude bio-écologique de *S. corneum* nous a renseignés sur plusieurs aspects de la reproduction de ce lamellibranche retrouvé en abondance dans le lac Saint-Pierre. Les résultats des dissections ont montré la grande variabilité du nombre et de la longueur maximale d'embryon d'un spécimen à l'autre, ce qui a affecté le niveau de signification statistique des relations que nous avons établies, même dans le cas où nous avons traité dix spécimens par classe de longueurs. La présence de plus d'une cohorte gravide altère aussi l'homogénéité des données concernant le nombre et la longueur des embryons; une certaine proportion des individus de la plus jeune cohorte peuvent être presque aussi grands que les vieux tout en ne contenant qu'un faible nombre d'embryons de petite taille. Toutefois, l'obtention d'un niveau de précision légèrement supérieur aurait été laborieuse; la méthodologie que nous avons retenue nous a permis d'obtenir un degré de précision satisfaisant.

## CONCLUSION

Cette étude nous a permis de connaître plusieurs aspects de la bio-écologie de *Sphaerium corneum* dans le lac Saint-Pierre. La population que nous avons échantillonnée montre un cycle circannuel en ce qui a trait à la croissance, la production et la productivité, de même qu'au niveau de la reproduction; la structure de la population et ses transformations d'une saison à l'autre reflètent ce phénomène. La reproduction est de type itéropare; toutefois, la plupart des embryons sont relâchés dans le milieu par les géniteurs au cours d'une période printanière de parturition.

Nos résultats confirment la grande abondance de l'espèce sur de grandes superficies. La densité des individus a varié considérablement au cours de la période d'échantillonnage: la granulométrie des sédiments et la présence de plantes aquatiques semblent être des facteurs déterminants pour l'expansion de ce lamellibranche. Malgré les fortes fluctuations d'abondance, nos résultats sont comparables à ceux de Bennett (1970). Le fait que *S. corneum* ait aussi été retrouvé en grand nombre dans le lac Saint-Pierre durant l'été 1980, lors des échantillonna-

ges exploratifs, nous porte à croire que ce bivalve n'était pas exceptionnellement abondant durant la période de notre étude (1983-84).

La méthodologie que nous avons employée nous a permis d'obtenir une foule de renseignements sans avoir à effectuer des élevages sur les lieux ou en laboratoire. A partir de simples échantillons prélevés à l'aide d'une benne Ekman, nous avons précisé la structure de la population et sa progression le long d'un cycle annuel, décrit en détail le patron de distribution et déterminé l'importance de l'espèce dans le milieu en termes de biomasse et d'effectifs. Les dissections de spécimens récoltés nous ont révélé plusieurs aspects concernant les embryons et le cycle de reproduction.

Dans le cadre d'études ultérieures, il serait intéressant de caractériser le rôle que joue, dans les chaînes alimentaires, l'abondante biomasse que représente *Sphaerium corneum*. Le lac Saint-Pierre est en effet une zone d'intérêt particulier pour la pêche et la chasse. L'utilisation des cages *in situ* faciliterait l'obtention des résultats précis en ce qui concerne certains aspects de la croissance et de la reproduction. Parallèlement, des expériences de laboratoire pourraient nous renseigner sur le mode de fécondation des ovules et la reproduction croisée, de même que sur les facteurs déterminant le patron de distribution de *Sphaerium corneum*.

## SOMMAIRE

1. La présente étude porte sur plusieurs aspects de la bio-écologie du lamellibranche *Sphaerium corneum* (L.) dans le lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Québec).
2. La longévité moyenne est d'environ un an; une très faible proportion des individus atteint un an et demi.
3. La longueur maximale est d'environ 10 mm; moins de 1% des spécimens l'atteignent, et ce uniquement durant la période estivale.
4. La parturition est essentiellement printanière.
5. La densité moyenne varie de 500 à 8 000 individus/m<sup>2</sup> (moyenne annuelle: 3 500/m<sup>2</sup>).
6. L'abondance de l'espèce semble reliée à la qualité du substrat et pourrait être favorisée ou affectée par des plantes aquatiques.
7. Les stries que portent parfois ces mollusques se sont avérées statistiquement inutilisables pour la détermination de l'âge des spécimens.

8. La distribution est fortement contagieuse; l'arrivée des nouveaux-nés se fait selon une distribution aléatoire au départ, puis l'agrégation est de plus en plus accentuée à mesure que la parturition se poursuit et que la nouvelle génération vieillit.
9. Nous avons établi entre le poids sec total (PS, en mg) et la longueur maximale (L max, en mm) la relation  $PS = 0,03202 L_{max}^{3,1698}$  et entre le poids sec de chair (PSC, en mg) et la longueur maximale, la relation  $PSC = 0,01008 L_{max}^{3,2879}$ .
10. La biomasse moyenne annuelle est de  $28,2 \text{ g/m}^2$  en poids sec et de  $11,1 \text{ g/m}^2$  en poids sec de chair. Les mêmes calculs concernant la génération du printemps 1983 (celle qui couvre toute la période d'échantillonnage) donnent des valeurs respectives de  $18,5$  et  $7,2 \text{ g/m}^2$ .
11. La production annuelle totale est de  $74,3 \text{ g/m}^2$  en poids sec et de  $29,7 \text{ g/m}^2$  en poids sec de chair. Si l'on utilise une valeur de 70% comme % d'eau moyen, on obtient une production en poids frais d'environ  $250 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . La production annuelle attribuable à la génération du printemps 1983 est de  $53 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  en poids sec et  $21 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  en poids sec de chair, soit environ 70% de la production totale.
12. La productivité (production annuelle/biomasse moyenne) est d'au moins 2,6. La croissance et la productivité minimales

ont lieu en hiver alors qu'elles atteignent des sommets pour la nouvelle génération au début de l'été.

13. La grande majorité des individus matures contiennent des embryons, qui sont généralement de tailles variées, et dont la taille maximale ainsi que le nombre sont positivement corrélés à la taille de l'individu qui les porte. Les relations entre le nombre d'embryons et la longueur du parent ainsi qu'entre la longueur de l'embryon le plus long et la longueur du parent varient au cours d'un cycle annuel.
14. Le nombre maximum d'embryons mesurant au moins 0,2 mm retrouvés chez un même individu varie peu au cours de l'année; de 9 à 13; il est atteint par les individus les plus grands à chaque date considérée.
15. La taille maximale pour un embryon varie de 1,8 mm à 3,6 mm au cours de l'année; elle atteint un sommet au printemps, époque de naissance massive. La taille maximale à la naissance serait donc de 3,6 mm et la taille minimale à la naissance, telle que révélée par les histogrammes, d'environ 1,4 mm.
16. La taille minimale, pour un spécimen comportant des embryons mesurant au moins 0,2 mm, varie pendant l'année de 4,0 à 5,6 mm.

17. Suite aux observations faites lors des dissections, il nous a semblé qu'un nombre très minoritaire de spécimens étaient parasités; ce phénomène n'a pas semblé être d'envergure à affecter de façon notable la population étudiée.

## RÉFÉRENCES

- ALIMOV, A. F., 1965. Oxygen consumption of the freshwater mollusc *Sphaerium corneum* (L.). Zool Zh 44: 1558-1562.
- ALIMOV, A. F., 1967. Peculiarities of the life cycle and growth of *Sphaerium corneum* (L.). Zool Zh 46 (2): 192-199.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION, 1975. Standard methods for the examination of water and wastewater. 14<sup>ième</sup> ed., Washington, D. C., 1193 p.
- ANDERSON, R. V., 1977. Concentration of cadmium, copper, lead, and zinc in six species of freshwater clams. Bulletin of environmental contamination and toxicology 18 (4): 492-496.
- ARABINA, I. P., 1968. Dynamisme annuel, saisonnier et production du zoobenthos dans les lacs Narotch, Miastro et Batorin. Thèse, Univ. Biélorussie, Minsk.
- AVOLIZI, R. J., 1971. Biomass turnover in natural populations of viviparous sphaeriid clams: interspecific comparisons of growth, fecundity, mortality, and biomass production. Thèse, Univ. Syracuse, 150 p.



- AVOLIZI, R. J., 1976. Biomass turnover in natural populations of viviparous sphaeriid clams: interspecific comparisons of growth, fecundity, mortality, and biomass production. *Hydrobiologia* 51 (2): 163-180.
- BENEDENS, H.-G. et W. HINZ, 1980. Zur tagesperiodizität der filtrationsleistung von *Dreissena polymorpha* und *Sphaerium corneum* (bivalvia). *Hydrobiologia* 69 (1-2): 45-48.
- BENNETT, D. B., 1970. Spatial and temporal aspects of the population structure of *Sphaerium corneum* (L.). Thèse, Univ. Sussex, 203 p.
- BISHOP, M. J. et H. DEGARIS, 1976. A note on population densities of mollusca in the river Great Ouse at Ely, Cambridgeshire. *Hydrobiologia* 48 (3): 195-197.
- BOUÉ, H. et R. CHANTON, 1971. Zoologie, T. 1. 2. Doin, Paris, 743 p.
- CASSIE, R. M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 5: 513-522.
- CLARKE, A. H., 1979. Sphaeriidae as indicators of trophic lake stages. *Nautilus* 93 (4): 178-184.

- CLARKE, A. H., 1981. Les mollusques d'eau douce du Canada. Musées nationaux du Canada, Ottawa, 447 p.
- CROWTHER, H., 1894. Biology of *Sphaerium corneum*. J. Conch. 7: 417-421.
- DAVID, F. N. et P. G. MOORE, 1954. Notes on contagious distributions in plant populations. Ann. Bot. N. S. 18: 47-53.
- DUSSART, G. B. J., 1979. *Sphaerium corneum* (L.) and *Pisidium* spp. Pfeiffer - the ecology of freshwater bivalve molluscs in relation to water chemistry. J. Moll. Stud. 45 (1): 19-34.
- GAILLARD, J. M., 1965. Aspects qualitatifs et quantitatifs de la croissance de la coquille de quelques spécimens de mollusques prosobranches en fonction de la latitude et des conditions écologiques. Mém. Mus. Nat. Hist. nat., série A Zoologie, T. XXXVIII, 155 p.
- GALE, W., 1969. Bottom fauna of pool 19, Mississippi river with emphasis on the life history of the fingernail clam *Sphaerium transversum*. Thèse, Iowa State Univ., 234 p.
- GALE, W., 1976. Vertical distribution and burrowing behavior of the fingernail clam *Sphaerium transversum*. Malacologia 15(2): 401-409.

- GILMORE, R. J., 1917. Notes on reproduction and growth in certain viviparous mussels of the family sphaeriidae. Nautilus (Boston, Mass.) 31: 16-30.
- GREEN, R. H., 1972. Distribution and morphological variation of *Lampsilis radiata* (Pelecypoda, Unionidae) in some central Canadian lakes: a multivariate statistical approach. J. Fish. Res. Bd. Canada 29: 1565-1570.
- HARDING, J. P., 1949. Use of probability paper for graphical analysis of polymodal frequency distributions. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 28: 141-153.
- HARVEY, M., B. VINCENT et G. VAILLANCOURT, 1983. Développement et fécondité de *Campeloma decisum* (Say) (Gastropoda: Prosobranchia) en climat froid. Naturaliste can. 110: 335-342.
- HEALEY, M. C., 1978. Sphaeriid mollusc populations of eight lakes near Yellowknife, Northwest Territories. Canadian Field-Naturalist 92 (3): 242-251.
- HEARD, W. H., 1964. Litter size in the Sphaeriidae. Nautilus 78: 47-49.
- HEARD, W. H., 1965a. Comparative life histories of North American pill clams (Sphaeriidae: *Pisidium*). Malacologia 2: 381-411.

- HEARD, W. H., 1965b. Recent *Eupera* (Pelecypoda: Sphaeriidae) in the United States. *American Midland Naturalist* 74: 309-317.
- HEARD, W. H., 1977. Reproduction of fingernail clams (Sphaeriidae: *Sphaerium* and *Musculium*). *Malacologia* 16: 421-455.
- HINZ, W. et H.-G. SCHEIL, 1972. Zur filtrationsleistung von *Dreissena*, *Sphaerium* and *Pisidium* (Eulamellibranchiata). *Oecologia* (Berl.) 11: 45-54.
- HOLOPAINEN, I. J. et I. HANSKY, 1979. Annual energy flow in populations of two *Pisidium* species (Bivalvia, Sphaeriidae), with discussion on possible competition between them. *Arch. Hydrobiol.* 86 (3): 338-354.
- HORNBACH, D. J., M. J. MCLEOD, S. I. GUTTMAN et S.K. SIELKOP, 1980. Genetic and morphological variation in the freshwater clam, *Sphaerium* (Bivalvia: Sphaeriidae). *J. Moll. Stud.* 46: 158-170.
- HORNBACH, D. J., T. E. WISSING et A. J. BURKY, 1982. Life - history characteristics of a stream population of the freshwater clam *Sphaerium striatinum* Lamark (Bivalvia: Pisidiidae). *Can. J. Zool.* 60: 249-260.

- HORNBACH, D. J., T. E. WISSING et A. J. BURKY, 1983. Seasonal variation in the metabolic rates and  $Q_{10}$  - values of the fingernail clam *Sphaerium striatinum* Lamark. Comp. Biochem. Physiol. 76 A (4): 783-790.
- JACOBSEN, L., 1828. The anatomy of *Cyclas* (*Sphaerium*). Traduit par T. Prime. Bulletin of the museum of comparative zoology 5: 47-55.
- KLEIN, L., 1957. Aspects of river pollution. Butterworths, London, 621 p.
- LAFERRIERE, M., 1980. Conséquences de la dégradation de deux biotopes sur la faune benthique du fleuve Saint-Laurent, région de Gentilly. Thèse, Univ. du Québec à Trois-Rivières, 134 p.
- LECREN, E. D., 1951. The length - weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). J. Anim. Ecol. 20: 201-219.
- LÉTOURNEAU, C., 1982. Influence des facteurs abiotiques sur l'abondance, la croissance et la morphologie du gastéropode prosobranche *Bithynia tentaculata* (L.) dans le Saint-Laurent (Québec). Thèse, Univ. du Québec à Trois-Rivières, 80 p.

- LIND, O. T., 1979. Handbook of common methods in limnology.  
C. V. Mosby, Saint-Louis, 199 p.
- LOOSANOFF, V. L., 1961. Effects of turbidity in some larval and  
adult bivalves. Proc. Gulf and Caribbean fisheries  
Inst., 14: 80-95.
- MACARTHUR, R. H. et E. O. WILSON, 1967. The theory of island  
biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- MACKIE, G. L., 1979. Growth dynamics in natural populations of  
*Sphaeriidae* clams (*Sphaerium*, *Musculium*, *Pisidium*).  
Can. J. Zool. 57: 441-456.
- MACKIE, G. L. et L. A. FLIPPANCE, 1983a. Life history variations  
in two populations of *Sphaerium rhomboides* (Bivalvia:  
*Pisidiidae*). Can. J. Zool. 61: 860-867.
- MACKIE, G. L. et L. A. FLIPPANCE, 1983 b. Growth dynamics in  
*Sphaerium rhomboides* (Bivalvia: *Pisidiidae*). Can.  
J. Zool. 61: 868-873.
- MACKIE, G. L. et L. A. FLIPPANCE, 1983c. Intra and interspecific  
variations in calcium content of freshwater mollusca  
in relation to calcium content of the water, J. Moll.  
Stud. 49: 204-212.
- MCKEE, J. E. et H. W. WOLF, 1963. Water quality criteria. Resources  
Agency of California State Water Quality Control Board,  
Publ. No. 3-A: 1-118.

- MCNEELY, R. N., V. P. NEIMANIS et L. DWYER, 1981. Références sur la qualité des eaux. Guide des paramètres de la qualité des eaux. Ministère des approvisionnements et services, Canada, 100 p.
- MITROPOL'SKII, V. I., 1969a. Observations on the life cycle of *Sphaerium corneum* (L.) (Mollusca, Lamellibranchia). Dans Plankton and benthos of inland waters. Israel program for scientific translation, B. K. Shetgman ed., Jerusalem, p. 138-142.
- MITROPOL'SKII, V. I., 1969b. Mechanism of filtration and feeding of Sphaeriids (Mollusca, Lamellibranchia). Dans Plankton and benthos of inland waters. Israel program for scientific translations, B. K. Shetgman ed., Jerusalem, p. 143-149.
- MONK, C. R., 1928. The anatomy and life - history of a fresh-water mollusk of the genus *Sphaerium*. J. Morphol. and Physiol. 45 (2): 473-503.
- MORISITA, M., 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. E. (Biol.) 2: 215-235.
- MORISITA, M., 1962.  $I_S$  - index, a measure of dispersion of individuals. Res. Popul. Ecol. 4: 1-7.

- MORISITA, M., 1964. Application of  $I_s$  - index to sampling techniques. Res. Popul. Ecol. 6: 43-53.
- NEGUS, C. L., 1966. A quantitative study of growth and production of Unionid mussels in the river Thames at Reading. J. Anim. Ecol. 35: 513-532.
- NISBET, M. et J. VERNEAUX, 1970. Les composantes chimiques des eaux courantes. Annls. Limnol. 6 (2): 161-190.
- ODHNER, N. H., 1929. Die molluskenfauna des Tåkern. Sjon Tåkerns Fauna och Flora. Kgl. Sv. Vet. Akad. 8: 1-129; pls. 1-7.
- PINEL-ALLOUL, B., 1969. Quelques aspects de l'anatomie et de la biologie de *Bithynia tentaculata* (L.) et d'*Amnicola limosa* (Say) du lac Saint-Louis, Québec (Mollusques, Gastéropodes, Prosobranches). Mémoire de Maîtrise, Univ. de Montréal, 85 p.
- PINEL-ALLOUL, B., 1975. Étude écologique des lymnaeidae (Mollusques, Gastéropodes, Pulmonés) du lac Saint-Louis près de Montréal, Québec. Thèse de doctorat (Ph. D.), Univ. de Montréal, 204 p.
- PINEL-ALLOUL, B. et E. MAGNIN, 1971. Cycle vital et croissance de *Bithynia tentaculata* (L.) (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) du lac Saint-Louis près de Montréal. Can. J. Zool. 49: 759-766.



- PINEL-ALLOUL, B. et E. MAGNIN, 1973. Observations sur le cycle vital et la croissance d'*Amnicola limosa* (Say) (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) du lac Saint-Louis près de Montréal. Can. J. Zool. 51 (2): 311-313.
- PINEL-ALLOUL, B. et E. MAGNIN, 1979. Cycle de développement, croissance et fécondité de cinq populations de *Lymnaea catascopium catascopium* (Gastropoda, Lymnaeidae) au lac Saint-Louis, Québec, Canada. Malacologia 19 (1): 87-101.
- POYARKOFF, E., 1910. Incubation des embryons et régénération des branchies chez les *Cyclas* (*Sphaerium corneum* L.) Arch. Zool. Exp. 5 (Ser. 5): cxxv-cxxxiii.
- SCHERESCHEWSKY, H., 1911. Struktur und bildung der Bruttaschen bei *Cyclas cornea* L. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 98: 677-695, pl. 30.
- STAŃCZYKOWSKA, A. et E. MAGNIN, 1973. Quelques données bio-écologiques sur trois espèces de Viviparidae (Gastropoda, Prosobranchia) de Pologne et du Canada. Verh. Internat. Verein. Limnol. 18: 1586-1593.
- STAŃCZYKOWSKA, A., E. MAGNIN et A. DUMOUCHEL, 1971. Étude de trois populations de *Viviparus malleatus* (Reeve) (Gastropoda, Prosobranchia) de la région de Montréal. I. Croissance, fécondité, biomasse et production annuelle. Can. J. Zool. 49 (11): 1431-1441.

- STAŃCZYKOWSKA, A., M. PLINSKI et E. MAGNIN, 1972. Étude de trois populations de *Viviparus malleatus* (Reeve) (Gastropoda, Prosobranchia) de la région de Montréal. II. Étude qualitative et quantitative de la nourriture. Can. J. Zool. 50 (12): 1617-1624.
- THIEL, M. E., 1924. Versuch die Verbreitung der Arten der Gattung *Sphaerium* in der Elbe bei Hamburg aus ihrer Lebensweise zu erklären. Arch. Hydrobiol. 4 (1): 1-60.
- THIEL, M. E., 1926. Vorläufige Mitteilung über das Wachstum und die Fortpflanzung von *Sphaerium corneum* L. im Hamburger Hafen. Mitt. zool. Mus. Hamburg 42: 40-47.
- THOMAS, G. J., 1959. Self fertilisation and production of young in a Sphaeriid clam. Nautilus 72 (4): 131-140.
- THOMAS, J. D., 1958a. Studies on the structure, life history and ecology of the trematode *Phyllodistomum simile* Nybelin, 1926 (Gorgoderidae: Gorgoderinae) from the urinary bladder of brown trout, *Salmo trutta* L. Proc. Zool. Soc. Lond. 130 (3): 397-435.
- THOMAS, J. D., 1958b. Studies on *Crepidostomum metoecus* (Braun) and *Crepidostomum farionis* (Müller) parasitic in *Salmo trutta* L. and *Salmo salar* L. in Britain. Parasitology 48: 336-352.

- THOMAS, J. D., M. BENJAMEN, A. LOUGH et R. H. ARAM, 1974. The effects of calcium in the external environment on the growth and natality rates of *Biomphalaria glabrata* (Say). J. Anim. Ecol. 43 (3): 839-860.
- VAILLANCOURT, G. et A. AUBIN, 1972. Liste des Sphaeriidae du fleuve Saint-Laurent, région de Gentilly. Sterkiana 46: 1-5.
- VAILLANCOURT, G., R. COUTURE, E. LACOURSIÈRE et J. DUBÉ, 1976. Effets thermiques de la centrale Gentilly 1. Les Presses de l'Université du Québec, Montréal, 219 p.
- VINCENT, B., 1979. Étude du benthos d'eau douce dans le haut-estuaire du Saint-Laurent (Québec). Can. J. Zool. 57 (11): 2171-2182.
- VINCENT, B., 1981. Profondeur, vase et courant, facteurs de micro-répartition transversale du benthos dans l'estuaire d'eau douce du Saint-Laurent (Québec). Can. J. Zool. 59: 2297-2305.
- VINCENT, B. et G. VAILLANCOURT, 1978. Les groupements benthiques du fleuve Saint-Laurent près des centrales nucléaires de Gentilly (Québec). Can. J. Zool. 56: 1585-1592.

- VINCENT, B. et G. VAILLANCOURT, 1981. Méthode de détermination de l'âge, longévité et croissance annuelle de *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda: Prosobranchia) dans le Saint-Laurent (québec). Can. J. Zool. 59: 982-985.
- VINCENT, B., G. VAILLANCOURT et M. HARVEY, 1981a. Cycle de développement, croissance, effectifs, biomasse et production de *Bithynia tentaculata* L. (Gastropoda, Prosobranchia) dans le Saint-Laurent (Québec). Can. J. Zool. 59: 1237-1250.
- VINCENT, B., G. VAILLANCOURT et N. LAFONTAINE, 1981b. Cycle de développement, croissance et production de *Pisidium amnicum* (Mollusca: Bivalvia) dans le Saint-Laurent (Québec). Can. J. Zool. 59 (12): 2350-2359.
- WILBUR, K.M. et G. OWEN, 1964. Growth. Dans Physiology of mollusca. Vol. 1. K. M. Wilbur et C. M. Yonge ed., Academic Press, New-York, p. 211-242.
- WINBERG, G. G., K. PATALAS, J. C. WRIGHT, A. HILLBRICHT-ILKOWSKA, W. E. COOPER et K. H. MANN, 1971. Methods of calculating productivity. Dans Secondary productivity in fresh waters. W. T. Edmonson et G. G. Winberg ed., IBP Handbook N° 17, p. 296-317.

- WISSING, T. E., D. J. HORNBACK, M. S. SMITH, C. M. WAY et J.P. ALEXANDER, 1982. Caloric contents of Corbiculacean clams (Bivalvia: Heterodonta) from freshwater habitats in the United States and Canada. J. Moll. Stud. 48: 80-83.
- ZAÏKA, V. E., 1970. Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vie. Cahiers de Biologie Marine XI: 99-108
- ZAR, J. H., 1974. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New-Jersey, 620 p.
- ZUMOFF, C. H., 1973. The reproductive cycle of *Sphaerium simile*. Biol. Bull. (Woods Hole) 144 (1): 212-228.

## ANNEXE A

Calendrier d'échantillonnage

Numéro d'échantillonnage	Date	Délais entre les échantillonnages (jours)
1	19 mai 1983	
2	3 juin 1983	15
3	15 juin 1983	12
4	30 juin 1983	15
5	13 juillet 1983	13
6	27 juillet 1983	14
7	10 août 1983	14
8	24 août 1983	14
9	8 septembre 1983	15
10	22 septembre 1983	14
11	6 octobre 1983	14
12	21 octobre 1983	15
13	7 novembre 1983	17
14	17 novembre 1983	10
15	1er décembre 1983	14
16	6 février 1984	67
17	20 avril 1984	74
18	6 mai 1984	16
19	19 mai 1984	13
20	1er juin 1984	13
21	15 juin 1984	14
22	1er juillet 1984	28