

Succession des communautés de gastéropodes dans deux milieux différant par leur degré d'eutrophisation

P. LEGENDRE

Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale A, Montréal (Qué.), Canada H3C 3J7

D. PLANAS

Département des Sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succursale A, Montréal (Qué.), Canada H3C 3P8

ET

M.-J. AUCLAIR

Service de Protection de l'Environnement, Environnement-Canada, 1550 ouest, boulevard de Maisonneuve, suite 410, Montréal (Qué.), Canada H3G 1N2

Reçu le 6 janvier 1984

LEGENDRE, P., D. PLANAS et M.-J. AUCLAIR. 1984. Succession des communautés de gastéropodes dans deux milieux différant par leur degré d'eutrophisation. *Can. J. Zool.* **62**: 2317–2327.

Ce travail compare la succession des gastéropodes dans deux milieux voisins dans l'espace, mais qui diffèrent quant à leur degré d'eutrophisation. L'un est hypereutrophe (rivière du Sud), l'autre mésotrophe (rivière Richelieu). L'analyse des corrélations canoniques fait ressortir les différences entre les deux milieux, alors que l'analyse en composantes principales est employée pour décrire la succession temporelle au sein de chaque communauté. Ces analyses indiquent que la présence de certaines espèces de gastéropodes à une station donnée, ainsi que le cycle de développement de chacune, peuvent dépendre de l'évolution synécologique particulière de chaque milieu. Ce faisant, les espèces ne réagiraient pas directement à la concentration des éléments nutritifs, mais plutôt aux effets de ces concentrations sur l'oxygène, la végétation et les prédateurs. Dans les deux milieux étudiés, certaines espèces de gastéropodes benthiques semblent de bons indicateurs du degré d'eutrophisation de l'écosystème.

LEGENDRE, P., D. PLANAS, and M.-J. AUCLAIR. 1984. Succession des communautés de gastéropodes dans deux milieux différant par leur degré d'eutrophisation. *Can. J. Zool.* **62**: 2317–2327.

This paper compares the succession of gastropods in two environments that are adjacent in space but differ as to their eutrophic level. One is hypereutrophic (du Sud River), the other is mesotrophic (Richelieu River). Canonical correlation analysis brings out the main differences between these two stations, while principal component analysis is used to describe the succession of species within each community. These analyses indicate that the occurrence of gastropod species, as well as their development cycles, may be adapted to the particular synecological evolution of each environment. Thus, the species would not react directly to nutrient concentrations but indirectly, through the effects of these concentrations on oxygen content, plant cover, and predators. In these two environments, some benthic species seem to be good indicators of the eutrophic level of the ecosystem.

Introduction

Parmi les indices d'eutrophisation des eaux figurent les modifications de l'abondance et de la composition de la faune benthique (nombreuses références, dont Hooper 1969; Saether 1980). Ces organismes présentent des degrés variables de susceptibilité aux changements des conditions du milieu. Contrairement aux insectes qui passent leur stade adulte et reproducteur à l'air libre, les mollusques aquatiques sont exclusifs à ce milieu et, du fait de leur faible mobilité, reflètent les conditions qui les entourent.

Il est admis que, si l'on exclut les différences entre les autres facteurs du milieu, les eaux douces contenant des quantités importantes de sels dissous supportent davantage d'espèces de gastéropodes que les eaux pauvres en calcium (Hunter 1964). Boycott (1936) et Macan (1963) ont établi une corrélation entre la distribution des gastéropodes et les teneurs en calcium et l'alcalinité. Hunter (1964) a ainsi constaté que, généralement, les gastéropodes sont plus répandus dans les eaux eutrophes (contenant des quantités importantes de sels dissous), moins répandus dans les eaux oligotrophes, et absents des eaux dystrophes contenant peu de calcium. Certaines espèces sont limitées aux eaux eutrophes, et la plupart des espèces tolérantes aux eaux oligotrophes peuvent aussi vivre dans des milieux plus riches. Shoup (1943) a observé que la distribution des gastéropodes d'eaux douces est reliée à l'alcalinité totale; des condi-

tions de faible alcalinité constituent en effet un facteur défavorable puisque le carbonate de calcium (CaCO_3) est un élément essentiel à l'élaboration de la coquille.

Les opinions sont toutefois partagées quant à l'influence qu'exercent les facteurs physiques et chimiques du milieu sur ces organismes. Il semble que le pH n'affecte les mollusques que s'il est inférieur à 7 (Shoup 1943) et que l'alcalinité ne devient un facteur limitant que lorsque'elle est inférieure à $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ CaCO}_3$ (Boycott 1936). Quant à la concentration en oxygène dissous, Houp (1970) considère que $8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ constituent de bonnes conditions pour les mollusques.

Par ailleurs, l'importance de la nature du substrat dans la distribution des gastéropodes a été reconnue par plusieurs chercheurs. Goodrich (1921) a noté que plusieurs espèces du genre *Goniobasis* étaient physiquement isolées par des substrats différents. Cette même observation a été faite par Foin (1971) en ce qui concerne la distribution de populations d'*Oxytrema proxima*. Pip et Stewart (1976) ont démontré la préférence marquée de *Physa gyrina* et de *Stagnicola catascopium* pour les milieux riches en plantes aquatiques. Des observations similaires ont été faites par Lacoursière *et al.* (1975) pour plusieurs espèces de pulmonés. Harman (1972) démontre que la nature du substrat est le principal facteur affectant la présence de plusieurs espèces de gastéropodes dans un milieu donné. Okland (1964), lors de son étude du lac Borrevann qui avait

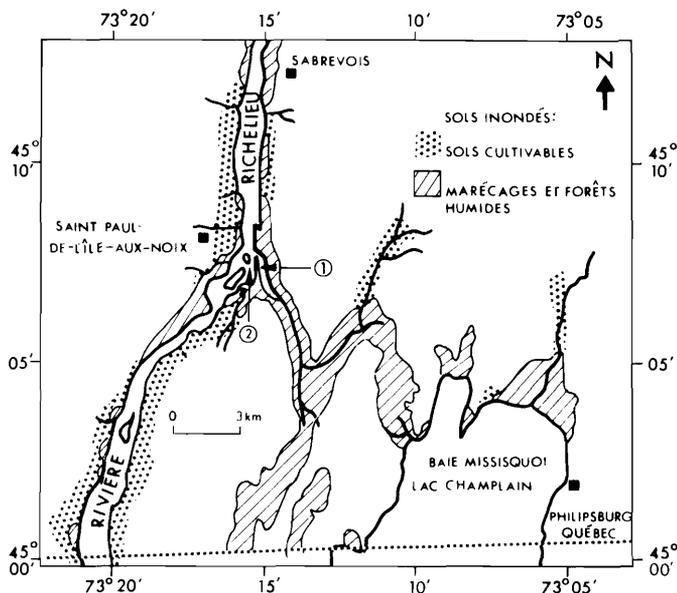


FIG. 1. Localisation des stations d'échantillonnage dans la région du Haut-Richelieu (flèches); 1, station de la rivière du Sud; 2, station du Richelieu. Modifié de Fortin *et al.* (1982).

subi une eutrophisation marquée, signale que les facteurs physico-chimiques influencent indirectement la distribution des gastéropodes par leurs effets sur la végétation et le substrat.

Clarke (1979) a tenté d'identifier certaines espèces de gastéropodes comme indicatrices de niveau trophique de lacs dans la partie boréale et arctique de l'Amérique du Nord. Cette étude lui a permis d'observer que *Valvata sincera sincera* était limitée aux lacs oligotrophes, *Fossaria decampi* et *Stagnicola catascopium*, aux lacs oligotrophes et mésotrophes, alors que *Ammicola limosa*, *Lymnea stagnalis jugularis* et *Planorbula armigera* se rencontraient dans des lacs eutrophes. Toutefois, la détermination des niveaux trophiques des lacs n'était basée que sur des observations qualitatives. Dans une étude expérimentale, Breen et Twinch (1978) démontrent que l'addition de phosphore augmente la densité des gastéropodes, conséquence de l'augmentation de la biomasse de périphyton. Mais les études de la relation entre l'eutrophisation et l'abondance ou la composition spécifique du peuplement de gastéropodes sont rares, et en général n'ont été réalisées qu'en lacs.

Au cours de ce travail, (i) nous tenterons de vérifier l'hypothèse selon laquelle certaines conditions physiques et chimiques de l'eau, caractéristiques d'une eutrophisation accélérée du milieu, affectent les peuplements de gastéropodes. Pour ce faire, nous comparons les populations de gastéropodes de deux milieux, l'un hypereutrophe (rivière du Sud), l'autre mésotrophe (rivière Richelieu), appartenant au même bassin hydrographique et présentant des caractéristiques géologiques et pédologiques similaires. (ii) Nous y rechercherons plus particulièrement des différences dans l'évolution saisonnière de la structure synécologique. (iii) Nous confirmerons enfin la relation entre les différences de composition de la communauté et les différences de niveau trophique, en vérifiant si la biologie des espèces de gastéropodes trouvées dans chaque milieu peut conduire à de telles différences de composition, dans les conditions physiques et chimiques observées.

Matériel et méthodes

Sites d'échantillonnage

Le secteur géographique qui nous intéresse, appelé Haut-Richelieu,

est situé à quelque 45 km au sud-est de Montréal, au Québec. Il s'étend entre le 45°00' et le 45°10' de latitude nord, et entre le 73°20' et 73°05' de longitude ouest (fig. 1). Le Richelieu et la rivière du Sud appartiennent au même bassin hydrographique, qui présente des caractéristiques pédologiques étroitement liées à l'histoire post-glaciaire de la vallée du Saint-Laurent. On y retrouve, sur des dépôts de la mer de Champlain, des sols argileux et limoneux, des sols sableux, soulignant l'ancien littoral de la mer de Champlain et, dans le fond des vallées, des sols plus récents sur alluvions fluviales et lacustres.

La station de la rivière du Sud était située dans la portion terminale de la rivière, à environ 0,5 km de son embouchure. La rivière du Sud a un bassin versant de 143,5 km² et forme un affluent de la rivière Richelieu. Au début de la saison d'échantillonnage, la station avait une profondeur de 1,5 m. Toutefois, le niveau d'eau s'étant abaissé considérablement au cours de la saison estivale, la profondeur ne dépassait pas 0,5 m vers la fin de la période d'échantillonnage; la surface était complètement couverte d'algues filamenteuses (chlorophytes et cyanophycées) et d'hydrophytes émergées ou à feuilles flottantes, et le courant était très faible. Le substrat était constitué de matériaux fins (argile et limon). La portion terminale de ce cours d'eau, objet de la présente étude, est considérée comme hypereutrophe (Granger 1983), entre autres à cause de l'apport d'éléments nutritifs provenant des terres agricoles qu'elle draine. Cet apport externe de phosphore, qui s'ajoute aux quantités déjà présentes dans le milieu, permet une prolifération massive des algues et des macrophytes, qui absorberont presque tout l'azote inorganique disponible (Schindler 1975).

La station de la rivière Richelieu était située à environ 1 km en amont de l'embouchure de la rivière du Sud, à proximité du chenal de navigation; la profondeur d'eau y était d'environ 5 m. Le substrat était constitué de matériaux grossiers (sable et gravier) et, bien que le courant y ait été relativement rapide, le lit du cours d'eau présentait un couvert d'hydrophytes submergées. Le Richelieu draine vers le fleuve Saint-Laurent un bassin versant de 23 800 km². Les caractéristiques physiques et chimiques (tableau 2) permettent de classer la portion du Richelieu sous étude dans la catégorie des eaux mésotrophes (Granger 1983).

Échantillonnage

En 1979, au début de la saison (mai), l'échantillonnage a été effectué de façon hebdomadaire aux deux stations; toutefois, à partir du début juillet, les prélèvements ont été espacés aux deux semaines jusqu'à la mi-octobre, totalisant 11 journées d'échantillonnage et correspondant à 22 échantillons de benthos. L'échantillon de benthos du 13 juin, à la rivière du Sud, a cependant été exclu à cause d'une présomption d'erreur d'échantillonnage. Parallèlement à la récolte du benthos, des mesures des paramètres physico-chimiques ont été prises, et des échantillons d'eau ont été recueillis afin de procéder aux analyses chimiques. Ces données sont rassemblées aux tableaux 1 et 2.

Chaque prélèvement est constitué de trois coups de benne Shipek (surface 225 cm²). Celle-ci peut être utilisée dans des conditions variables de courant et présente un système de fermeture étanche dans du matériel hétérogène. La composition du matériel récolté pouvait varier des particules fines (argile, limon) jusqu'aux particules grossières (sable et gravier). Le tri des sédiments a été effectué à l'aide d'une loupe binoculaire. Les spécimens recueillis ont été conservés dans de l'éthanol 70%. Les densités de gastéropodes sont exprimées en nombres d'individus par mètre carré (tableau 1).

La température et la conductivité ont été mesurées *in situ* à l'aide d'un conductimètre à sonde mixte. La transparence de l'eau a été évaluée à l'aide du disque de Secchi. Pour le reste de l'analyse, un échantillon d'eau était récolté à l'aide d'une pompe péristaltique. Dans la rivière du Sud, l'eau était recueillie à différentes profondeurs alors que dans le Richelieu, il s'agissait d'un échantillon intégré de toute la colonne d'eau. Le pH fut mesuré avec un pH-mètre E488 Metrohm Herisau.

L'oxygène dissous a été mesuré *in situ* avec un oxymètre Yellow Spring calibré par la méthode de Winkler, alors que l'alcalinité totale due aux bicarbonates a été mesurée par volumétrie (Golterman et

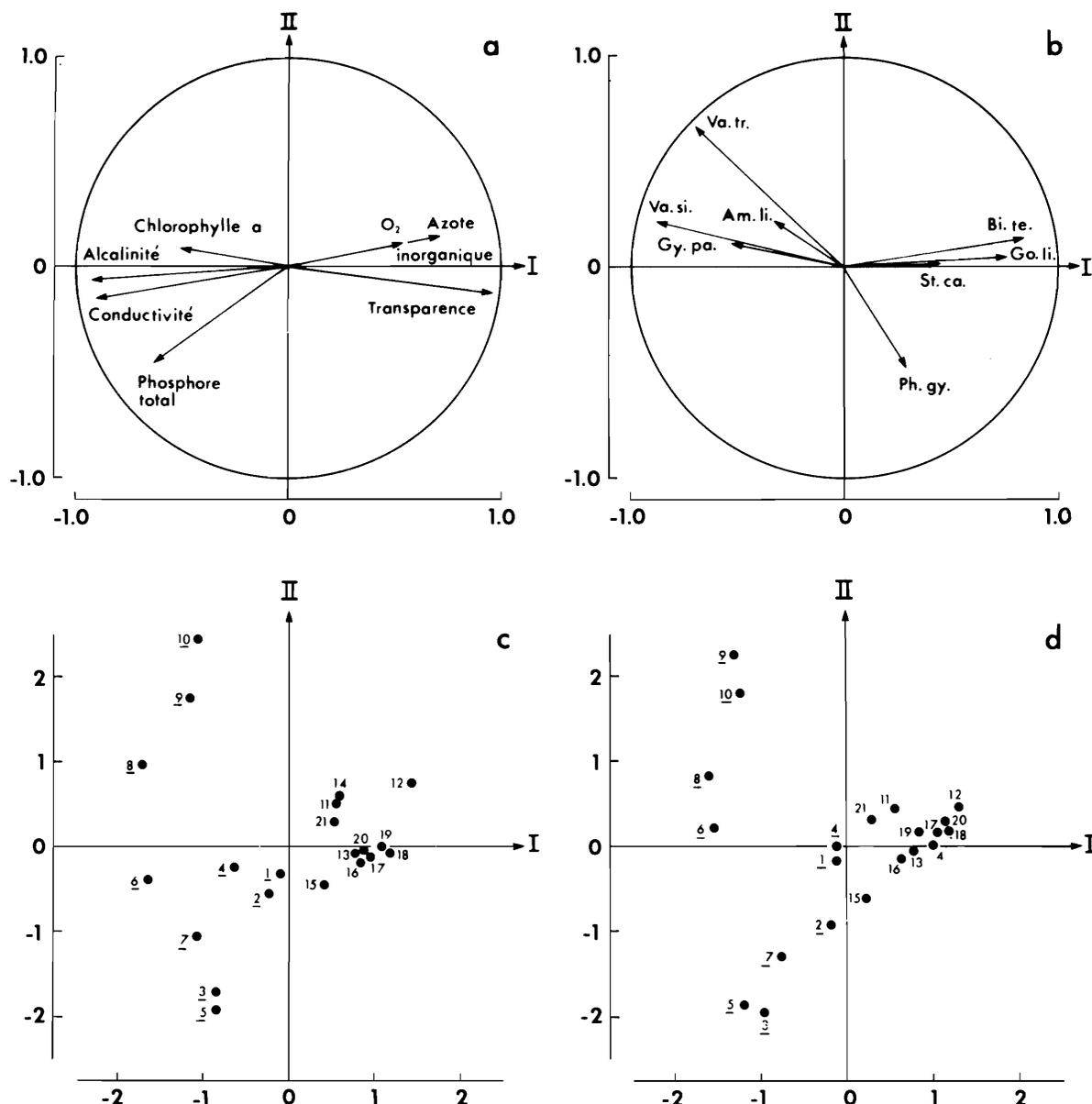


FIG. 2. En haut: corrélation des descripteurs avec les deux premiers axes canoniques. Le cercle unité représente la corrélation maximale. (a) Les sept descripteurs du milieu. (b) Les huit espèces de gastéropodes benthiques. Corrélations canoniques: axe I, 97%; axe II, 95%. En bas: position des objets (c) dans l'espace réduit des axes principaux de la variabilité physico-chimique et (d) de la variabilité biologique. Les numéros d'échantillons de la rivière du Sud (1 à 10) sont soulignés.

Clymo 1969). Pour la détermination des éléments nutritifs (phosphore total et azote inorganique total: $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$), les méthodes de Stainton *et al.* (1974), furent suivies. La chlorophylle *a* fut extraite dans du méthanol 100% froid après filtration de l'échantillon d'eau sur des filtres de fibres de verre (GF/C de Whatman), selon Vollenweider (1974).

La chlorophylle est utilisée comme indice de biomasse algale et en conséquence comme indicateur de l'eutrophisation du milieu. Ce paramètre sera donc considéré comme descripteur potentiellement explicatif et associé aux composantes physico-chimiques des deux milieux.

Méthodes d'analyse des données

Parmi les gastéropodes, seules les espèces considérées comme représentatives du milieu ont été utilisées pour fins de traitement numérique. Ainsi, celles qui n'étaient pas présentes dans quatre échantillons ou plus, à l'une des stations au moins, ont été éliminées à cause de leur faible représentativité. L'espèce *Ferrissia parallela*, malgré sa représentation importante dans la rivière du Sud, a aussi été rejetée puisqu'on la considère comme une espèce strictement phyto-

phile (Basch 1963; Lamarche *et al.* 1982).

Parmi les paramètres physico-chimiques mesurés, la température et le pH n'ont pas été retenus pour l'analyse des corrélations canoniques parce qu'ils ne présentaient pas de différences significatives entre les deux milieux. La biomasse des macrophytes a aussi été éliminée, n'ayant pas été mesurée quantitativement dans le Richelieu. Pour l'analyse en composantes principales, la température et le pH ont été employés comme variables explicatives *a posteriori*.

Pour que les représentations en espace réduit rendent compte d'une part appréciable de la variabilité du phénomène étudié, les méthodes d'analyse mentionnées ci-dessus requièrent à tout le moins des descripteurs qu'ils aient une distribution symétrique. Pour ce faire, on a cherché à normaliser les descripteurs, même si plusieurs d'entre eux sont manifestement bimodaux. Parmi la famille des transformations de Box et Cox (1964) (Sokal et Rohlf 1981) c'est la transformation $y' = \log(y + 1)$ qui normalisait le mieux les descripteurs d'abondance d'espèces de gastéropodes, selon un test de Kolmogorov-Smirnov (tel que modifié par Lilliefors 1967). De la même façon, il s'avéra qu'en faisant subir une transformation logarithmique aux des-

TABLEAU 1. Abondance des espèces récoltées à la station de la rivière du Sud (échantillons 1 à 10) et à la station du Richelieu (échantillons 11 à 21), en nombre de spécimens par mètre carré

Échantillon	Date	<i>A.li.*</i>	<i>B.te.*</i>	<i>G.li.*</i>	<i>G.pa.*</i>	<i>S.ca.*</i>	<i>P.gy.*</i>	<i>V.tr.*</i>	<i>V.si.*</i>	<i>P.la.</i>	<i>P.ex.</i>	<i>H.tr.</i>	<i>V.ge.</i>	<i>F.pa.</i>
1	30 mai	15	0	0	45	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	6 juin	195	0	0	75	0	15	0	0	15	0	0	0	0
3	26 juin	165	0	0	30	0	60	0	15	0	0	15	0	105
4	10 juil.	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	45	0
5	24 juil.	30	0	0	45	0	15	0	45	0	0	0	0	60
6	7 août	705	0	0	30	0	30	30	150	0	0	0	0	15
7	21 août	1050	0	0	15	0	15	0	60	0	0	15	0	180
8	5 sept.	510	0	0	30	0	15	60	165	0	0	0	0	15
9	12 sept.	1245	0	0	280	0	0	120	375	15	105	0	0	0
10	10 oct.	315	0	0	120	0	0	60	165	0	15	0	0	75
11	30 mai	15	30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	6 juin	150	120	75	0	0	30	0	0	0	15	0	0	0
13	13 juin	0	210	60	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0
14	26 juin	105	75	30	15	15	60	0	0	0	0	0	0	0
15	10 juil.	120	0	45	15	0	45	0	0	15	0	0	0	0
16	24 juil.	270	60	0	0	15	30	0	0	30	0	0	0	0
17	7 août	270	45	30	15	30	60	0	0	0	0	15	0	0
18	21 août	405	45	75	30	0	45	0	0	0	0	0	0	0
19	5 sept.	105	30	15	0	15	30	0	0	0	0	0	0	0
20	12 sept.	105	60	45	60	0	15	0	0	0	0	0	0	15
21	10 oct.	305	0	0	30	0	0	0	0	0	0	0	0	285

NOTE: *A. li.*, *Amnicola limosa*; *B. te.*, *Bithynia tentaculata*; *G. li.*, *Goniobasis livescens*; *G. pa.*, *Gyraulus parvus*; *S. ca.*, *Stagnicola catascopium*; *P. gy.*, *Physa gyrina*; *V. tr.*, *Valvata tricarinata*; *V. si.*, *Valvata sincera*; *P. la.*, *Probithynella lacustris*; *P. ex.*, *Promenetus exacuous*; *H. tr.*, *Helisoma trivolvis*; *V. ge.*, *Viviparus georgianus*; *F. pa.*, *Ferrissia parallela*.

*Espèce retenue pour les ordinations en espace réduit.

cripteurs transparence, azote inorganique et chlorophylle *a* et en conservant les autres descripteurs physico-chimiques non transformés, toutes les distributions de fréquence intragroupes pouvaient être considérées normales au seuil de signification de 1%.

La méthode des corrélations canoniques a d'abord permis de mesurer s'il existe une relation entre les descripteurs biologiques et les descripteurs physico-chimiques, relation pertinente à la discrimination entre le milieu mésotrophe et le milieu hypereutrophe que nous comparons. Dans une seconde étape, cette méthode permet d'analyser quelle est la nature de cette conformité.

L'analyse en composantes principales (ACP), appliquée séparément aux données de chacune des deux stations, a permis de formuler pour chaque cas un modèle de succession temporelle des échantillons comportant des éléments explicatifs tirés des deux jeux de données (descripteurs biologiques et physico-chimiques). Suivant la suggestion de Rohlf (tel que cité dans Legendre et Legendre 1984), les descripteurs biologiques et physico-chimiques d'un même milieu ont été traités en une seule analyse des composantes principales. Une telle analyse est cependant délicate. Une méthode est proposée ci-dessous; elle a pour but d'accorder une importance égale aux deux jeux de données soumis ensemble à l'analyse. (i) Les descripteurs physico-chimiques furent réduits (division par l'écart type) en vue de donner à chacun une importance égale dans l'analyse; alternativement, on aurait pu effectuer l'analyse à partir de la matrice des corrélations entre les descripteurs, ce qui n'était cependant pas souhaitable puisqu'on désire conserver à chaque espèce une importance proportionnelle à son abondance normalisée. (ii) Pour que les abondances normalisées d'espèces aient ensemble le même poids dans l'analyse que l'ensemble des descripteurs physico-chimiques, chaque donnée d'abondance d'espèces fut divisée par la somme des écarts types des espèces et multipliée par 7, de façon à ce que la somme des écarts types des espèces soit égale à 7, ce qui est la somme des écarts types des sept descripteurs physico-chimiques, réduits à la première étape. (iii) Parfaitement adaptée aux données physiques et chimiques, l'ACP convient cependant mal à des données d'abondance d'espèces contenant de nombreux zéros, puisqu'on ne désire pas mettre en évidence des relations basées sur la co-absence de deux espèces. Ce problème a été discuté en détail par Legendre et Legendre (1984) qui suggèrent, comme l'une des solutions possibles, d'éliminer les zéros des com-

paraisons en déclarant le zéro comme information manquante. Ceci produit une matrice de covariances basées sur des nombres variables de degrés de liberté, matrice qui n'est donc pas nécessairement définie positive; les valeurs propres négatives ainsi produites étaient cependant négligeables et ne sauraient influencer la représentation dans l'espace réduit des deux premières composantes principales, qui sera utilisée comme modèle.

La régularité de la distribution d'abondance des espèces a été mesurée par la formule de Pielou (1966), soit le rapport de la diversité *H* de Shannon sur le logarithme du nombre d'espèces, qui représente la diversité maximale pouvant être atteinte par un échantillon contenant le même nombre d'espèces *n*.

Résultats

Nombres d'espèces et d'individus

En 1979, la station de la rivière du Sud et celle du Richelieu servent chacune d'habitat à six espèces principales de gastéropodes, y compris l'espèce phytophile *Ferrissia parallela* dans la rivière du Sud (tableau 1). Trois espèces sont communes à ces deux milieux; cependant, les profils temporels d'abondance de ces espèces diffèrent entre les deux milieux. On remarque enfin que les échantillons de la rivière du Sud contenaient en moyenne deux fois plus d'individus ($\bar{x} = 699$ spécimens $\cdot m^{-2}$) que les échantillons du Richelieu ($\bar{x} = 350$ spécimens $\cdot m^{-2}$).

Corrélations canoniques

Les résultats de l'analyse des corrélations canoniques sont présentés à la figure 2. Un test de Bartlett révèle qu'après avoir extrait les deux premières valeurs propres, il y a une probabilité de 96% que les valeurs propres suivantes expliquent ensemble une variance nulle. Par conséquent, seuls les deux premiers axes principaux seront considérés. Ils expliquent ensemble 62% de la variabilité.

Les figures 2c et 2d montrent clairement (i) que les deux ensembles de descripteurs positionnent les échantillons de façon à peu près identique (ceci étant relié aux valeurs élevées des corrélations canoniques pour les deux premiers axes) et (ii)

TABLEAU 2. Descripteurs explicatifs des stations de la rivière du Sud (échantillons 1 à 10) et du Richelieu (échantillons 11 à 21)

Échantillon	Date	Conductivité* ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	Transparence* (m)	Alcalinité* ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	O ₂ dissous* ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)	P _{tot} * ($\mu\text{g}\cdot\text{atome}$ $\text{P}\cdot\text{L}^{-1}$)	N _t * ($\mu\text{g}\cdot\text{atome}$ $\text{N}\cdot\text{L}^{-1}$)	Chlorophylle a* ($\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$)	T (°C)	pH	Biomasse† ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)	H‡	R§
1	30 mai	118	1,02	50,20	8,99	2,71	2,58	15,03	24,0	7,6	0	0,81	0,81
2	6 juin	235	0,85	95,00	3,55	8,39	0,44	13,51	19,0	7,5	50	1,34	0,67
3	26 juin	355	1,06	94,55	7,85	2,39	0,81	2,60	22,5	7,9	130	1,72	0,74
4	10 juil.	345	0,93	125,60	6,27	7,74	1,08	6,37	26,0	7,8	245	0,81	0,81
5	24 juil.	345	0,86	140,35	5,75	14,77	0,10	6,00	23,5	8,3	280	1,89	0,95
6	7 août	368	0,46	140,50	9,16	8,77	0,14	5,48	22,0	8,9	325	1,21	0,52
7	21 août	309	0,57	107,40	6,06	6,90	0,08	5,96	21,5	7,8	280	0,59	0,25
8	5 sept.	295	0,47	110,65	6,37	3,74	0,32	2,08	18,7	8,1	195	1,45	0,62
9	12 sept.	300	0,42	109,20	4,02	2,32	1,41	10,20	14,0	7,8	155	1,78	0,69
10	10 oct.	322	0,40	125,95	8,02	2,85	0,07	7,42	9,0	7,9	0	1,89	0,81
11	30 mai	106	2,30	44,70	11,50	0,45	9,65	5,29	19,0	8,4	—	0,92	0,92
12	6 juin	105	3,84	41,50	9,18	0,62	8,57	5,09	16,5	8,0	—	1,98	0,85
13	13 juin	121	3,40	40,15	9,26	0,56	8,43	2,17	19,0	7,9	—	1,02	0,64
14	26 juin	115	3,40	46,05	9,77	0,69	9,08	1,28	19,5	8,2	—	2,26	0,87
15	10 juil.	135	3,80	40,70	8,68	0,65	6,02	0,63	23,0	8,0	—	1,91	0,82
16	24 juil.	135	4,64	40,65	7,76	0,71	4,43	0,65	24,0	8,2	—	1,53	0,66
17	7 août	130	4,05	40,05	8,64	0,59	1,79	1,05	23,5	8,2	—	1,99	0,71
18	21 août	130	4,57	39,20	8,08	0,71	0,53	0,79	23,5	8,2	—	1,53	0,66
19	5 sept.	121	3,60	39,50	8,88	0,65	2,57	2,35	20,5	8,3	—	1,88	0,81
20	12 sept.	117	2,73	39,50	8,95	0,77	0,62	2,45	16,5	7,4	—	2,12	0,91
21	10 oct.	105	2,65	41,50	10,94	0,46	3,30	2,17	10,5	8,3	—	0,43	0,43

*Paramètre retenu pour les ordination en espace réduit.

†Biomasse des macrophytes (poids sec); données fournies par F. Sarhan.

‡Diversité (H) calculée pour les espèces benthiques du Tableau 1, excluant donc *F. parvella*.

§Regularité (R) = H/H_{max} .

||Hydrophytes non mesurés quantitativement.

que c'est l'axe I (32% de la variance) qui assure la séparation entre les deux stations d'échantillonnage. Pour cet axe, il y a une corrélation de 97% entre les deux jeux de descripteurs: nous pouvons donc en conclure que la discrimination entre les deux milieux (mésotrophe et hypereutrophe) se manifeste sur cet axe de degré trophique à la fois dans la composition de la communauté de mollusques et dans les facteurs physiques et chimiques utilisés pour décrire les différences entre ces milieux, ces derniers étant possiblement responsables de la différenciation des communautés biologiques. La rivière du Sud est caractérisée par la faible transparence de ses eaux, sa conductivité et son alcalinité élevées, son phosphore total toujours plus élevé d'un ordre de grandeur qu'à la station du Richelieu (tableau 2), enfin son association de quatre espèces caractéristiques, bien visible dans le quadrant du haut, à gauche de la figure 2b; cette association est particulièrement bien établie vers la fin de la saison (échantillons 8, 9 et 10, en haut dans les figures 2c et 2d) lorsque les deux espèces de *Valvata*, absentes du Richelieu, deviennent plus abondantes dans la rivière du Sud. La station de la rivière Richelieu possède des caractéristiques physiques et chimiques opposées avec la conductivité, le phosphore total et l'alcalinité plus faibles et une transparence des eaux plus élevée (tableau 2). Ce milieu mésotrophe favorise quatre espèces qui forment un faisceau à la droite de la figure 2b; trois d'entre elles (*B. tentaculata*, *G. livescens* et *S. catascopium*) sont exclusives à ce milieu.

L'axe canonique II, qui occupe 30% de la variance, représente essentiellement la variabilité saisonnière de la station de la rivière du Sud. Ce phénomène est étudié plus en détail ci-dessous, dans une analyse séparée des données de la rivière du Sud.

Composantes principales: succession dans la rivière du Sud

Les deux premières composantes principales rendent compte respectivement de 36 et de 25% de la variance exprimée dans les valeurs propres positives. Les trois valeurs propres négatives, résultat du traitement des zéros comme informations absentes, représentent ensemble moins de 3% de la somme des valeurs propres positives et peuvent donc être négligées. Seuls les deux premiers axes seront utilisés pour représenter la série

temporelle des prélèvements (fig. 3).

En reliant les échantillons selon leur séquence chronologique et en tenant compte des intervalles d'échantillonnage, on peut reconnaître des groupes d'échantillons correspondant à des périodes de stabilité relative du peuplement. Puisque les échantillons sont liés dans le temps et couvrent toute une saison d'échantillonnage, il est normal que l'analyse en composantes principales (ACP) les distribue selon un gradient quasi-circulaire. Le problème de la reconnaissance objective des phases d'une succession a été discuté en détail par Legendre *et al.* (1985). Cependant, dans les cas simples comme celui-ci, l'ACP suffit à mettre en évidence des phases structurant ce gradient, qui constituent un modèle de la succession temporelle au sein du peuplement. Cette interprétation s'inspire de Levings (1975).

La représentation des descripteurs biologiques dans cet espace réduit (en médaillon dans le graphique) permet d'interpréter la succession; ce médaillon montre le même regroupement qu'à la figure 2b: quatre espèces (*A. limosa*, *G. parvus*, *V. tricarinata* et *V. sincera*) caractérisent cette succession.

Afin d'interpréter la succession d'événements physico-chimiques et biologiques, on peut diviser la séquence temporelle en phases (A à E), basées sur la proximité des échantillons dans la figure. La phase A correspond au premier échantillon de la série (fin mai). Deux espèces seulement sont présentes à la station: *A. limosa* et *G. parvus*. À cette période de l'année, le milieu se caractérise par une alcalinité et une conductivité peu élevées, suite aux apports importants d'eau de fonte au printemps. Par contre, la quantité de chlorophylle a est élevée, ce qui indique une biomasse phytoplanctonique importante. L'azote inorganique et l'orthophosphate sont disponibles en quantité suffisante pour maintenir cette biomasse. Enfin, les macrophytes n'ont pas encore commencé leur développement (tableau 2).

La phase B regroupe les échantillons 2 à 5 (juin et juillet). Ce regroupement est quelque peu arbitraire en ce sens que l'échantillon 2 a encore une quantité de chlorophylle a élevée, comme l'échantillon 1; sa conductivité est intermédiaire entre la précédente et le reste de la série. La phase B dans son ensemble est caractérisée par l'apparition des hydrophytes; à

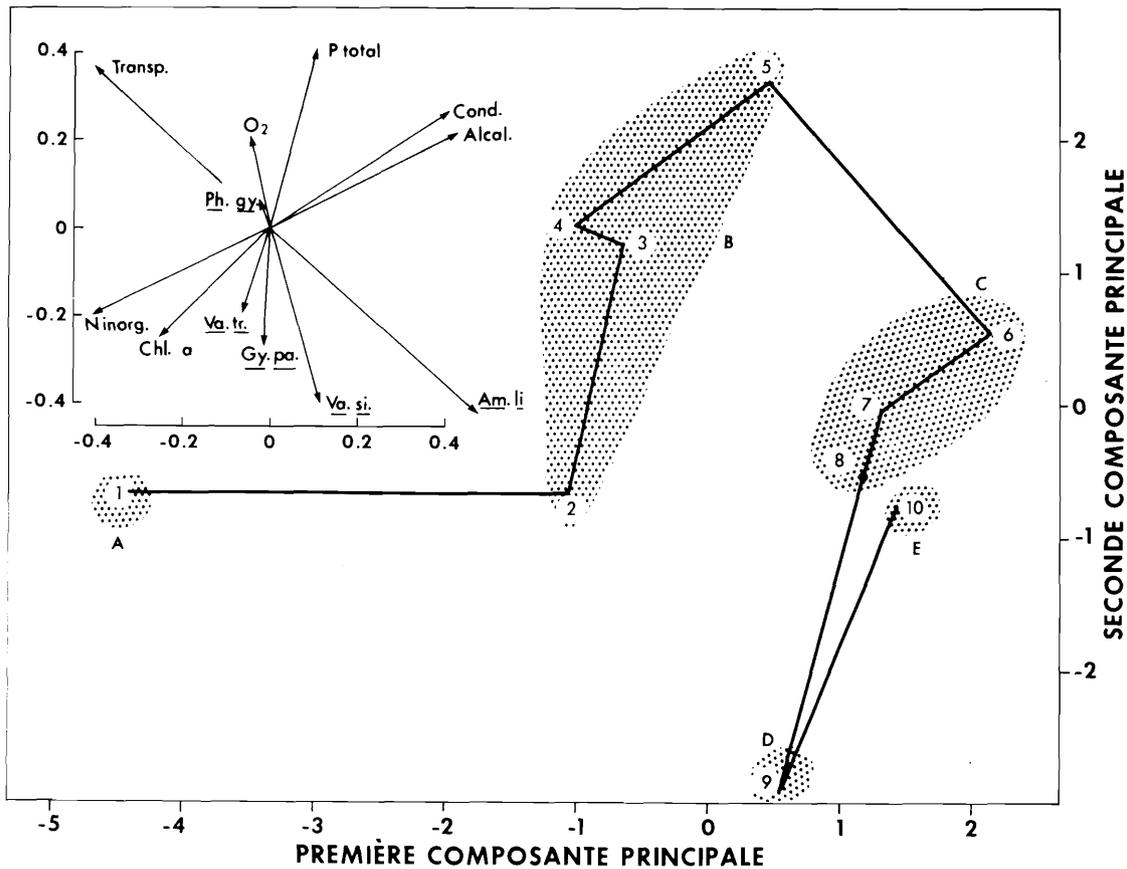


FIG. 3. Représentation des échantillons de la rivière du Sud (les numéros 1 à 10) dans l'espace réduit des deux premières composantes principales. En médaillon: projection des descripteurs dans le même plan. Les espèces de gastéropodes sont *Ammicola limosa*, *Gyraulus parvus*, *Physa gyrina*, *Valvata tricarinata* et *V. sincera*.

leur croissance (tableau 2) est associée une baisse d'azote inorganique disponible et de chlorophylle *a* phytoplanktonique, ainsi qu'une augmentation de l'alcalinité et de la conductivité. Le phosphore total atteint son maximum avec l'échantillon 5. La faune benthique s'enrichit par l'apparition des espèces *P. gyrina* et *V. sincera*.

La phase C comprend les échantillons 6 à 8 (août, début septembre). L'échantillon 6 correspond au développement maximum des macrophytes, ainsi qu'au maximum de l'alcalinité, de la conductivité et du pH (tableau 2). Dans l'ensemble, on constate pendant cette phase une diminution de la transparence et du phosphore total; c'est au cours de cette période que la chlorophylle *a* phytoplanktonique tombe à son minimum. Du côté des mollusques, les cinq espèces sont présentes et les nombres d'individus augmentent chez toutes les espèces, pour atteindre en moyenne 1030 spécimens $\cdot m^{-2}$ contrairement à 236 en moyenne pendant la phase B (en comptant toutes les espèces du tableau 1). La régularité de la distribution d'abondance des espèces atteint son minimum (tableau 2), ce qui indique possiblement que la compétition interspécifique est à son maximum au sein de la communauté (Legendre et Legendre 1984).

Dans l'échantillon 9 (12 septembre), les espèces principales continuent d'augmenter en nombre (*A. limosa*, *G. parvus*, *V. tricarinata* et *V. sincera*) alors que *P. gyrina* disparaît. Le peuplement atteint sa densité maximale pour toute la saison (2140 spécimens $\cdot m^{-2}$). À l'échantillon 10 (10 octobre), la population décline, toutes les espèces du tableau 1 ne totalisant plus alors que 750 spécimens $\cdot m^{-2}$. Ces deux échantillons mon-

tront une transparence et une concentration de phosphore total faibles, ainsi qu'une disparition progressive des macrophytes, accompagnée d'une augmentation de la biomasse phytoplanktonique (chlorophylle *a*).

Composantes principales: succession dans le Richelieu

Les deux premières composantes principales rendent compte respectivement de 57 et de 17% de la variance exprimée par les valeurs propres positives. Les trois valeurs propres négatives, résultat du traitement des zéros comme informations absentes, représentent ensemble moins de 2% de la somme des valeurs propres positives et peuvent donc être négligées. Seuls les deux premiers axes seront utilisés pour représenter la série temporelle des prélèvements (fig. 4). Le premier axe représente essentiellement le développement de la densité des gastéropodes de mai à août (11 à 18), puis sa dégénérescence en septembre et octobre (19 à 21).

Dans cette série, on peut distinguer arbitrairement cinq phases qui sont représentées dans la figure par les lettres A à E. Accompagnées de la projection des descripteurs dans l'espace réduit des deux premières composantes principales, ces phases forment un modèle successional qui met en relation le développement des espèces et les variations des descripteurs physico-chimiques. On remarque que trois espèces seulement semblent importantes dans ce modèle simplifié de la série (*A. limosa*, *G. parvus* et *P. gyrina*).

La phase A correspond au premier échantillon de la série (fin mai). La biomasse phytoplanktonique est relativement élevée en ce début de saison (quantité élevée de chlorophylle *a*),

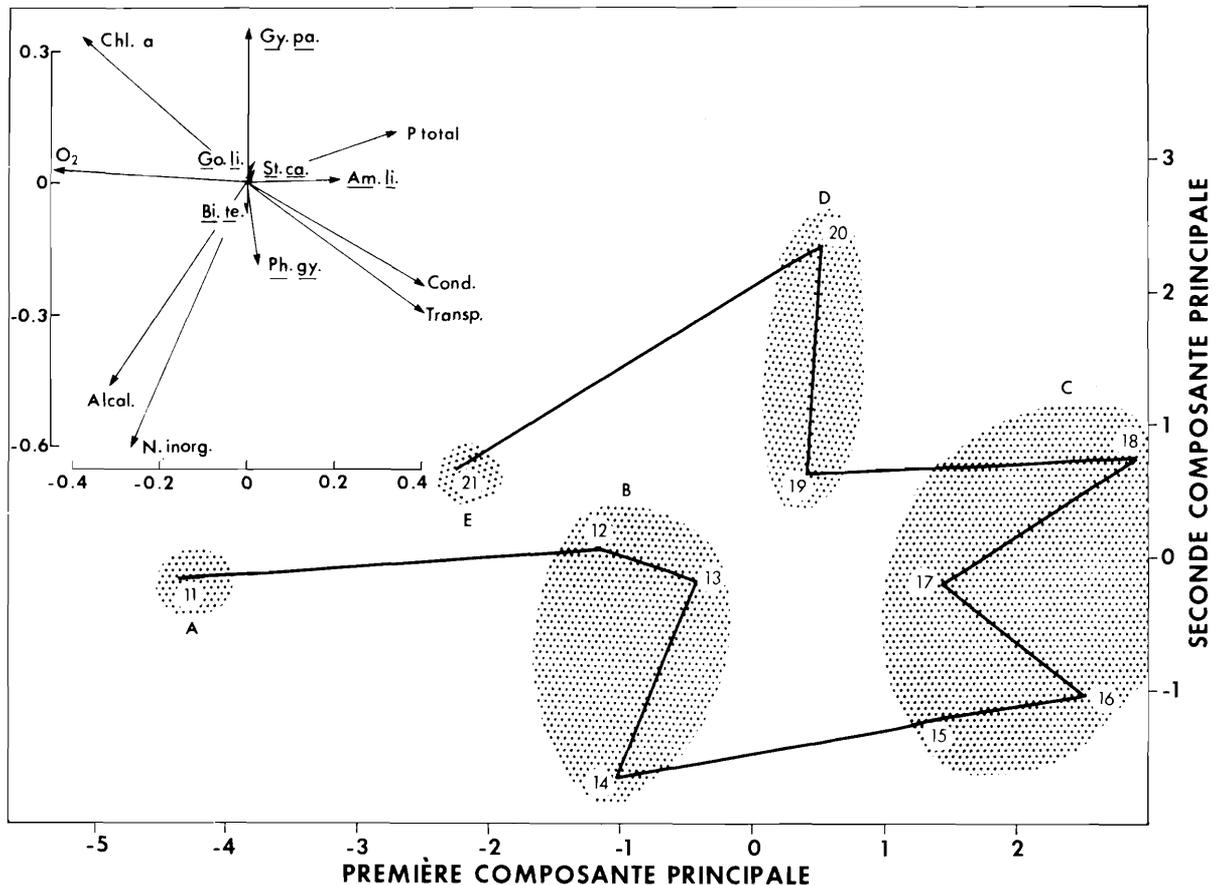


FIG. 4. Représentation des échantillons du Richelieu (les numéros 11 à 21) dans l'espace réduit des deux premières composantes principales. En médaillon: projection des descripteurs dans le même plan. Les espèces de gastéropodes sont *Ammicola limosa*, *Bithynia tentaculata*, *Goniobasis livescens*, *Gyraulus parvus*, *Stagnicola catascopium* et *Physa gyrina*.

supportée par une abondance d'azote inorganique disponible dans le milieu. La turbulence des eaux amène une bonne oxygénation du milieu et une transparence relativement faible. La conductivité est peu élevée, résultat des apports importants d'eau de fonte au printemps. Deux espèces de gastéropodes (*A. limosa* et *B. tentaculata*) seulement sont présentes; elles forment un peuplement de faible densité (45 spécimens \cdot m⁻²).

Au cours de la phase B (échantillons 12 à 14, en juin), la biomasse phytoplanctonique diminue; ce phénomène s'accompagne d'une augmentation du phosphore total, de la conductivité et de la transparence. On trouve davantage de mollusques (325 spécimens \cdot m⁻², en moyenne); *B. tentaculata* atteint son maximum de densité pendant cette phase, au cours de laquelle apparaissent les quatre autres espèces principales du peuplement.

La phase C comprend les échantillons 15 à 18 (juillet et août) et elle représente la phase de maturité de ce peuplement. La densité des mollusques augmente légèrement (425 spécimens \cdot m⁻², en moyenne) alors que la régularité de distribution de fréquence des espèces est minimale pendant cette période (tableau 2), ce qui est possiblement indicateur d'une forte compétition interspécifique au sein du peuplement de mollusques. La biomasse phytoplanctonique (mesurée par la quantité de chlorophylle *a*) est aussi à son minimum, alors que la transparence s'accroît jusqu'à son maximum de 4,6 m. Le phosphore total et la conductivité sont plus élevés, alors que l'azote inorganique décroît.

La phase D regroupe les échantillons 19 à 20 (septembre). La quantité de chlorophylle *a* augmente et on observe une baisse

de la transparence et de la conductivité, reliée à l'augmentation des précipitations, ainsi qu'une augmentation de la teneur en oxygène dissous, due à la baisse de la température. Le phosphore total reste relativement élevé, mais l'azote disponible demeure faible. Il se trouve encore beaucoup de mollusques dans le milieu (250 spécimens \cdot m⁻², en moyenne) mais avec la décroissance de densité de *A. limosa* et de *P. gyrina*, on perçoit le début du déclin.

La phase E est formée du seul échantillon 21 (10 octobre) qui représente la fin de la succession saisonnière. On ne retrouve plus que deux espèces (*A. limosa* et *G. parvus*) dans un contexte physico-chimique qui ressemble beaucoup à ce qu'il était au mois de mai (conductivité, transparence et phosphore total faibles, oxygène dissous élevé) avec l'exception que la biomasse algale, quoique plus élevée qu'en juillet et août, reste faible par rapport aux concentrations en chlorophylle *a* observées en mai.

On remarque enfin, au tableau 2, que l'alcalinité est faible et ne varie que peu à la station du Richelieu au cours de la saison, contrairement à la station de la rivière du Sud où on observe aussi des nombres de mollusques deux fois plus importants.

Discussion

Composition faunique des deux milieux

La différence entre les deux peuplements ne réside pas tant dans leur composition spécifique que dans les abondances relatives des espèces. L'espèce dominante est la même dans les deux écosystèmes. C'est au niveau des espèces sous-dominantes que l'on trouve des différences.

La dominance de *Ammicola limosa*, dans les deux milieux, ne semble pas reliée à un pH peu basique et à une alcalinité faible, comme c'était le cas dans l'étude de Pinel-Alloul et Magnin (1973). Dans la présente étude, c'est dans la rivière du Sud que *A. limosa* est la plus abondante, là où l'alcalinité est la plus élevée; le pH est alcalin à nos deux stations (intervalle de confiance de 95%: $8,0 \pm 0,9$ à la rivière du Sud et $8,1 \pm 0,6$ au Richelieu). Zmyslony (1980) et Clarke (1981) observent que cette espèce est généralement abondante dans les milieux aux eaux non polluées où se trouve une végétation aquatique abondante, deux caractéristiques que possèdent les deux rivières étudiées, alors que Clarke (1979) signale, pour les lacs, que la distribution de *A. limosa* est limitée aux lacs eutrophes. Le fait que son abondance soit plus grande à la rivière du Sud qu'au Richelieu peut être expliqué d'une part par la densité supérieure des hydrophytes à la rivière du Sud, d'autre part par son degré d'eutrophisation plus élevé.

L'absence de *Bithynia tentaculata* de la rivière du Sud est très remarquable. Cette espèce, d'origine européenne, a été introduite en Amérique du Nord vers la fin du siècle dernier (Berry 1943). On la trouve actuellement dans tout le nord-est canadien depuis la région des Grands Lacs et son prolongement, le Saint-Laurent, jusqu'à la baie d'Hudson (LaRocque 1953). Sa faible abondance dans les eaux du lac Saint-Louis provenant de la rivière des Outaouais a été attribuée par Magnin (1970) à leur pH plutôt acide et à leur faible teneur en calcium. Dans notre étude, les deux milieux sont alcalins et ont une teneur en calcium assez élevée (en moyenne, $45 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ de Ca à la rivière du Sud, où *B. tentaculata* est absente). Cette espèce, qui se nourrit par filtration d'algues filamenteuses (Clarke 1981), devrait être favorisée à la rivière du Sud où, en juin et juillet, les algues représentent jusqu'à 40% de la couverture des hydrophytes (Hamel et Bhéreur 1982).

La compétition inter-spécifique pourrait aussi être à l'origine de l'absence de *B. tentaculata* de la rivière du Sud. En effet, il est généralement admis que les eaux plus eutrophes supportent davantage d'espèces de gastéropodes (Hunter 1964). D'autre part, la densité importante des macrophytes (en moyenne $166 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) offre un milieu favorable aux gastéropodes en leur fournissant support, abri et nourriture (Clampitt 1970; Calow 1973). On pourrait donc investiguer l'hypothèse que *B. tentaculata* puisse être moins compétitive dans le milieu plus eutrophe de la rivière du Sud, qui est favorable à la croissance de plusieurs espèces, si ce n'était que dans notre échantillonnage, le nombre d'espèces est le même dans les deux milieux.

Zmyslony (1980) remarque que dans le Saint-Laurent, *B. tentaculata* est moins abondante dans les zones à végétation dense. La croissance des hydrophytes produit des modifications importantes de certains paramètres du milieu, comme la concentration d'oxygène. Dans la rivière du Sud, où la végétation est très dense, la croissance des plantes aquatiques amène une diminution draconienne du pourcentage de saturation en O_2 (plus faible que 10%) à l'interface eau-sédiment (Granger 1983). Cette basse concentration en oxygène pourrait expliquer l'absence de *B. tentaculata* dans la rivière du Sud (saturation moyenne de la colonne d'eau en oxygène: 75%, dans nos données), ainsi que les faibles densités observées dans les zones à végétation dense du fleuve Saint-Laurent, de même que dans des rivières eutrophes, comme la rivière des Outaouais mentionnée par Pinel-Alloul et Magnin (1971); selon Pageau *et al.* (1971), la saturation en oxygène dissous est faible dans ces eaux. Dans la rivière Richelieu, le pourcentage de satura-

tion en oxygène de la colonne d'eau est toujours aux alentours du point de saturation au cours de la saison libre de glace (de 90 à 125%; moyenne de nos données, 103%). Ce milieu bien oxygéné permet non seulement le développement de *B. tentaculata*, mais aussi celui d'autres espèces, identifiées dans les échantillons du Richelieu mais pas dans ceux de la rivière du Sud, comme *Goniobasis livescens* et *Stagnicola catascopium*. La première espèce est reconnue pour être très sensible aux variations d'oxygénation du milieu (Dazo 1965) et pour habiter des rivières au courant rapide (Clarke 1981). Ce même auteur signale que, dans les lacs, *S. catascopium* se rencontre sur les rives exposées aux vagues et aux courants, mais toujours en présence de végétation aquatique, dont l'importance peut aller d'éparse à dense. L'absence de cette espèce de la rivière du Sud, où la végétation est abondante, peut être due à ses conditions hypereutrophes, au manque de circulation de l'eau, aux faibles concentrations en oxygène et au fond vaseux. Pour d'autres espèces du genre *Goniobasis*, Mason *et al.* (1975) ainsi que Branson et Batch (1982) ont démontré leur préférence pour des fonds sablonneux ou graveleux.

Des deux espèces sous-dominantes à la rivière du Sud, *Gyraulus parvus* et *Valvata sincera*, la deuxième était absente des échantillons de la rivière Richelieu. Clarke (1979) signale que cette espèce est limitée aux lacs oligotrophes des régions boréales et arctiques, mais plus tard (Clarke 1981) il mentionne aussi qu'on peut la trouver dans des rivières à courant faible où l'eau est presque stagnante. Cette condition du milieu correspond à celle de la rivière du Sud, alors qu'au Richelieu, le courant est beaucoup plus fort. Il est plus difficile d'expliquer comment *V. sincera*, qui a une large distribution dans les lacs oligotrophes, peut résister aux basses concentrations d'oxygène présentes à la rivière du Sud au moment de son maximum de densité: ceci amène à supposer que, comme *Valvata tricarinata* (Harman et Berg 1971), cette espèce peut tolérer de faibles concentrations en oxygène.

Gyraulus parvus, rencontrée dans les deux rivières, est considérée comme une espèce associée à des milieux où la végétation est abondante (Pip et Paulishyn 1971), sur des fonds vaseux (Clarke 1981), ce qui explique son abondance plus grande à la rivière du Sud, par rapport au Richelieu. *Physa gyrina* par contre est un peu plus abondante dans le Richelieu. On trouve généralement le genre *Physa* associé à la végétation aquatique (Gray *et al.* 1983); l'espèce qui nous intéresse est indicatrice de pollution organique (Clarke 1981), tout en ayant tendance à éviter les milieux pauvres en oxygène (Lacasse-Joubert 1970). Aucun des deux milieux à l'étude ne lui convient donc parfaitement: sa disparition de la rivière du Sud au moment du maximum de densité de *A. limosa* et des deux espèces du genre *Valvata* peut par conséquent être le résultat de la compétition inter-spécifique.

Interprétation de la succession dans les deux rivières

Dans les deux rivières, le début de la succession (phase A) est représenté par peu d'espèces, présentes en faible nombre. La faible abondance de *A. limosa* dans les deux milieux s'explique par son cycle de vie qui commence seulement à la mi-juin ou le début juillet, sous nos latitudes (Pinel-Alloul et Magnin 1973). Il en est de même pour *B. tentaculata* (Pinel-Alloul et Magnin 1971) qui demeure faiblement représentée à cette période au Richelieu.

L'abondance légèrement supérieure de *G. parvus* à la rivière du Sud par rapport à *A. limosa* peut s'expliquer par un développement plus hâtif de cette espèce, comme c'est le cas dans la

région pour *G. deflectus* (Achard 1973). Son apparition tardive dans le Richelieu, ainsi que sa faible abondance tout au long de la saison, peut s'expliquer par la faible disponibilité de matière organique et d'algues phytoplanctoniques, comme l'indiquent les valeurs de chlorophylle *a*, trois fois plus basses qu'à la rivière du Sud.

Au début de la phase B, même si la disponibilité de nourriture reste similaire à celle de la phase antérieure, le nombre d'individus augmente. À la rivière Richelieu, *B. tentaculata* présente son maximum pour toute la saison. Au cours de cette phase, il y a des variations importantes dans quelques paramètres chimiques, en particulier à la rivière du Sud, tel que décrit dans les Résultats. Entre autres, l'azote inorganique subit une baisse importante et semble devenir limitant pour la production du phytoplancton (Granger 1983) dont la biomasse diminue. Cette baisse de la nourriture disponible, plus importante à la rivière du Sud qu'au Richelieu, pourrait expliquer la diminution de l'abondance de *A. limosa* dans le milieu hypereutrophe. Cependant, dans cet écosystème, le développement des macrophytes submergés et à feuilles flottantes et des épiphytes (algues attachées aux macrophytes) devrait compenser la diminution du phytoplancton, puisque les épiphytes sont une source importante de nourriture pour les gastéropodes (Achard 1973). Donc, le manque de nourriture ne semble pas être la cause de la diminution de la population de mollusques à la rivière du Sud.

Un autre élément de contrôle doit être tenu en considération dans l'étude des variations d'abondance des mollusques: il s'agit de la prédation. Dans les contenus stomacaux de deux espèces de poissons très abondantes dans ces rivières, la perchaude *Perca flavescens* et le crapet-soleil *Lepomis gibbosus*, les proies dominantes sont des mollusques: *A. limosa*, *B. tentaculata*, *G. parvus* et *P. gyrina* (R. Fortin, communication personnelle). La perchaude et le crapet-soleil, dans le Haut-Richelieu, se reproduisent de la fin mai au début de juin, et de la mi-juin à la mi-juillet respectivement. Suite à la reproduction, on peut s'attendre à un accroissement de la prédation, ce qui peut expliquer la diminution de *A. limosa* à la fin de la phase B, à la rivière du Sud, et celle de *B. tentaculata* au Richelieu.

À la rivière du Sud, pendant la phase C, même si la biomasse phytoplanctonique (chlorophylle *a*) est à son minimum, les macrophytes sont au maximum de leur biomasse. L'abondance de matière organique disponible dans le milieu, qui augmente surtout à cause de l'accroissement des algues épiphytiques détachées de leur support¹, couplée à la bonne disponibilité de la nourriture (macrophytes, épiphytes et détritiques), permettrait le développement d'une population dense de *A. limosa*, provenant de l'éclosion des oeufs, donc plus tardive que celle présente au début de la phase B. D'autre part, l'abondance des macrophytes, qui réduisent de beaucoup la transparence de l'eau et la concentration en oxygène, pourrait contribuer à une diminution de la population du crapet-soleil et de la perchaude qui préfèrent les eaux claires (Scott et Crossman 1974) et bien oxygénées. Dans les lacs anoxiques, par exemple, *Perca fluviatilis* migre dans la zone pélagique lorsqu'une carence en O₂ se manifeste dans l'hypolimnion (Eie et Borgstrom 1981). Les valvatidés, qui deviennent plus importants durant cette phase, semblent associés au développement des macrophytes

ou des épiphytes; leur mode de nutrition est similaire à celui de *Amnicola*.

Au Richelieu, où la croissance des macrophytes est beaucoup moins dense, la transparence de l'eau est d'un ordre de grandeur plus élevée qu'à la rivière du Sud et le milieu reste bien oxygéné; la prédation peut contribuer à y maintenir de faibles densités de gastéropodes, en particulier de *B. tentaculata* et de *G. parvus*. Dans cet écosystème, l'accroissement graduel de la population de *A. limosa* durant la phase B suggère que cette espèce s'alimente d'algues phytoplanctoniques.

La phase C, au Richelieu (à l'extrême droite de la figure 4), représente la phase de maturité du peuplement; elle est caractérisée par la densité maximale des mollusques, ainsi que par la régularité minimale de la distribution d'abondance des espèces, ce qui est un indicateur d'une interaction maximale entre les espèces (compétition). Par la suite, le peuplement décline (phase D), possiblement à cause de la prédation ainsi que du manque de nourriture disponible, soit les détritiques provenant de la décomposition des macrophytes ou des algues phytoplanctoniques. Au dernier échantillonnage, *A. limosa* augmente, possiblement à cause de l'absence de compétition de la part des autres espèces, qu'on ne retrouve plus dans le milieu, à l'exception de quelques spécimens de *G. parvus*.

À la rivière du Sud, la phase D est caractérisée par la sénescence des macrophytes et l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique. La décomposition des macrophytes pendant cette même période produit un apport massif de matière organique, qui s'ajoute à la nourriture fraîche disponible (phytoplancton). À cause de la décomposition des plantes aquatiques (Hargrave 1972), la concentration en oxygène est alors à son minimum et la transparence continue d'être faible. On a mentionné plus haut que *A. limosa*, *G. parvus* ainsi que les deux espèces de Valvatidés s'accommodent bien des faibles teneurs en oxygène, ce qui n'est pas le cas pour leurs prédateurs; par conséquent, la prédation doit être encore très faible. Tout ceci explique pourquoi on trouve à cette période la densité maximale des espèces principales composant ce peuplement.

À la phase E, les pluies automnales augmentent le débit de la rivière du Sud, provoquant un transport vers l'aval des tiges mortes des macrophytes, ce qui diminue la disponibilité de nourriture. L'oxygénation du milieu se rétablit, ramenant possiblement les prédateurs. Cet ensemble de facteurs peut expliquer le déclin de la population des gastéropodes à la phase E.

En conclusion, le degré d'eutrophisation semble avoir un effet direct et un effet indirect sur la densité et la dynamique des populations de gastéropodes, au moins dans les deux milieux que nous avons étudiés. À la rivière du Sud, milieu hypereutrophe, on trouve deux périodes assez distinctes, l'une au début et l'autre à la fin de l'été; le cycle de développement de certaines espèces semble être adapté à la période où l'apport de matière organique est plus important dans le milieu. À la rivière Richelieu, milieu mésotrophe, la succession connaît une évolution plus uniforme, et les différentes phases de la succession semblent suivre un axe de maturité du peuplement, représenté par l'abscisse de la figure 4.

Les différences dans la succession des gastéropodes des deux écosystèmes, en 1979, semblent reliées à leur niveau d'eutrophisation. Conséquence de l'enrichissement du milieu en éléments nutritifs, l'eutrophisation entraîne une augmentation de la biomasse algale et des macrophytes qui supportent eux-mêmes des algues épiphytiques, toutes sources de nourriture des gastéropodes. Un effet indirect de cette augmentation de la biomasse des algues et des plantes aquatiques est la diminution

¹Granger, F., et D. Planas. Facteurs qui influencent la production primaire méroplanctonique d'un système lotique couvert de macrophytes. Soumis.

de la concentration en oxygène à l'interface eau-sédiment, ainsi que de la transparence de l'eau. Les faibles concentrations d'oxygène à cet interface, au début de la croissance des macrophytes, provoquent une sélection en faveur des espèces de gastéropodes plus tolérantes aux faibles concentrations d'oxygène.

D'autre part, un milieu riche en plantes aquatiques et de faible transparence peut offrir un bon refuge contre les prédateurs. La diminution de la prédation et l'abondance de la nourriture (qui augmente lors de la décomposition des macrophytes) a permis le support d'une population plus nombreuse dans le milieu hypereutrophe que dans le milieu mésotrophe. Les variations de disponibilité de la nourriture ainsi que des concentrations en oxygène dissous semblent enfin être les causes les plus probables des différences temporelles observées dans les populations de gastéropodes, dans les deux écosystèmes étudiés.

Remerciements

Nous tenons à remercier les membres du Programme de Recherche du Haut-Richelieu au département des Sciences biologiques de l'Université du Québec à Montréal qui ont participé à la récolte des données, M. Alain Lamarche alors attaché au Centre de Recherche en Sciences de l'Environnement de l'Université du Québec à Montréal pour son aide appréciable lors de l'identification des spécimens, ainsi que Mme Muriel F. I. Smith du Musée national des sciences naturelles (Ottawa) qui a bien voulu en vérifier les déterminations. Les commentaires de M. Guy Moreau sur ce manuscrit ont été très appréciés. Le temps d'ordinateur a été fourni par le Service de l'Informatique de l'Université du Québec à Montréal ainsi que par le Centre de Calcul de l'Université de Montréal. Les subventions du Fonds FCAC (Gouvernement du Québec) et du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada à D. Planas ont défrayé en partie le coût des travaux sur le terrain.

ACHARD, F. 1973. Quelques aspects de l'écologie et de la biologie de sept espèces de Planorbidés (Mollusques) du lac Saint-Louis, Québec. Mémoire de Maîtrise, Université de Montréal, Montréal.

BASCH, P. F. 1963. A review of the recent fresh-water limpet snails of North America. *Bull. Mus. Comp. Zool.* **129**: 401-461.

BERRY, E. G. 1943. The Amnicolidae of Michigan: distribution, ecology and taxonomy. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* **57**: 1-68.

BOX, G. E. P., et D. R. COX. 1964. An analysis of transformations. *J. R. Stat. Soc., Ser. B*, **26**: 211-243.

BOYCOTT, A. E. 1936. The habitats of freshwater Mollusca in Britain. *J. Anim. Ecol.* **5**: 116-186.

BRANSON, B. A., et D. L. BATCH. 1982. The gasteropoda and Sphaeriacean clams of Red River, Kentucky, U.S.A. *Veliger*, **24**: 200-204.

BREEN, C. M., et A. J. TWINCH. 1978. Enrichment studies using isolation columns. II. The effects of phosphorus enrichment. *Aquat. Bot.* **4**: 161-168.

CALOW, P. 1973. Field observations and laboratory experiments on the general food requirements of two species of freshwater snail, *Planorbis contortus* (Linn.) and *Ancylus fluviatilis* Mull. *Proc. Malacol. Soc. London*, **40**: 483-489.

CLAMPITT, P. T. 1970. Comparative ecology of the snails *Physa gyrina* and *Physa integra* (Basommatophora, Physidae). *Malacologia*, **10**: 113-151.

CLARKE, A. H. 1979. Gastropods as indicators of trophic lake stages. *Nautilus*, **94**: 138-142.

———. 1981. Les mollusques d'eau douce du Canada. Musées

nationaux du Canada, Ottawa.

DAZO, B. C. 1965. The morphology and natural history of *Pleurocera acuta* and *Goniobasis livescens* (Gastropoda: Cerithiacea: Pleuroceridae). *Malacologia*, **3**: 1-80.

EIE, J. A., et R. BORGSTROM. 1981. Distribution and food of roach, *Rutilus rutilus* and perch, *Perca fluviatilis* in the eutrophic lake Arungen, Norway. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **21**: 1257-1263.

FOIN, T. 1971. The distribution pattern of the freshwater prosobranch *Oxyrema proxima* (Say). *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* **87**: 1-10.

FORTIN, R., P. DUMONT, H. FOURNIER, C. CADIEUX et D. VILLENEUVE. 1982. Reproduction et force des classes d'âge du grand brochet (*Esox lucius* L.) dans le Haut-Richelieu et la baie Missisquoi. *Can. J. Zool.* **60**: 227-240.

GOLTERMAN, H. L., et R. S. CLYMO. 1969. Methods for chemical analysis of freshwater. I.B.P. Handbook No. 8. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.

GOODRICH, C. 1921. Three new species of pleuroceridae. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* **91**: 1-5.

GRANGER, F. 1983. Étude sur les facteurs qui régissent la structure, l'évolution ainsi que la production primaire méroplanctonique de la Rivière du Sud, écosystème lotique couvert de macrophytes. Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Montréal, Montréal.

GRAY, L. J., J. V. WARD, R. MARTINSON et E. BERGEY. 1983. Aquatic macroinvertebrates of the Picean basin, Colorado: community response along spatial and temporal gradients of environmental conditions. *Southwest. Nat.* **28**: 125-135.

HAMEL, C., et P. BHÉREUR. 1982. Méthode d'interprétation de l'évolution spatiale et temporelle des hydrophytes vasculaires. *Dans* *Studies in aquatic vascular plants. Éditeurs: J. J. Symoes, S. S. Hooper et P. Compère.* Royal Botanical Society of Belgium, Brussels, pp. 294-303.

HARGRAVE, B. T. 1972. Aerobic decomposition of sediment and detritus as a function of particle surface area and organic content. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 583-596.

HARMAN, W. N. 1972. Benthic substrates: their effect on freshwater mollusks. *Ecology*, **53**: 271-277.

HARMAN, W. N., et C. O. BERG. 1971. The freshwater snails of central New York with illustrated keys to the genera and species. *Search: Agric.* **1(4)**: 1-68.

HOOPER, F. F. 1969. Eutrophication indices and their relation to other indices of ecosystem change. *Dans* *Eutrophication: causes, consequences, correctives.* Proceedings of a symposium, National Academy of Sciences, Washington, DC, pp. 225-235.

HOUPE, K. M. 1970. Population dynamics of *Pleurocera acuta* in a Central Kentucky limestone stream. *Am. Midl. Nat.* **83**: 81-88.

HUNTER, W. R. 1964. Physiological aspects of ecology in non-marine mollusks. *Physiol. Mollusca*, **1**: 83-116.

LACASSE-JOUBERT, E. 1970. Quelques aspects de l'anatomie, de la biologie et de l'écologie de *Physa gyrina* Say. (Mollusque, Gastéropode, Pulmoné) du lac Saint-Louis, Québec. Mémoire de Maîtrise, Université de Montréal, Montréal.

LACOURSIÈRE, E., G. VAILLANCOURT et R. COUTURE. 1975. Relations entre les plantes aquatiques et les gastéropodes (Mollusca, Gastropoda) dans la région de la centrale nucléaire Gentilly I (Québec). *Can. J. Zool.* **53**: 1868-1874.

LAMARCHE, A., P. LEGENDRE et A. CHODOROWSKI. 1982. Facteurs responsables de la distribution des gastéropodes dulcicoles dans le fleuve Saint-Laurent. *Hydrobiologia*, **89**: 61-76.

LAROCQUE, A. 1953. Catalogue of the recent mollusca of Canada. *Natl. Mus. Can. Bull. No. 129*, pp. 1-406.

LEGENDRE, P., S. DALLOT et L. LEGENDRE. 1985. Numerical description of the succession within a community: chronological clustering, with applications to marine and freshwater zooplankton. *Am. Nat.* **125**: Sous presse.

LEGENDRE, L., et P. LEGENDRE. 1984. Écologie numérique. 2^e édition. Tome 2. La structure des données écologiques. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec, Québec.

LEVINGS, C. D. 1975. Analyses of temporal variation in the structure of a shallow-water benthic community in Nova Scotia. *Int. Rev.*

- Gesamten Hydrobiol. **60**: 449–470.
- LILLIEFORS, H. W. 1967. The Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *J. Am. Stat. Assoc.* **62**: 399–402.
- MACAN, T. T. 1963. *Fresh-water ecology*. Longmans, London.
- MAGNIN, E. 1970. Faune benthique littorale du lac Saint-Louis près de Montréal (Québec). I. Quelques données générales. *Ann. Hydrobiol.* **1**: 181–195.
- MASON, W. T. JR., P. A. LEWIS et P. L. HUDSON. 1975. The influence of sieve mesh size selectivity on benthic invertebrate indices of eutrophication. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **19**: 1550–1561.
- OKLAND, J. 1964. The eutrophic lake Borrevann (Norway) and ecological study on shore and bottom fauna with special reference to gastropods, including a hydrographic survey. *Folia Limnol. Scand.* **13**: 1–337.
- PAGEAU, G., Y. GRAVEL et L. LÉVESQUE. 1971. The ichthyofauna and flora of Lake St. Louis on the St. Lawrence river near Montreal, Quebec: general features and recent changes. *Proc. Conf. Great Lakes Res.* **14**: 79–89.
- PIELOU, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* **13**: 131–144.
- 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.
- 1973. Observations sur le cycle vital et la croissance d'*Ammicola limosa* (Say) (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia) du lac Saint-Louis près de Montréal. *Can. J. Zool.* **51**: 311–313.
- PIP, E., et W. F. PAULISHYN. 1971. The ecology and distribution of *Promenetus exacuus* Say (Gastropoda: Planorbidae) in southern Manitoba. *Can. J. Zool.* **49**: 367–372.
- PIP, E., et J. M. STEWART. 1976. The dynamics of two aquatic plant–snail associations. *Can. J. Zool.* **54**: 1192–1205.
- SAETHER, O. A. 1980. The influence of eutrophication on deep lake benthic invertebrate communities. *Prog. Water Technol.* **12**: 161–180.
- SCHINDLER, D. W. 1975. Whole-lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen and carbon. *Verh. Int. Ver. Limnol.* **19**: 3221–3231.
- SCOTT, W. B., et E. J. CROSSMAN. 1974. *Poissons d'eau douce du Canada*. Office des Recherches sur les Pêcheries du Canada, Ottawa. Bull. 184.
- SHOUP, C. S. 1943. Distribution of fresh water gastropods in relation to total alkalinity of streams. *Nautilus*, **56**: 130–134.
- SOKAL, R. R., et F. J. ROHLF. 1981. *Biometry—The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd ed. W. H. Freeman, San Francisco.
- STAINTON, M. P. M., J. CAPAL et F. A. J. ARMSTRONG. 1974. The chemical analysis of freshwater. *Fish. Res. Board Can. Misc. Spec. Publ. No. 25*.
- VOLLENWEIDER, R. A. 1974. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. I.B.P. Handbook No. 12. Blackwell Scientific Publishers, Oxford.
- ZMYSLONY, J. 1980. Distribution et développement des populations de gastéropodes benthiques du fleuve Saint-Laurent en fonction des sédiments et de la qualité de l'eau. *Mémoire de Maîtrise*, Université du Québec à Montréal, Montréal.