TYPOLOGIE DES MOLLUSQUES DES EAUX COURANTES. ORGANISATION BIOTYPOLOGIQUE ET GROUPEMENTS SOCIOÉCOLOGIQUES

par J. MOUTHON¹

Une analyse statistique de 59 espèces ou formes (pisidies) de Mollusques dulci-
coles, effectuée sur 91 stations jalonnant 9 cours d'eau (1 060 km) a montré l'exis-
tence d'une structure malacologique théorique formée d'une succession d'espèces
pouvant s'inscrire dans 10 noyaux.

Une étude de la distribution de chaque espèce permet d'apprécier :

- son *preferendum* et son amplitude typologique, reliés à son degré d'eurytopie
et d'euryécie,
- de classer chacune d'elle à l'intérieur de groupements « socioécologiques »,
- de comparer l'évolution générale des espèces de Mollusques à 4 groupes fau-
nistiques ayant fait antérieurement l'objet des mêmes études.

Typology of molluscs of flowing water — biotypological organisations — socioecological groupings.

A statistical analysis of 59 species or forms (pisidies) of freshwater molluscs
from 91 stations and 9 watercourses (1.060 km) demonstrated a theoretical mala-
cological structure formed by a succession of species that could be recorded in
10 nuclei.

A study of the distribution of each species has shown :

- its *preferendum* and typological range, partially dependent on its degree of
eurytopy and euryoecy,
- that each one can be placed in a "socioecological" group,
- that a comparison can be made within the general evaluation of mollusc
species with four faunistic groups that have been studied previously.

1. — INTRODUCTION

Dès 1935, Zhadin définit des « groupements d'espèces » associés à
différents types d'écosystèmes et de milieux aquatiques : sources,
ruisseaux de montagne, rivières de plaines, lacs, étangs... et en 1936,
Boycott publie la première synthèse écologique concernant les Mol-
lusques d'eau douce. Depuis, il faut bien convenir que peu de progrès

1. Laboratoire d'Hydrobiologie du C.E.M.A.G.R.E.F. Institut des Sciences Natu-
relles, 25000 Besançon.

ont été effectués dans ce domaine, les travaux actuels étant surtout de nature descriptive, réalisés plus souvent dans les milieux lacustres que dans les eaux courantes et concernant plus fréquemment la biologie des espèces que leur écologie.

Les études de cours d'eau visant à établir une classification biologique des écosystèmes d'eau courante, permettent d'avoir une idée assez précise de la distribution longitudinale et de l'importance du phénomène de vicariance chez certains groupes faunistiques comme les Poissons (Huet 1949), les Plécoptères, les Ephéméroptères, les Trichoptères, les Hydracariens... (cf. Mouthon 1979).

Toutefois, en ce qui concerne les Mollusques, trop souvent négligés dans les recherches hydrobiologiques ou étudiés seulement au niveau de cours d'eau de faibles dimensions ou de secteurs de rivières d'importance modeste (Mouthon 1979), les documents proposés ne permettent pas d'établir la répartition écologique des Mollusques dans l'écosystème « eau courante » ni de proposer des groupements écologiques d'espèces.

Nous avons recherché, au moyen d'une méthode mathématique, l'existence d'une distribution longitudinale théorique des espèces de Mollusques dans un réseau hydrographique constitué par 9 cours d'eau et considéré comme une unité fonctionnelle.

2. — MATERIEL ET METHODES

Les caractéristiques géologiques, hydrologiques, physico-chimiques des 9 cours d'eau retenus pour la réalisation de ces recherches ont été décrites en détail dans les travaux de Verneaux (1973) et Mouthon (1979-1980). L'ensemble de ces écosystèmes constitué par le Doubs, 6 de ses affluents, l'Ognon et l'Aube, forme un réseau hydrographique de 1 060 km et drainent un bassin versant d'environ 15 850 km² (fig. 1).

Les techniques d'échantillonnage ont permis le recensement de 30 775 individus comprenant 59 espèces ou formes (Tableau I) dont l'abondance sur chaque station figure dans une matrice des données (cf. Mouthon, 1980). La méthode de traitement des données utilisées : l'analyse factorielle des correspondances et ses applications aux écosystèmes d'eau courante, ont été exposées et décrites lors de précédents travaux (Cordier 1965...).

FIG. 1. — Réseaux hydrographiques du Doubs, de l'Ognon et de l'Aube, répartition des stations d'étude.

TABLEAU I. — Liste des espèces de Mollusques et des abréviations utilisées dans le graphique représentant la structure malacologique du réseau hydrographique étudié.

<i>Hauffenia minuta</i> — Draparnaud, 1805 (Hm)	<i>Bithynia tentaculata</i> — Linné, 1758 (Bt)
<i>Bythinella viridis</i> — Poirét, 1801 (Bv)	<i>Lymnaea stagnalis</i> — Linné, 1758 (Ls)
<i>Bythiospeum diaphanum</i> — Michaud, 1831 (Bd)	<i>Unio crassus</i> — Philipsson, 1788 (Uc)
<i>Bythinella carinulata</i> — Drouet, 1867 (Ba)	<i>Myxas glutinosa</i> — Müller, 1774 (Mg)
<i>Bythinella dunkeri</i> — Von Frauenfeld, 1856 (Bi)	<i>Acroloxus lacustris</i> — Linné, 1758 (Al)
<i>Pisidium personatum</i> — Malm, 1855 (Pp)	<i>Theodoxus fluviatilis</i> — Linné, 1758 (Tf)
<i>Anisus spirorbis</i> — Linné, 1758 (As)	<i>Bithynia leachi</i> — Sheppard, 1823 (Bl)
<i>Galba truncatula</i> — Müller, 1774 (Gt)	<i>Hippeutis complanata</i> — Linné, 1758 (Hc)
<i>Pisidium obtusale</i> — Lamarck, 1818 (Po)	<i>Pseudanodonta complanata</i> — Rossmasler, 1835 (Pi)
<i>Pisidium casertanum</i> — Poli, 1791 (Pe)	<i>Pisidium moitessierianum</i> — Paladilhe, 1866 (Pm)
<i>Ancylus fluviatilis</i> — Müller, 1774 (Af)	<i>Pisidium supinum</i> — Schmidt, 1851 (Ps)
<i>Radix peregra</i> — Müller, 1774 (Rp)	<i>Planorbarius corneus</i> — Linné, 1758 (Pr)
<i>Pisidium amnicum</i> — Müller, 1774 (Pi)	<i>Potomida littoralis</i> — Cuvier, 1797 (Pt)
<i>Pisidium milium</i> — Held, 1836 (Pg)	<i>Radix auricularia</i> — Linné, 1758 (Ra)
<i>Bathyomphalus contortus</i> — Linné, 1758 (Bc)	<i>Sphaerium lacustre</i> — Müller, 1774 (Sl)
<i>Pisidium pulchellum</i> — Jenyns, 1832 (Py)	<i>Armiger crista</i> — Linné, 1758 (Ac)
<i>Pisidium hibernicum</i> — Westerlund, 1894 (Ph)	<i>Anodonta anatina</i> — Linné, 1758 (Aa)
<i>Pisidium nitidum</i> — Jenyns, 1932 (Pu)	<i>Unio pictorum</i> — Linné, 1758 (Up)
<i>Pisidium subtruncatum</i> — Malm, 1855 (Pb)	<i>Potamopyrgus jenkinsi</i> — Smith, 1889 (Pi)
<i>Pisidium tenuilineatum</i> — Stelfox, 1918 (Pn)	<i>Viviparus viviparus</i> — Linné, 1758 (Vv)
<i>Galba palustris</i> — Müller, 1774 (Gp)	<i>P. casertanum</i> f. <i>ponderosa</i> — Stelfox, 1918 (Pd)
<i>Sphaerium corneum</i> — Linné, 1758 (So)	<i>P. nitidum</i> f. <i>crassa</i> — Stelfox, 1918 (Pk)
<i>Planorbis carinatus</i> — Müller, 1774 (Pc)	<i>Physa acuta</i> — Draparnaud, 1805 (Pa)
<i>Physa fontinalis</i> — Linné, 1758 (Pf)	<i>P. subtruncatum</i> f. <i>incrassata</i> — Stelfox, 1918 (Pz)
<i>Anisus vortex</i> — Linné, 1758 (Av)	<i>Sphaerium rivicola</i> — Lamarck, 1818 (Sr)
<i>Valvata piscinalis</i> — Müller, 1774 (Vp)	<i>Unio tumidus</i> — Philipsson, 1788 (Ut)
<i>Valvata cristata</i> — Müller, 1774 (Vc)	<i>Ferrissia wautieri</i> — Mirolli, 1960 (Fw)
<i>Gyraulus albus</i> — Müller, 1774 (Ga)	<i>Dreissena polymorpha</i> — Pallas, 1771 (Dp)
<i>Pisidium henstlowanum</i> — Sheppard, 1823 (Pw)	<i>Sphaerium solidum</i> — Normand, 1844 (Ss)
	<i>Segmentina nitida</i> — Müller, 1774 (Sm)

3. — RESULTATS : ANALYSE GLOBALE DU RESEAU HYDROGRAPHIQUE ETUDIE

3.1. Structure suivant les axes F_1 , F_2

La distribution du couple espèces-stations dans le plan des deux premiers axes représentant 22 % d'inertie expliquée s'effectue en trois groupements, exception faite d'une espèce (*P. obtusale*) dont la posi-

tion périphérique, due à sa faible fréquence, témoigne de son caractère aléatoire (fig. 2).

Les groupements I et II nettement individualisés sont représentatifs de la zone des sources et du secteur aval immédiat.

Le groupement III représentant l'essentiel de la structure malacologique du réseau s'organise en une succession continue des espèces (« *continuum* ») sans groupement bien individualisé. La contribution aux axes et notamment à l'axe 2 de toutes les espèces est nulle ou voisine de 0, l'essentielle de celle-ci étant assurée par les espèces des sources. Ceci confirmerait la signification de l'axe 1 considéré comme exprimant la « complexité croissante » du milieu par Masonie et Al. (1971) ou son « évolution progressive » ainsi que celle des peuplements (Verneaux 1973).

La plupart des espèces, hormis celles du secteur des sources, s'organisant presque exclusivement en fonction de l'axe de « succession » F_1 , nous avons été conduit à étudier d'autres combinaisons d'axes susceptibles de dissocier cet alignement.

FIG. 2. — Structure malacologique du réseau hydrographique étudié dans le plan F_1F_2 (stations non représentées).

3.2. Structure suivant les axes F_1F_3

La répartition des espèces dans le plan des axes F_1F_3 représentant 21,6 % de l'inertie expliquée, soit approximativement la même que pour les axes F_1F_2 , s'organise suivant un *continuum a nota* où 11 groupements d'espèces ou noyaux peuvent être distingués (fig. 3).

— aux classifications zonales proposées par Huet (1949) où pente et largeur du cours d'eau sont les paramètres dominants puis, par Illies et Botosaneanu (1963) pour lesquels ce sont les confluences d'égale importance et par conséquent le débit qui joue le rôle prépondérant ;

— aux niveaux typologiques définis statistiquement par l'intermédiaire de groupements d'espèces proposés par Verneaux (1973-1976 b et 1977 a) ou de paramètres écologiques (Verneaux 1977 b).

3.3. Confrontation de la structure malacologique obtenue aux données typologiques : typologie des Mollusques

Dans le plan des axes F_1, F_3 , nous avons substitué aux repères des stations leur appartenance typologique et projeté sur le même graphique (fig. 4) à leurs emplacements respectifs, les groupements d'espèces précédemment délimités (fig. 3) permettant d'associer d'une manière satisfaisante ces derniers aux niveaux typologiques proposés.

La liste des espèces composant les différents noyaux est donnée dans l'ordre de la succession typologique. Les espèces qui possèdent à l'intérieur de chaque groupement les plus fortes contributions aux axes sont considérées comme les repères de l'organisation malacologique, dans l'espace abstrait, d'un écosystème synthétique intégrant les peuplements des différents cours d'eau étudiés. Elles sont soulignées (fig. 3) et répertoriées dans le tableau II.

NIVEAU 1 : (6 espèces : 4 Prosobranches, 1 Bivalves) : *H. minuta*, *B. diaphanum*, *B. viridis*, *B. carinulata*, *B. dunkeri*, *P. personatum*. La fréquence des 5 premières espèces étant très faible, elles occupent sur le graphique des positions périphériques. En revanche, *P. personatum*, dont la présence au niveau des sources en association avec différentes espèces de *Bythinella* est remarquablement constante, occupe une position plus structurale. *A. spirorbis* est une espèce de milieux aquatiques susceptibles de s'assécher périodiquement (ruisseaux, mares). Ces milieux n'ayant pas été systématiquement prospectés ici, elle se trouve en compagnie de *P. personatum* dans le seul cours d'eau de cette nature inventorié (Drueon supérieur = Bief Belin).

On trouve parfois quelques exemplaires de *P. personatum* dans certains prélèvements effectués loin des sources. Dans ce cas, une étude plus détaillée des habitats de la station montre que l'espèce est toujours très localisée et provient pour la majorité des situations d'afférences latérales, cependant pour de rares cas, la présence de cette pidie pourrait résulter de l'existence de sources dans le lit même de la rivière.

Une étude récente effectuée sur le Gapeau (Var) a montré que cette

espèce était présente des sources à la mer, or plusieurs sources noyées ont été mises en évidence dans le lit de cette petite rivière côtière.

NIVEAU 2 : il n'existe pas dans le réseau hydrographique étudié d'espèces directement associées à ce niveau, sauf peut être *G. truncatula* dont la tendance crénophile et le caractère amphibie ont déjà été soulignés précédemment (Mouthon 1979).

Seule l'autécologie de ce Gastéropode permettra de préciser son appartenance à un niveau donné.

Dans ce groupement, deux pisidies lui sont associées : *P. obtusale* est recensée seulement au voisinage des sources et du cours supérieur de la Clauge (forêt de Chaux) dans les sédiments de flaques en voie d'assèchement dont l'eau, déjà peu minéralisée, est plus ou moins acidifiée par les substances humiques et les feuilles en décomposition. D'après Kuiper (1966), cette espèce évite les cours d'eau et préfère les eaux stagnantes, peu profondes et plutôt acides.

P. casertanum, en revanche, est très largement répandue et colonise tous les milieux aquatiques même temporaires (Kuiper 1966).

Ces trois espèces associées à *A. spirorbis* et *A. hypnorum*, non recensée sur le réseau étudié, constituent un groupement caractéristique des milieux temporaires (mares, ruisseaux de drainage, fossés...).

G. truncatula et *P. casertanum* susceptibles, comme l'indique la matrice des résultats bruts, d'être présentes des niveaux 1 à 9 peuvent être qualifiées d'espèces euryèces. Toutefois, la présence fréquente de ces deux Mollusques, à substrat riche en matières organiques (Ognon, Drugeon), n'ayant pas un caractère de résurgence, ainsi que leur présence sporadique au niveau de l'ensemble du cours d'eau (Rhithron et Potamon) donne à ce noyau, pourtant typiquement euryèce, une position assez éloignée de l'origine des axes.

NIVEAUX (2), 3 et 4 : (2 espèces : 2 Pulmonés basommatophores), *A. fluviatilis* et *R. peregra* peuvent être associées aux niveaux 2 à 4 sur lesquels ce sont souvent les deux seules espèces présentes. Il apparaît, comme dans le groupement précédent, que la position de ces dernières sur le graphique ne constitue pas directement une conséquence de leur présence (l'amplitude typologique d'*A. fluviatilis* allant de 1 à 9 ; celle de *R. peregra* de 1 à 7) mais plutôt de l'absence d'autres espèces à ces niveaux.

NIVEAU 5 : (5 espèces : 1 Pulmoné basommatophore et 4 Bivalves), *P. amnicum*, *P. milium*, *P. hibernicum*, *B. contortus*, *P. pulchellum*. *P. amnicum* le plus gros des *Pisidium* (11 × 9 mm) est fréquemment associé à la présence d'épaisses zones sédimentaires riches en matières organiques sur lesquelles coulent des eaux bien oxygénées. *P. hibernicum*, que l'on trouve en abondance dans les lacs (St Point et

Remoray, les Rousses...) n'est pas « une espèce essentiellement lacustre » (Germain 1931) ; elle vit également dans d'autres milieux, notamment les canaux et les rivières mais toujours en très faible abondance (Kuiper 1966).

P. pulchellum, espèce « rare des plaines de moyenne latitude » (Kuiper 1966) n'a été recensée qu'au niveau du Dugeon moyen et inférieur à 820 m d'altitude. Sa position plutôt périphérique résulte sans doute de sa faible fréquence (3 stations).

Nota : Au cours d'un échantillonnage récent des émissaires du lac des Rousses nous avons à nouveau découvert cette espèce dans le cours inférieur du Bief Noir ainsi que dans le lac lui-même au niveau du confluent dont l'altitude avoisine 1 060 m.

NIVEAU 6 : (7 espèces : 3 Pulmonés basommatophores et 4 Bivalves), *P. nitidum*, *P. subtruncatum*, *P. tenuilineatum*, *S. corneum*, *G. palustris*, *P. carinatus*, *P. fontinalis*. Dans leur aire de répartition commune *P. fontinalis* et *P. acuta* sont vicariantes. L'amplitude typologique de la dernière espèce est faible (8 à 9). Dans le sud de la France, seule *P. acuta* est représentée, elle atteint alors son degré d'euryécie maximale (amplitude typologique 6 à 9), observations effectuées sur le bassin de la Dordogne, le Gapeau et le torrent de Parma en Italie (cf. Odum, 1976).

NIVEAU 7 : (8 espèces : 3 Pulmonés basommatophores, 3 Prosobranches, 2 Bivalves), *A. vortex*, *V. piscinalis*, *V. cristata*, *P. henslowanum*, *G. albus*, *B. tentaculata*, *L. stagnalis*, *U. crassus*. La position subcentrale et la faible contribution aux axes des espèces de ce noyau traduisent le caractère euryèce de ce groupement qui, compte tenu de la distribution particulière des Mollusques le long de la structure (les 3/4 des espèces sont réparties entre les niveaux 5 et 9) fait figure de noyau de transition entre Rhithron et Potamon (Ecotone).

NIVEAU 8 : (14 espèces : 5 Pulmonés basommatophores, 2 Prosobranches, 7 Bivalves), *M. glutinosa*, *T. fluviatilis*, *A. lacustris*, *H. complanata*, *B. leachi*, *P. moitessierianum*, *P. supinum*, *P. complanata*, *S. lacustre*, *A. crista*, *P. corneus*, *P. littoralis*, *R. auricularia* et *A. anatina*.

M. glutinosa est une espèce de plaine qui évite les zones montagneuses (Germain 1931) ; elle n'a été recensée qu'au niveau du cours inférieur de l'Aube et c'est dans les noues que son abondance est maximale.

P. complanata est cocénotique d'*A. anatina*, *P. littoralis*, *U. pictorum* et à certains niveaux (Rhithron inférieur et Potamon) d'*U. crassus* mais n'est jamais découverte en grande abondance et semble se cantonner dans les eaux profondes.

S. lacustre vit dans les milieux d'eau calme, peu profonds, à végé-

tation souvent dense et à vase riche en matières organiques (Favre 1927 ; Kuiper et Wolff 1970 ; Meir-Brook 1970 ; Walter et Kuiper 1978) ; sa présence est constante dans les noues du Doubs inférieur.

NIVEAU 9 : (13 espèces : 3 Pulmonés basommatophores, 2 Prosobranches, 8 Bivalves), *U. pictorum*, *P. jenkinsi*, *V. viviparus*, *P. casertanum* f. *ponderosa*, *P. nitidum* f. *crassa*, *P. acuta*, *S. rivicola*, *U. tumidus*, *F. wautieri*, *D. polymorpha*, *S. solidum*, *S. nitida*, *P. subtruncatum* f. *incrassata*. On trouve *P. jenkinsi* dans les cours inférieurs du Doubs, de l'Aube et dans la Saône au niveau de la confluence Doubs-Saône, mais dans des abondances notablement faibles qui n'ont rien de comparables à celles mentionnées dans la littérature : 10 000 ind/m² (Macan, 1950), 30 000 ind/m² (Adam, 1942 - Heywood et Edward, 1962) ou que j'ai pu observer moi-même dans le cours supérieur de l'Amance (affluent de l'Aube), de la Seille (niveau typologique 4-5) ou du Gapeau. De ce fait, son *preferendum* typologique pourrait être plus apicale (niveaux 6-7 ?). Toutefois, si la présence de cette espèce parthénogénétique est fréquente dans le cours inférieur des grandes rivières prospectées (sauf l'Ognon), il n'en est pas de même dans les secteurs supérieurs où elle est très sporadique et son abondance variable peut passer de quelques individus à une centaine de mille d'une année à l'autre puis disparaître totalement.

Les pisidies à fortes charnières (formes pondéreuses) munies d'un appendicule comme *P. supinum*, *P. moitessierianum* ou seulement à charnières épaissies comme les variétés de *P. casertanum* f. *ponderosa*, *P. nitidum* f. *crassa*, *P. subtruncatum* f. *incrassata* apparaissent comme caractéristiques du Potamon.

Seule la très petite espèce *P. tenuilineatum* (2 × 1,5 mm) semble faire exception à cette règle puisqu'elle appartient au niveau 6 (Rhithron inférieur), il semble cependant que les individus des niveaux inférieurs aient une charnière plus épaisse que le « type » qui prolifère à partir du Rhithron moyen (niveau 4-5).

F. wautieri souvent confondue avec *A. lacustris* est abondante dans toute la Saône moyenne et inférieure où Calas (1954) l'avait déjà échantillonnée mais aussi au niveau des stations ultimes de l'Ognon et du Doubs inférieur où elle est plus rare. Il est intéressant de constater que toutes les *Ferrissia* rencontrées en rivière et dans les noues appartiennent exclusivement au type ancyloïde, aucune forme septifère n'ayant été découverte.

REMARQUE : VÉRIFICATION DES GROUPEMENTS D'ESPÈCES

Le traitement des données au moyen d'une analyse numérique ascendante hiérarchisée portant sur les 7 premiers facteurs et représentant 52,8 % de l'inertie expliquée, a permis de vérifier l'exactitude des groupements proposés. Toutefois, il est à remarquer que ce type de traite-

ment ne peut être utilisé seul dans le cadre d'études biotypologiques, puisque l'énumération des noyaux ne s'effectue plus suivant la structure définie par les axes F_1F_2 ou F_1F_3 .

TABLEAU II. — Peuplement malacologique (espèces repères) des différents niveaux typologiques. (1) : propositions effectuées par Verneaux (1980).

Zonation		Niveaux typologiques (Verneaux, 1973)	Espèces repères	Contribution aux axes F_1F_3 ‰
Huet	Illies			
Secteurs non piscicoles	EUCRÉNON	B_0	?	
			<i>B. diaphanum</i>	149
			<i>H. minuta</i>	130
	HYPOCRÉNON	B_1	<i>B. viridis</i>	217
			<i>B. carinulata</i>	111
			<i>B. dunkeri</i>	100
sup.	EPIRHITHRON	B_2	<i>P. personatum</i>	168
			<i>G. truncatula</i>	25
	MÉTARHITHRON	B_3	<i>A. fluviatilis</i>	36
			<i>R. peregra</i>	82
ZONE SALMONICOLE	MÉTARHITHRON	B_4		
			<i>P. amnicum</i>	30
			<i>P. milium</i>	51
	HYPORHITHRON	B_5	<i>P. nitidum</i>	62
			<i>P. subtruncatum</i>	49
			<i>P. carinatus</i>	48
inf. ou à Ombre	EPIPOTAMON	B_6	<i>G. albus</i>	7
			<i>B. tentaculata</i>	10
			<i>L. stagnalis</i>	8
	MÉTAPOTAMON (1)	B_7	<i>U. crassus</i>	6
			<i>A. lacustris</i>	25
			<i>P. moitessierianum</i>	25
sup. ou à Barbeau	MÉTAPOTAMON (1)	B_8	<i>P. supinum</i>	22
			<i>R. auricularia</i>	51
			<i>A. anatina</i>	33
	HYPOTAMON (1)	B_9	<i>U. pictorum</i>	34
			<i>V. viviparus</i>	44
			<i>P. acuta</i>	38
inf. ou à Brème	HYPOTAMON (1)	B_9	<i>S. rivicola</i>	45
			<i>T. tumidus</i>	30
			<i>F. wautieri</i>	38
			<i>D. polymorpha</i>	29

4. — DISCUSSION

Bien que faisant partie du même groupement défini dans un espace abstrait, les espèces de *Bythinella* recensées ne sont pas cocénotiques ; en effet, conformément au principe de Monard, une seule espèce de ces petits Hydrobiidae est représentée dans chaque source. En outre, ce noyau ne semble pas exclusivement caractéristique du niveau B₁ ; une prospection récente du réseau hydrographique du Gapeau (Var) nous a permis de constater la présence de *Bythinella* parfois associée à *Belgrandia* dans des sources de niveau typologique 2 et 3.

Des espèces comme *A. fluviatilis*, *P. casertanum*, *G. truncatula* reconnues comme euryèces et eurytopes par les échantillonnages effectués sur les Bassins du Doubs, de l'Aube, etc. et par de nombreuses données bibliographiques, peuvent avoir une position graphique assez éloignée de l'origine des axes, et des contributions à ceux-ci plutôt élevées, lorsqu'elles sont les seules espèces représentées au niveau du réseau supérieur de nombreuses rivières (niveau (1) 2-3-4). Dans ce cas, leur position n'est pas tant définie par leur présence sur un secteur donné mais bien plutôt par l'absence d'autres espèces représentatives des niveaux typologiques apicaux. Elles peuvent donc, dans une certaine mesure, servir à caractériser le Rhithron supérieur et moyen.

La hiérarchisation des espèces proposées par l'analyse factorielle des correspondances permet d'apprécier l'intensité de la vicariance au sein de l'Embranchement des Mollusques et on peut constater que celle-ci est d'autant plus importante que le genre considéré comprend d'espèces (cf. pisidies).

D'une manière générale, les pourcentages d'inertie représentant la participation des axes à l'explication de la distribution des données sont, si on les compare à ceux obtenus avec d'autres groupes faunistiques (Verneaux 1973), relativement faibles. On peut attribuer ceci à l'absence d'espèces électives des niveaux typologiques supérieurs (2-3-4) et au fait que les Mollusques occupant en majorité le faciès lénitique, n'intègrent qu'une partie de la structure d'un écosystème d'eau courante.

5. — CLASSEMENT « SOCIOLOGIQUE » DES ESPECES : EURYTOPIE, STENOTOPIE, EURYECIE, STENOECIE, PREFERENDUM TYPOLOGIQUE

Chaque espèce se trouve associée à un noyau donné exprimant son *preferendum* écologique général. Par ailleurs un tableau de répartition des espèces mentionnant l'occurrence de chacune d'elles au niveau

des différentes stations classées selon leur niveau précise leur amplitude typologique, expression de leur degré d'eurytopie et d'euryécie (Tableau III).

On peut ainsi, en considérant ces deux critères, distinguer 3 groupes d'espèces :

— les plus sténotopes ou « espèces repères » ont une amplitude typologique faible ; $\Delta = 3 \pm 1$. Parmi celles-ci certaines sont sténoèces et également sténothermes ; c'est le cas pour les Hydrobiidae crénophiles appartenant aux genres *Bythinella*, *Hauffenia*, *Bythiospeum*... alors que d'autres espèces telles que *T. fluviatilis*, *F. wautieri*, *R. auricularia*, *V. viviparus*, *S. rivicola*, *U. pictorum*, *A. anatina*, *D. polymorpha*... sont euryèces. On constate donc, comme l'ont souligné Sacchi et Testard (1971) que la correspondance entre sténotopie et sténoécie n'est ni constante ni absolue ;

— des espèces intermédiaires ; $\Delta = 6 \pm 1$;

— les plus eurytopes et euryèces à l'échelle du réseau considéré ont une position proche de l'origine des axes ; $\Delta = 9 \pm 1$.

La confrontation des données obtenues à la structure chevauchante composée de 12 groupements « socioécologiques » d'espèces proposée par Verneaux (1976 b) dont « l'organisation se compose à 3 degrés différents d'euryécie de courbes de Gauss successives exprimant des *preferendum* typologiques » (fig. 5) et définissant conformément à la nomenclature des phytosociologues (Guinochet, 1973) une classe ($\Delta = 9 \pm 1$ niveaux typologiques) 4 ordres ($\Delta = 6 \pm 1$) et 7 alliances ($\Delta = 3 \pm 1$) permet, dans ce cadre théorique, d'établir l'appartenance des Mollusques à 7 groupements socioécologiques : 1 classe, 2 ordres (II et IV), 4 alliances (1, 4, 5, 6) et 1 sous-alliance (6 a).

Définis par Duvignaud (1946) comme étant « un ensemble d'espèces marquées par une tendance à se rassembler dans un biotope donné » ils sont ici déterminés dans un espace abstrait, les espèces de chaque groupement « socioécologique » n'étant pas obligatoirement cocénologiques. En effet, l'échantillonnage des espèces tel qu'il est réalisé par les phytosociologues nécessite pour l'ensemble des ordres d'invertébrés benthiques un temps beaucoup trop long pour qu'il soit entrepris sur un réseau hydrographique aussi vaste que celui étudié dans ce travail.

L'analyse du tableau III permet de constater que parmi les groupements d'ordre, un seul est d'ordre II alors que tous les autres sont d'ordre IV (amplitude typologique de 3 à 9), en ce qui concerne les alliances et ormis les espèces de sources ; alliance 1 (niveau 0 à 3) on obtient une alliance 4 ($\Delta = 3$ à 6), une alliance 5 ($\Delta = 4$ à 7) et 5 alliances 6 ($\Delta = 6$ à 9) dont une sous-alliance, ce qui traduit bien le caractère potamophile des Mollusques dulçaquicoles.

TABLEAU III. — Classification socioécologique des Mollusques dulcicoles.

Espèces	Amplitude typologique	Préférendum typologique	Groupements socioécologiques		
			Classe	Ordre	Alliance Sous-alliance
<i>G. truncatula</i>	1 - 9	2 ?			
<i>A. fluviatilis</i>	1 - 9	4	+		
<i>P. casertanum</i>	1 - 9	6 ?	+		
<i>P. subtruncatum</i> — <i>P. nitidum</i> — <i>P. milium</i>	2 - 9	6	+		
<i>R. peregra</i>	1 - 7	4		II	
<i>P. hibemicum</i>	3 - 8	5		IV	
<i>P. tenuilineatum</i>	3 - 8	6		IV	
<i>G. palustris</i>	4 - 9	6		IV	
<i>P. carinatus</i> — <i>S. corneum</i> — <i>P. fontinalis</i>	5 - 9	6		IV	
<i>G. albus</i>	3 - 9	7		IV	
<i>B. tentaculata</i>	4 - 9	7		IV	
<i>S. stagnalis</i> — <i>V. piscinalis</i> — <i>U. crassus</i>	5 - 9	7		IV	
<i>F. henslowianum</i>					
<i>A. lacustris</i>	4 - 9	8		IV	
<i>S. complanata</i> — <i>S. lacustre</i> — <i>P. supinum</i>	5 - 9	8		IV	
<i>P. molitessierianum</i>					
<i>B. dunkeri</i> — <i>B. viridis</i> — <i>B. carinulata</i>	1 - 3 ?	1			1
<i>B. diaphanum</i> ? — <i>P. personatum</i>					
<i>P. amnicum</i>	3 - 6	5			4
<i>B. confortus</i>	4 - 7	5			5
<i>A. vortex</i> — <i>V. cristata</i>	6 - 9	7			6
<i>T. fluviatilis</i> — <i>R. auricularia</i> — <i>M. glutinosa</i>	6 - 9	8			6
<i>P. corneus</i> — <i>B. leachi</i> — <i>A. crista</i>					
<i>A. anatina</i>	7 - 9	8			6
<i>P. littoralis</i> — <i>P. complanata</i>					
<i>P. acuta</i> — <i>V. viviparus</i> — <i>U. pictorum</i>	7 - 9	9			6
<i>P. casertanum</i> f. <i>ponderosa</i> — <i>D. polymorpha</i>					
<i>F. wautieri</i> — <i>U. tumidus</i> — <i>S. rivicola</i>					
<i>P. nitidum</i> f. <i>crassa</i>	8 - 9	9			6 a
+ <i>P. subtruncatum</i> f. <i>incrassata</i>					

Nota : certaines espèces très peu représentées dans les prélèvements effectués n'ont pas été classées dans ce tableau. Il s'agit de *H. minuta*, *A. spirorbis*, *S. nitida*, *P. obtusale*, *P. pulchellum*, *P. jenkinsi*, en ce qui concerne cette dernière, il semble, d'après des données recueillies sur le Gapeau, la Seille... que son amplitude typologique s'étende des niveaux 4 à 9.

FIG. 5 : Organisation des groupements « socio-écologiques » (d'après Verneaux, 1976 b).

6. — EVOLUTION LONGITUDINALE ET SIGNIFICATION TYPOLOGIQUE DES MOLLUSQUES COMPAREES A 4 GROUPES FAUNISTIQUES

Les courbes d'évolution longitudinale de la richesse spécifique des 5 groupes faunistiques considérés (fig. 6 a) présentent une série de maxima se succédant dans un ordre typologique croissant pouvant « donner une image globale, simplifiée, de la composition faunistique d'un écosystème théorique » (Verneaux 1973). Comme celui des Téléostéens, le *preferendum* écologique global des Mollusques dulcicoles se situe au niveau du Potamon (niveau 8).

Ce type de distribution que l'on peut s'attendre à retrouver également chez les Odonates, les Hémiptères et la plupart des familles de Coléoptères, est quasi générale à l'intérieur de l'Embranchement des Mollusques si l'on excepte les pisidies qui atteignent leur diversité optimum au niveau 6 (fig. 6 b). On note par ailleurs que l'ordre des Basommatophores (Pulmonés) comprend le plus grand nombre d'espè-

ces et que chez les Prosobranches un second maximum, d'amplitude plus réduite, se manifeste dans le premier niveau typologique.

Toutefois la présence de Gastéropodes et de Bivalves, dans les sources, n'est pas constante ; celles de type rhéocrène par exemple, en sont fréquemment dépourvus.

FIG. 6 a. — Evolution longitudinale de la richesse spécifique des Mollusques dulcicoles comparée à différents ordres faunistiques.

FIG. 6 b. — Distribution longitudinale de la richesse spécifique des principaux groupes de Mollusques dulcicoles.

Les Mollusques, en comblant l'important déficit d'espèces laissé au niveau du Potamon par les Plécoptères, Trichoptères, Ephéméroptères, (tableau IV), dont les *preferendum* globaux appartiennent au rithron, vont contribuer à l'élargissement de la gamme des groupements « socioécologiques » proposés par Verneaux (1976 b), permettant la détermination de l'appartenance typologique d'une station à partir de son peuplement, et la définition à des dimensions restreintes (mosaïques d'habitats et de biocénoses) d'associations et de sous-associations d'espèces.

TABLEAU IV. — Nombre d'espèces recensées par niveau typologique.

Niveaux typologiques		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Nombre d'espèces	Plécoptères - Trichoptères	83	115	131	151	151	130	115	95	68
	Ephéméroptères - Poissons									
	<i>id.</i> + Mollusques	91	123	140	165	174	160	153	137	109

A l'exception des sources dont le peuplement malacologique comprend des espèces à répartition géographique limitée (cas des régions karstiques), la plus grande partie des Gastéropodes et Lamellibranches dulcicoles est largement distribuée dans tout le secteur prospecté et dans toute la France (Germain 1931 ; Kuiper 1966 et données personnelles sur le bassin de la Dordogne, de la Somme, de la Seine, de la Saône, de la Loire et du Gapeau : Var) si l'on considère le nombre d'espèces communes aux cours d'eau étudiés comparés deux à deux (Tableau V).

TABLEAU V. — Nombre d'espèces communes des cours d'eau étudiés comparés deux à deux.

Doubs	Aube	Ognon	Drugeon	Clauge	Cusançin	Dessoubre	Doulonnes	Bief Rouge	
49	39	41	19	22	9	10	8	4	Doubs
	42	33	19	22	9	10	8	4	Aube
		41	17	20	9	10	8	4	Ognon
			23	13	8	8	6	4	Drugeon
				23	8	9	8	3	Clauge
					12	9	7	4	Cusançin
						10	8	4	Dessoubre
							8	3	Doulonnes
								4	Bief Rouge

Capables d'intégrer des situations écologiques fort diverses, ce qui constitue une expression de leur degré d'euryécie générale déjà souligné par Hubendick (1958) pour les Gastéropodes et par Wolff (1968) pour les Unionidae, les Mollusques se situent entre les Ephéméroptères et les Poissons en ce qui concerne cette faculté d'adaptation.

En outre, le faible nombre d'espèces recensées en France, comparé à d'autres groupes d'Invertébrés (Trichoptères, Coléoptères...) et la

vaste répartition de la plupart d'entre elles permettra sans doute d'aboutir à une généralisation rapide du modèle proposé après l'inventaire d'autres bassins et de cours d'eau côtiers.

CONCLUSIONS

L'application de l'analyse factorielle des correspondances aux données recueillies dans 9 cours d'eau morphologiquement très différents, a permis d'obtenir une hiérarchisation écologique des espèces s'organisant en un « *continuum a nota* ». Après confrontation aux données typologiques stationnelles, il a été possible de rapporter les 11 groupements aux 10 niveaux proposés par Verneaux (1973).

La structure typologique définie permet d'avoir une vision globale et synthétique de la distribution théorique des espèces de Mollusques le long d'un écosystème d'eau courante ; elle constitue le cadre général dans lequel s'inscrit l'écologie de ce groupe, indispensable à l'interprétation écologique de peuplements de Mollusques d'une station ou d'un écosystème d'eau courante dans lequel ils peuvent être replacés.

Le caractère lénitophile et potamobionte de la plupart des espèces constitue, comme en témoigne l'évolution longitudinale de la richesse spécifique des Mollusques, l'une des originalités de ce groupe faunistique. Dans le cadre, plus général, des recherches synécologiques visant notamment à l'établissement d'une biotypologie intégrant l'ensemble des organismes aquatiques, les Mollusques vont contribuer à l'élargissement de la gamme des groupements « socio-écologiques » proposés par Verneaux (1976 b). C'est à partir de celle-ci que pourra être élaboré un système de référence permettant aux services d'application de disposer d'un outil de travail répondant aux besoins actuels : critères et objectifs de qualité, études d'impact et d'aménagements...

REMERCIEMENTS

Je remercie M. J. G. J. Kuiper qui a bien voulu vérifier toutes mes déterminations de Pisidies et MM. les Professeurs J. Verneaux et M. Lamotte pour les conseils qu'ils m'ont prodigués lors de l'élaboration de ce travail.

TRAVAUX CITÉS

- ADAM (W.). 1942. — Sur la répartition et la biologie de *Hydrobia jenkinsi* Smith en Belgique. *Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 18 : 1-18.
- BOYCOTT (A. E.). 1936. — The habitats of the freshwater Mollusca in Britain. *J. Anim. Ecol.*, 5 : 116-186.
- CALAS (P.). 1954. — Précisions sur l'extension en France du genre *Gundlachia* Pfeiffer. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon.*, 23 : 193-194.
- CORDIER (B.). 1965. — *L'analyse factorielle des correspondances*. Thèse 3^e cycle Univ. Rennes, 66 p.
- DUVIGNEAUD (P.). 1946. — La variabilité des associations végétales. *Bull. Soc. Rev. Bot. Belg.*, 58 : 107-134.
- FAVRE (J.). 1927. — Les Mollusques post-glaciaires et actuels du bassin de Genève. *Mém. soc. Phys. et Hist. natur. Genève*, 40 (3) : 171-434.
- GERMAIN (L.). 1931. — *Mollusques terrestres et fluviatiles*. In Faune de France. 21-22 Lechevalier éd., Paris, 897 p.
- GEYER (D.). 1911. — Die Molluskenfauna des Neckars. *Jh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg*, 354-371.
- GUINOCHET (M.). 1973. — *Phytosociologie*. Collection d'Ecologie. I. Masson éd., Paris, 227 p.
- HEYWOOD (J.) et EDWARDS (R. Q.). 1962. — Some aspects of the ecology of *Potamopyrgus jenkinsi* Smith. *J. Anim. Ecol.*, 31 (2) : 239-250.
- HUBENDICK (B.). 1958. — Factors conditioning the habitat of freshwater snails. *Bull. Org. Mond. Santé*, 18 : 1072-1080.
- HUET (M.). 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles dans les eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 (3-4) : 332-351.
- ILLIES (J.) et BOTOSANEANU (L.). 1963. — Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. internat. Verein. Limnol.*, 12 : 1-57.
- KUIPER (J. G. J.). 1966. — La distribution des espèces vivantes du genre *Pisidium* C.P.F. en France. *J. Conchyol.*, 105 (4) : 181-215.
- KUIPER (J. G. J.) et WOLFF (W. J.). 1970. — The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. III. The genus *Pisidium*. *Basteria*, 34 : 142.
- MASONIE (J. P.), MATHIEU (D.) et WIEBER (J. C.). 1971. — Application de l'analyse factorielle à l'étude des paysages. *Cah. Géogr. Besançon*, 4 (9) : 1-51.
- MEIER-BROOK (Von C.). 1970. — Untersuchungen zur Biologie einiger *Pisidium* Arten (Mollusca, Eulamellibranchiata, Sphaeriidae). *Arch. Hydrobiol.*, suppl., 38 (1-2) : 73-150.
- MOUTHON (J.). 1979. — Structure malacologique de la rivière Aube. *Annls Limnol.*, 15 (3) : 299-315.
- MOUTHON (J.). 1980. — *Contribution à l'écologie des Mollusques des eaux courantes — Esquisse biotypologique et données écologiques*. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI, 169 p.
- ODUM (E.). 1976. — *Ecologie*. Traduction deuxième édition. R. Bergeron. HRW Ltée (éd.), Montréal, 254 p.
- SACCHI (C. F.) et TESTARD (P.). 1971. — *Ecologie animale — Organismes et milieu*. Doin éd., Paris : 480 p.
- VERNEAUX (J.). 1973. — *Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura) — Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs — Essai de biotypologie*. Thèse Doct. ès Sci. Nat. Sci. Univ. Besançon, 257 p.
- VERNEAUX (J.). 1976 a. — Biotypologie de l'écosystème « eau courante ». La structure biotypologique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 283 : 1663-1666.

- VERNEAUX (J.). 1976 b. — Biotypologie de l'écosystème « eau courante ». Les groupements socio-écologiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 283 : 1791-1793.
- VERNEAUX (J.). 1977 a. — Biotypologie de l'écosystème « eau courante ». Déterminisme approché de la structure biotypologique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 284 : 77-79.
- VERNEAUX (J.). 1977 b. — Biotypologie de l'écosystème « eau courante ». Détermination approchée de l'appartenance typologique d'un peuplement ichtyologique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 284 : 675-678.
- VERNEAUX (J.). 1980. — *Fondements biologiques et écologiques de l'étude de la qualité des eaux continentales — Principales méthodes biologiques* in : Pesson. *La pollution des eaux continentales. Incidence sur les biocénoses aquatiques*. Gauthier-Villars éd. : 289-345.
- WALTER (J. E.) et KUIPER (J. G. J.). 1978. — Über Verbreitung und Ökologie von Sphaeriiden im Zurichsee (Mollusca : Eulamellibranchiata). *Schweiz. Z. Hydrol.*, 40 (1) : 60-86.
- WOLFF (W. F.). 1968. — The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. I. The Unionidae. *Basteria*, 32 : 13-47.
- ZHADIN (V. J.). 1931-1935. — Über die ökologische und geographische Verbreitung des Süßwassermollusken in der U. d. S.S.R. *Zoogeographica*, 2 : 295-554.
-