



Rapport d'avancement du projet QuaggAttract

*La Chimie verte comme moyen de lutte
contre la moule quagga (*Dreissena bugensis*)*



Octobre 2025

Victor Frossard (MCF CARTEL, hydrobiologiste), Alexandre Levallois (Post doctorant CARTEL, biologiste), Stéphan Jacquet (DR INRAE, hydrobiologiste), Geneviève Chiapusio (Prof CARTEL, écologie-chimique), Nathalie Cottin (IE USMB), Micheline Draye (Prof EDYTEM, chimiste organique) Grégory Chatel (MCF EDYTEM, chimiste)

Le présent document constitue un rapport d'avancement du projet QuaggAttract, initié en juillet 2024 et se poursuivant jusqu'en décembre 2026. Ce rapport vise à présenter les avancées obtenues depuis le lancement du projet, les résultats intermédiaires ainsi que les perspectives expérimentales prévues jusqu'à la fin de l'année 2026.

Table des matières

1. Contexte.....	1
1. Objectifs	2
2. Écologie chimique	3
3. Dynamique de reproduction	5
4.1. Maintenance des moules	5
4.2. Induction de la reproduction	6
4.3. Fécondation et premiers stades embryonnaires.....	7
4.4. Perspectives	8
5. Prototypes en Lac	9
5.1. Cordes pélagiques	10
5.2. Structure benthique.....	10
5.3. Dispositifs imprégnés de molécules attractives	11
6. Suivi histologique de la reproduction	13
6.1. Résultats préliminaires.....	17
7. Modélisation de la reproduction	18
8. Conclusion générale et perspectives	19
9. Planning prévisionnel 2025 → 2026	20
Bibliographie	21

1. Contexte

La moule quagga (*Dreissena bugensis*) est un bivalve d'eau douce appartenant à la famille des Dreissenidae, originaire du bassin ponto-caspien, une région comprise entre la mer Noire et la mer Caspienne (Karatayev and Burlakova, 2022). Longtemps confinée à cette zone, son aire de répartition s'est rapidement étendue à partir des années 1990, notamment vers les grands lacs européens et nord-américains, probablement par le biais du transport fluviaux et maritimes (Karatayev and Burlakova, 2025). En Europe, la mise en service en 1992 du canal Rhin-Danube (171 km) a constitué un corridor majeur pour la dispersion d'espèces aquatiques en provenance d'Europe de l'Est. La moule quagga a été détectée successivement dans la Moselle (2011), le Léman (2015) puis le lac du Bourget (2019). Les études menées en Amérique du Nord ont mis en évidence un remplacement progressif des populations de moules zébrées par les quagga dans les lacs profonds, comme le lac Michigan ou le lac Érié (Karatayev et al., 2021). En moins d'une décennie, *D. bugensis* est devenue dominante, occupant les zones profondes (> 40 m) auparavant inaccessibles à la moule zébrée. Des observations similaires ont été faites dans les lacs alpins européens, notamment au lac de Constance (2016–2019) et, plus récemment, au lac Léman où la moule quagga a supplanté presque totalement la zébrée (Haltiner et al., 2022) Des modèles récents suggèrent que la biomasse de moules quagga pourrait être multipliée par 9 à 20 dans les 30 prochaines années dans plusieurs lacs européens (Kraemer et al., 2023).

Le cycle de vie de la moule quagga se divise en un stade larvaire pélagique, où les larves vivent en suspension dans la colonne d'eau et assurent la dispersion ; ainsi qu'un stade adulte benthique, où les individus vivent fixés sur des substrats variés (Figure 1). Les Dreissenidae sont gonochoriques : chaque individu est soit mâle, soit femelle. Lorsque les conditions environnementales sont favorables (température et nourriture), les adultes émettent leurs gamètes directement dans l'eau. La fécondation externe conduit à la formation d'embryons qui se développent successivement en larve trochophore, puis en larve véligère, reconnaissable à sa forme en « D » due à la formation de la coquille. Le stade final, dit pédivéligère, marque l'apparition du pied, organe clé de la fixation et la larve devient alors compétente pour la métamorphose en juvénile (ou naissain). Ce passage est critique puisque 90 à 95 % des larves ne survivent pas à cette étape. Une fois fixée, la jeune moule se nourrit activement par filtration, grandit et atteint la maturité sexuelle au bout d'environ un an. Les adultes peuvent vivre jusqu'à quatre ans et forment des colonies denses, bouclant ainsi le cycle de vie.

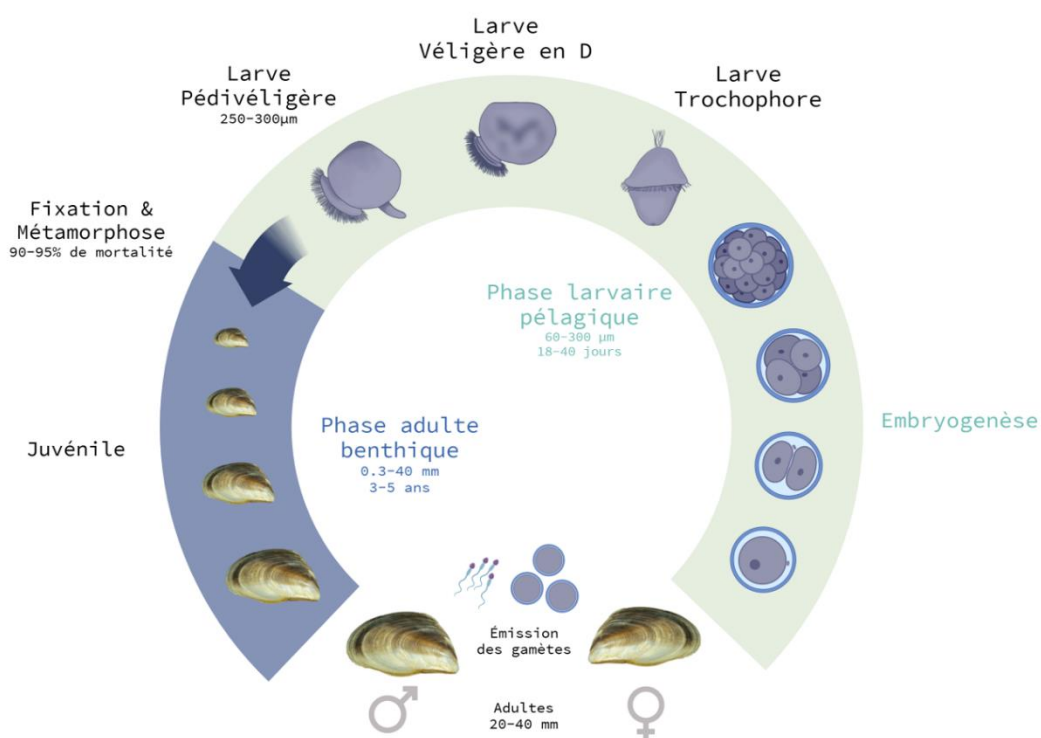


Figure 1 : Cycle de vie de la moule quagga

La moule quagga est responsable d'un encrassement biologique massif (biofouling) sur les structures artificielles : coques de bateaux, filets de pêche, prises d'eau des stations de pompage et d'épuration. Ce phénomène provoque des détériorations mécaniques, une perte d'efficacité hydraulique et des coûts de maintenance considérables. Un exemple frappant est celui d'une station du Léman ayant dû procéder à un nettoyage complet de ses conduites à l'aide d'un obus hydrodynamique, pour un coût total avoisinant les 200 000 francs. Aux États-Unis, les coûts économiques liés aux Dreissenidae sont estimés entre 161 et 467 millions de dollars par an (Connelly et al., 2007). Au lac du Bourget, la station de pompage de Mémard a aussi été fortement impactée en 2022, conduisant à une interruption temporaire du pompage dans le lac et à la mise en place d'une préchloration douce validée par l'ARS afin d'éliminer les larves qui entraînent dans les conduits.

Par leur activité filtrante, les moules quagga réduisent drastiquement la biomasse planctonique, entraînant une baisse de la productivité pélagique et une restructuration des réseaux trophiques (Bastviken et al., 1998). Le phosphore, principal nutriment limitant dans les écosystèmes aquatiques, est séquestré par les moules entraînant une concentration de l'énergie sur les fonds des lacs et favorisant ainsi les espèces benthiques au détriment du plancton et des poissons pélagiques (benthification). La transparence accrue de l'eau, due à la baisse du plancton, favorise par ailleurs la croissance des macrophytes, qui offrent de nouveaux supports de fixation aux moules juvéniles. La moule quagga entre également en compétition directe avec les bivalves autochtones (Unionidae), dont elle gêne la respiration et la locomotion. Enfin, la respiration collective des populations de moules quagga et la décomposition de la matière organique peuvent entraîner une désoxygénation des couches profondes, aggravant les déséquilibres écosystémiques.

1. Objectifs

Des recherches récentes ont montré que certains Dreissenidae, comme *Mytilopsis sallei*, produisent des phéromones d'attraction sous forme d'un mélange de trois molécules (adénosine, inosine et hypoxanthine), qui stimulent la fixation et la métamorphose des larves planctoniques (He et al., 2019). Ce phénomène, potentiellement présent chez *D. bugensis*, ouvre des perspectives inédites de gestion.

C'est dans ce contexte qu'a été lancé le projet QuaggAttract avec le soutien financier de la Fondation USMB, du CISALB et du SILA. Ce projet mobilise une équipe pluridisciplinaire de chercheurs de l'Université Savoie Mont Blanc (CARRTEL et EDYTEM) travaillant à l'interface entre écologie chimique, chimie organique et écologie aquatique.

Les objectifs du projet :

- Identifier les molécules capables d'attirer les larves chez la moule quagga.
- Réaliser des tests d'attraction larvaire en laboratoire pour valider les mélanges de molécules et développer des formulations chimiques optimisant l'attraction et/ou la répulsion des larves.
- Développer des prototypes pour un déploiement sur le terrain et vérifier leur efficacité puis à terme essayer de limiter la colonisation de la moule quagga dans des zones cibles, notamment les prises d'eau où il y a beaucoup de problématiques d'encrassement.

Jusqu'à présent, 17 000 moules ont été prélevées lors de 12 sorties en bateau, 30 sorties littorales et 4 plongées profondes réalisées dans le lac du Bourget. Les expérimentations menées dans le cadre du projet QuaggAttract s'articulent autour de 3 pôles : l'écologie chimique, la dynamique de reproduction et les prototypes en lac (Figure 3).

Projet QuaggAttract

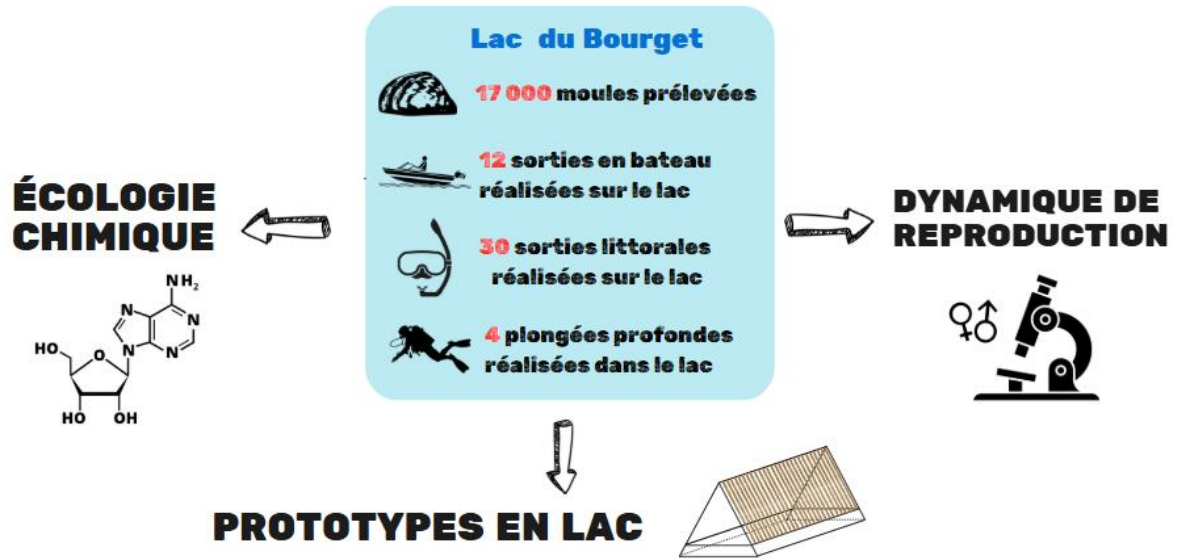


Figure 2 : Structure des expérimentations menées dans le cadre du projet QuaggAttract.

2. Écologie chimique

Chaque mois, des moules quagga ont été récoltées dans le lac du Bourget, en zone littorale (2 m-5 m de profondeur). Au laboratoire, les individus ont été triés et sélectionnés en fonction de leur taille afin de garantir un volume d'eau inter-valvaire suffisant pour l'analyse. Le protocole a été adapté d'après *He et al. (2019)*. L'eau inter-valvaire est prélevée à partir d'une micropipette, transféré immédiatement dans un tube sur glace puis stocké à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Les échantillons ont été décongelés sur glace, puis centrifugés (12 000 rpm, $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, 20 min). Le surnageant obtenu a été lyophilisé puis repris dans 1 mL de tampon phosphate pour concentrer les molécules d'intérêt.

Un total de 310 analyses HPLC (chromatographie liquide haute performance) a été réalisé pour quantifier les composés candidats à l'attraction chimique présents dans l'eau inter-valvaire. Les mesures ont porté plus particulièrement sur les trois purines identifiées par *He et al. (2019)* : adénosine, inosine et hypoxanthine (ainsi que l'adénine qui est un produit de dégradation de l'adénosine). Les profils chromatographiques obtenus montrent que l'eau inter-valvaire de *D. bugensis* est particulièrement riche en inosine et en hypoxanthine, tandis que les concentrations en adénosine demeurent faibles (Figure 4). Cette composition diffère sensiblement de celle observée chez *M. sallei*, suggérant une spécificité du signal chimique propre à la moule quagga (Figure 5).

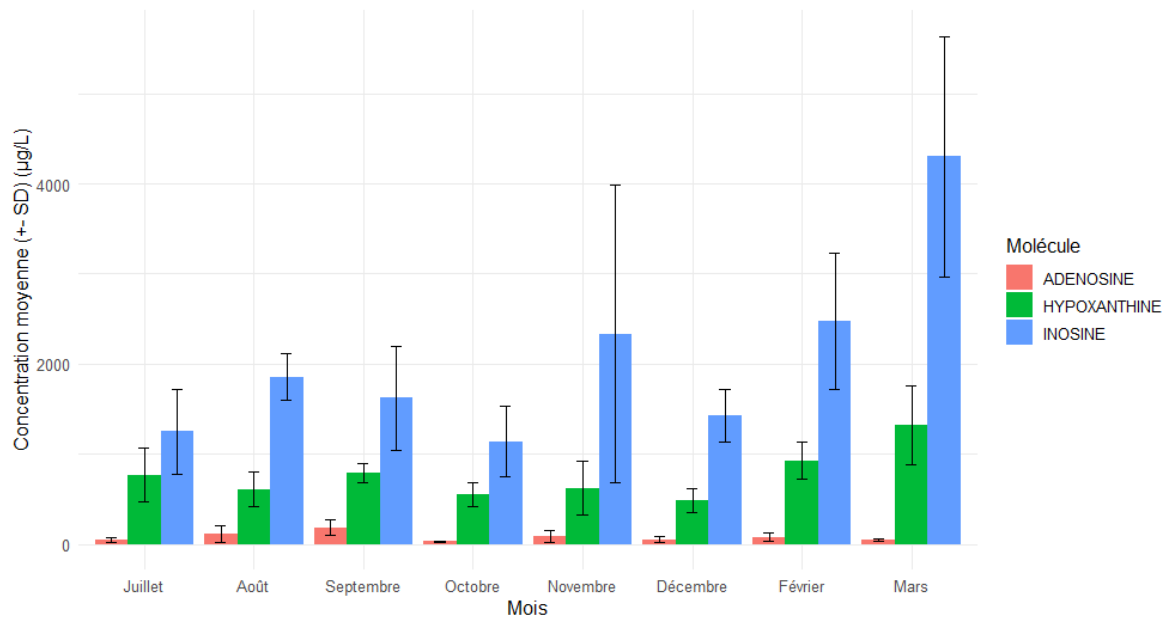


Figure 3 : Suivi littoral mensuel de la concentration en purines d'intérêts dans l'eau intervalvaire de la moule quagga échantillonnée dans le lac du Bourget.

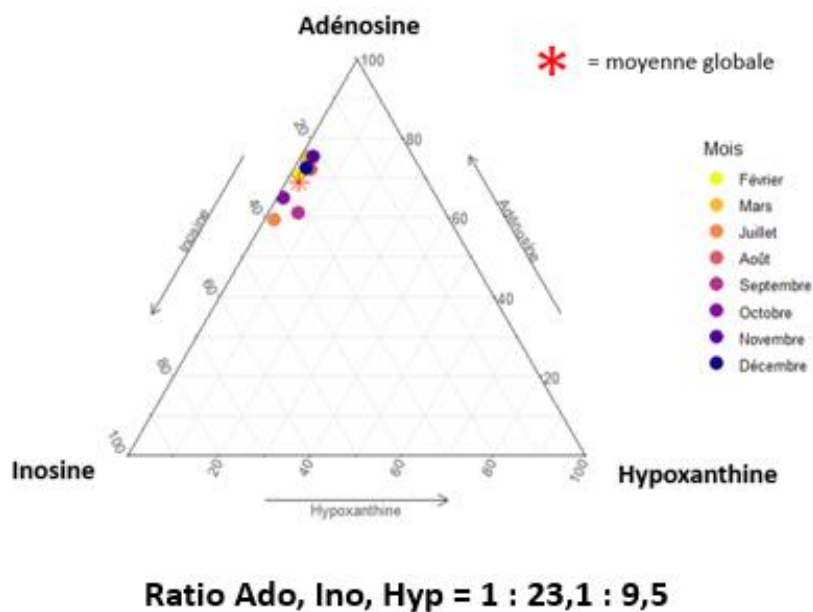


Figure 4 : Profils ternaire des proportions relatives d'adénosine, d'inosine, et d'hypoxanthine par mois chez les moules quagga de la zone littorale du lac du Bourget

Les prochaines étapes du projet visent à tester expérimentalement l'effet de ces molécules sur la métamorphose et la fixation des larves compétentes. Deux objectifs prioritaires ont été définis :

- Évaluer l'induction de la métamorphose et du comportement de fixation larvaire en réponse à différents ratios de purines (inosine, hypoxanthine, adénosine).
- Identifier d'éventuels effets inhibiteurs sur la fixation en fonction des concentrations.

Ces essais permettront d'identifier la composition chimique du signal de recrutement larvaire chez la moule quagga, et d'envisager le développement d'outils de gestion basés sur la chimie verte, en perturbant ou détournant ces signaux naturels pour limiter la colonisation des infrastructures aquatiques.

3. Dynamique de reproduction

L'un des verrous majeurs du projet QuaggAttract concerne la production contrôlée de larves de moule quagga afin de disposer de larves compétentes pour la métamorphose (stade pédivéligère) et d'évaluer leur réponse aux signaux d'attraction chimique identifiés. Paradoxalement, bien que les Dreissenidae soient connus pour leur fort potentiel reproducteur dans le milieu naturel, les tentatives de maîtrise de la reproduction en laboratoire ont rarement abouti. Plusieurs études ont rapporté des échecs partiels ou totaux à maintenir les larves au-delà de quelques jours après l'éclosion, et les réussites allant jusqu'à stade larvaire avancé restent exceptionnelles (He et al., 2016; Nichols and Black, 1994; Stoeckel et al., 2004; Vanderploeg et al., 1996; Wright et al., 1996). Nos échanges avec d'autres équipes de recherche (Alain Geffard, Univ. Reims / Alexandra Weber, EAWAG Suisse) confirment les difficultés liées à la reproduction de *D. bugensis*.

Entre mai et juillet 2024 puis entre mai et juillet 2025, un ensemble de différents protocoles expérimentaux visant à induire la reproduction et permettre l'élevage des larves dans des conditions contrôlées ont été testés (>50 procédures différentes) mais n'ont pas permis d'obtenir des larves susceptibles d'être utilisées pour les tests d'attraction chimique. Ces tests sont détaillés ci-dessous.

4.1. Maintenance des moules

Les géniteurs (moules adultes) sont prélevés en zone littorale dans le lac du Bourget entre 2 et 5 mètres de profondeur. Au laboratoire, les individus sont triés et sélectionnés : seules les moules de taille supérieure à 15 mm sont conservées. Un nettoyage léger à la brosse permet d'éliminer les organismes épiphytes.

Les géniteurs sont maintenus dans des aquariums de 40 L à 80 L, aérés par pompe à air, remplis d'eau du lac filtrée (10–20 µm) et maintenue à température contrôlée dans une pièce thermorégulée (Figure 6). Chaque aquarium abrite entre 100 et 200 individus fixés sur des tuiles en céramique arrondies afin de limiter le stress lié à la formation du byssus. L'eau était renouvelée une fois par semaine (ou deux fois en cas de pic de nitrate) et les tuiles nettoyées soigneusement à chaque manipulation.

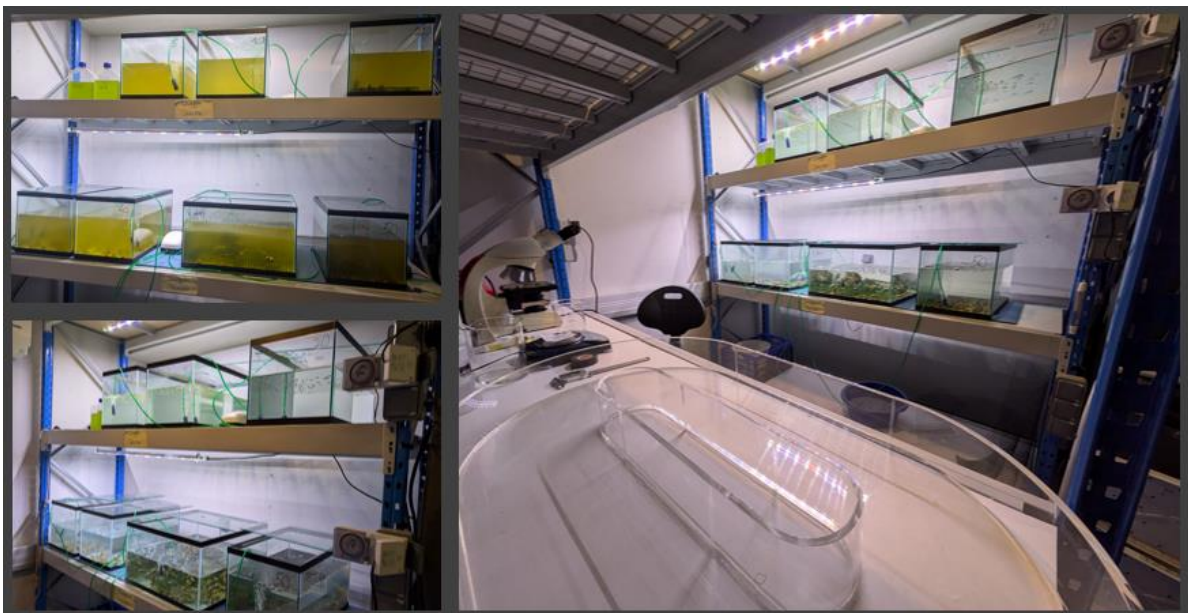


Figure 5 : Pièce d'élevage opérationnelle.

Les moules sont nourries quotidiennement, idéalement deux fois par jour, selon un régime combinant trois sources :

- Spiruline en poudre (2,5–5 mg·L⁻¹·jour⁻¹).
- Culture de *Chlorella sp* (milieu LC).
- Solution algale commerciale Planktovie – Shellfish Diet 1800, diluée au dixième.

Cette alimentation mixte, alternée et ajustée visuellement (transparence de l'eau, sédimentation), visait à reproduire les conditions trophiques naturelles.

4.2. Induction de la reproduction

Plusieurs stratégies classiques de stimulation ont été évaluées :

- Chocs thermiques (alternance chaud/froid) (Schwaebe, 2012).
- Chocs hydriques (stress par dessiccation) (He et al., 2016).
- Stimulation chimique par extraits de gonades ou KCl (He et al., 2016; Resgalla, 2016).

Aucune de ces méthodes n'a permis d'induire efficacement la ponte.

Une méthode alternative a été retenue : la stimulation à la sérotonine (5-hydroxytryptamine), neurotransmetteur connu pour déclencher le frai chez de nombreux bivalves (Boegehold et al., 2018; Nichols and Black, 1994; Ram et al., 1993). La sérotonine agit à la fois sur la maturation des ovocytes et l'activation de la motilité des spermatozoïdes. Chez *D. bugensis*, plus de 90 % des individus matures réagissent positivement à ce traitement (Miller et al., 1994; Stoeckmann, 2003).

La forme chimique que nous avons utilisée est la *Serotonin creatinine sulfate monohydrate* (Sigma-Aldrich H7752). Les essais réalisés en 2024 ont montré qu'une concentration comprise entre 5×10⁻⁴ et 1×10⁻³ mol.L⁻¹ permet de déclencher efficacement la libération des gamètes. L'émission des spermatozoïdes débute généralement après 15 à 45 minutes et celle des ovocytes entre 1 et 4 heures (Figure 7).

Deux variantes de protocole ont été développées :

- A. Piluliers individuels (10 mL) : contrôle précis de la qualité des gamètes au microscope.
- B. Chambre de ponte collective (3 L) : plus proche des conditions naturelles, adaptée à la production de larves en plus grand volume.

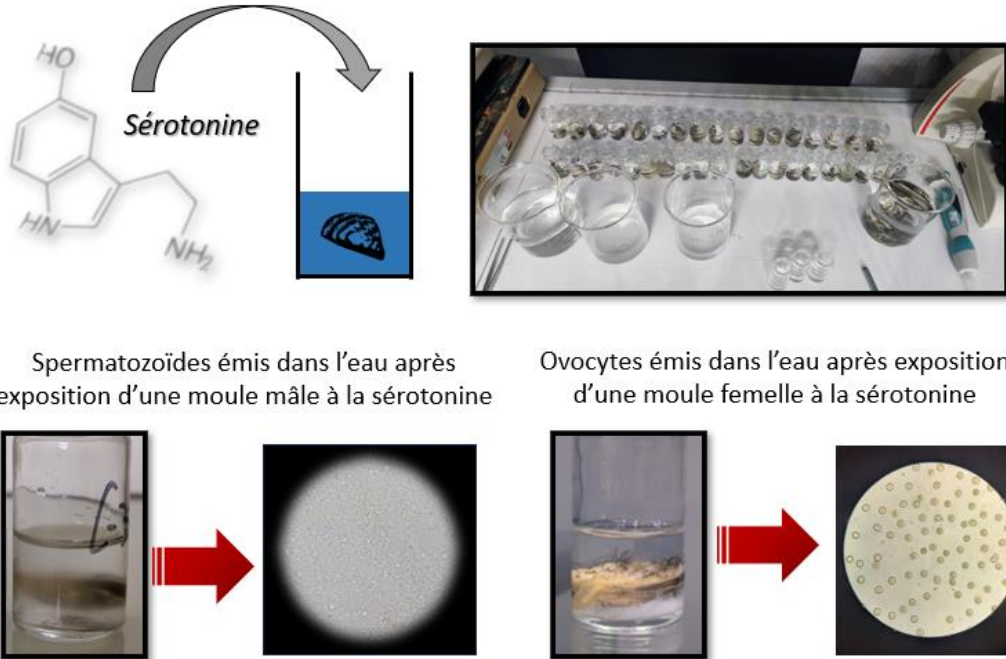


Figure 6 : Stimulation du frai chez la moule quagga à l'aide de la sérotonine.

4.3. Fécondation et premiers stades embryonnaires

La fécondation contrôlée s'effectue en ajoutant environ 10 000 ovocytes et 500 μ L de spermatozoïdes pour 25 mL d'eau filtrée. La dilution est ajustée pour limiter la polyspermie (<100 spermatozoïdes par ovocyte). Les béchers sont placés sur une table d'agitation avec un bulleur afin d'éviter les zones sans brassage. Les stades du développement embryonnaire observés sont les suivants : formation du globule polaire (2h), stade 4 cellules (4h), blastula (12 h), gastrula (24h). Des observations au microscope ont confirmé la réussite des fécondations dans certains essais, mais les taux de succès demeurent faibles (Figure 8).

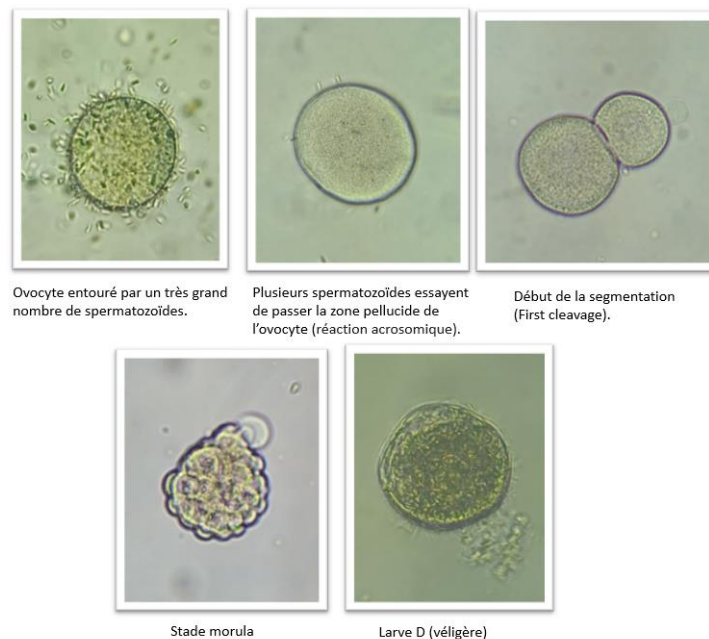


Figure 7 : Stades de développement observés chez la moule quagga en microscopie optique.

Des ajustements (Figure 9) ont finalement été réalisés par :

- Optimisation de la prophylaxie : utilisation d'antibiotiques (Chloramphénicol à 5-6 mg/L ou mélange Pénicilline-streptomycine à 0,25 mL.L⁻¹) et bains ponctuels d'hypochlorite de sodium à 0,03 % pour contrôler les infestations de bactériennes, rotifères et protozoaires (Wright et al., 1996).
- Amélioration du système de filtration (5 µm puis 1 µm)
- Mise en place d'un traitement UV (inspiré des pratiques d'écloserie conchylicole du Tinduff et de la station expérimentale de l'Ifremer d'Argenton).
- Utilisation de bioréacteurs coniques afin d'éviter les zones mortes et d'assurer une circulation homogène. Variation des densités testées entre 0,3 à 3 larves.mL⁻¹ (Stoeckel et al., 2004; Wright et al., 1996)



Figure 8 : Améliorations du protocole après visite des écloseries de bivalves en Bretagne : optimisation du système de filtration de l'eau du lac et contenant pour l'élevage des larves de type batch (fond conique) avec un bullage par le bas afin qui permet d'éviter les zones sans brassage.

4.4. Perspectives

Malgré la maîtrise du frai et l'observation régulière de fécondations, les larves n'ont jamais dépassé le stade véligère D. Les taux de fécondation sont restés faibles, et la mortalité larvaire était très importante entre les embryons le stade trochophore. Les rares larves véligères obtenues présentaient des troubles de développement (hypertrophie du manteau et anomalies coquilles) ainsi que des comportements natatoires anormales. Aucune larve pédivéligère viable n'a pu être obtenue à ce jour. Ces échecs confirment la sensibilité extrême des Dreissenidae aux conditions expérimentales de laboratoire, notamment en matière de qualité d'eau, de densité larvaire, de stress bactérien et d'alimentation. Actuellement, il existe une difficulté majeure à maîtriser la reproduction de cette espèce qui se déroule massivement et efficacement dans le milieu naturel.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces mortalités précoces :

- Un déséquilibre du mélange d'algues nutritives, ne répondant pas aux besoins trophiques spécifiques des larves de *D. bugensis*.
- Des paramètres abiotiques (température, oxygène dissous, pH, salinité, turbulence) non optimaux pour la croissance et la métamorphose.
- Des facteurs microbiologiques liés à la qualité de l'eau et à la charge bactérienne, difficiles à maîtriser en conditions confinées.

Face à ces difficultés, plusieurs options expérimentales sont envisagées pour poursuivre les travaux sur l'attraction chimique des larves :

1. Poursuivre l'affinement du protocole d'élevage en laboratoire, en testant différentes combinaisons d'algues, de régimes alimentaires et de conditions abiotiques. Cependant, cette approche reste techniquement complexe et chronophage.

2. Prélever directement des larves en milieu naturel, à l'aide d'un filet à plancton afin de disposer d'organismes compétents pour la métamorphose. Cela permettra d'effectuer les tests d'attraction chimique en laboratoire mais l'obtention des larves sur le terrain et leur manipulation reste aléatoire.
3. Tester l'attraction larvaire directement *in situ*, en immergeant des structures expérimentales imprégnées de molécules candidates dans le lac. Cette approche permet de contourner les limites du maintien larvaire en laboratoire, tout en validant la pertinence écologique des signaux chimiques identifiés. Elle constitue également une transition naturelle vers la phase suivante du projet, consacrée à la conception et à l'expérimentation des prototypes en lac. C'est cette voie qui est actuellement poursuivie.

5. Prototypes en Lac

Pour l'élaboration de prototypes, nous avons cherché à répondre à deux questions principales :

- ✓ Quelles structures sont susceptibles d'être imprégnées avec nos molécules candidates afin de tester l'attraction larvaire *in situ* ?
- ✓ Est-il possible de concevoir une barrière mécanique (sans imprégnation chimique) faisant office de piège à moules à proximité d'éléments à protéger ?

Afin d'explorer ces pistes, trois types de prototypes ont été conçus et testés dans le lac du Bourget entre juin et juillet 2025. Nous avons privilégié l'utilisation de cordes en fibre de coco, classiquement employées en mytiliculture, car leur texture favorise la fixation des moules *via* la production de byssus (Figure 10).

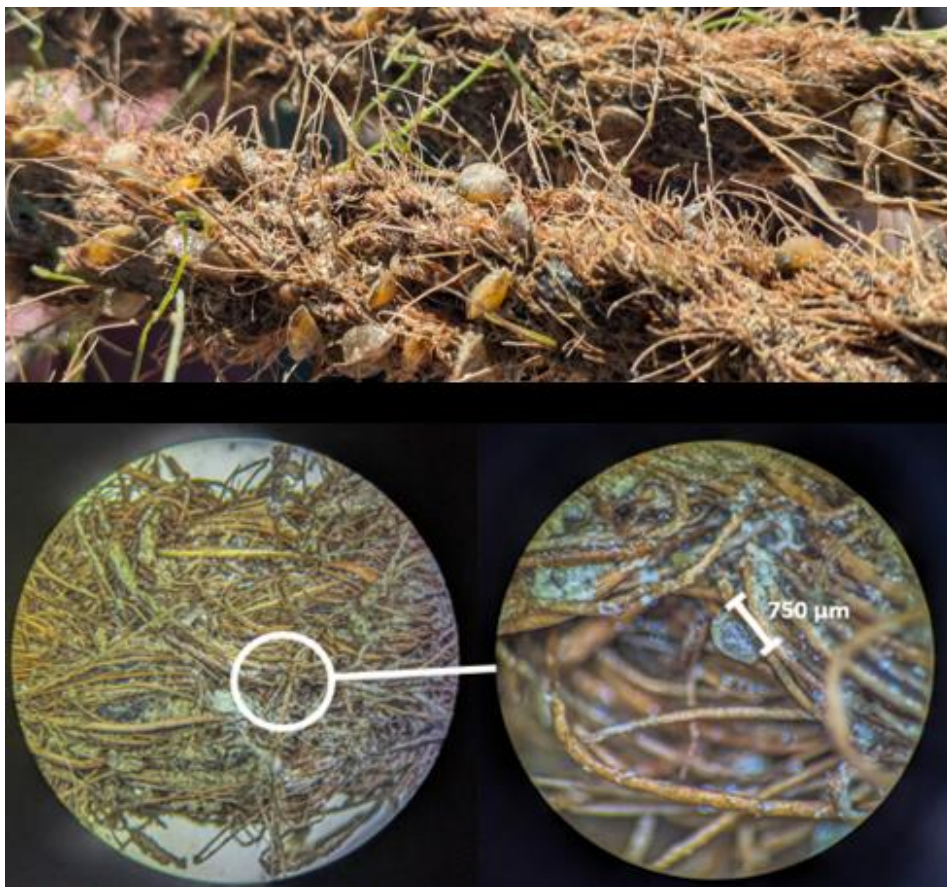


Figure 10 : Jeunes moules quagga fixées sur une corde en fibre de coco immergées dans la zone littorale du lac du Bourget.

5.1. Cordes pélagiques

Des cordes en fibres de coco de 30 m de long ont été installées pendant 1 mois dans la partie ouest du lac du Bourget. L'objectif était d'étudier l'influence de la profondeur sur la dynamique de recrutement larvaire, notamment la différence entre zone chaude au-dessus de la thermocline, zone de transition (autour de la thermocline) et zone froide (sous la thermocline). Cette investigation doit permettre d'identifier si des profondeurs préférentielles de colonisation existent, ce qui permettrait d'orienter les futures mises en place de prototypes.

Le comptage des moules a été effectué sur 5 segments de 10 cm pour chaque zone de 5 mètres. Une fois les cordes sèches, toutes les moules d'un segment ont été décrochées, prises en photos puis comptés et mesurés avec le logiciel Image J.

Les observations montrent une forte densité de fixation dans la zone 0–5 m, qui décroît progressivement avec la profondeur (Figure 11). Une seconde zone de colonisation notable a été observée entre 25 et 30 m, probablement liée à la proximité du fond et à la nature du substrat, favorable à l'installation des moules.

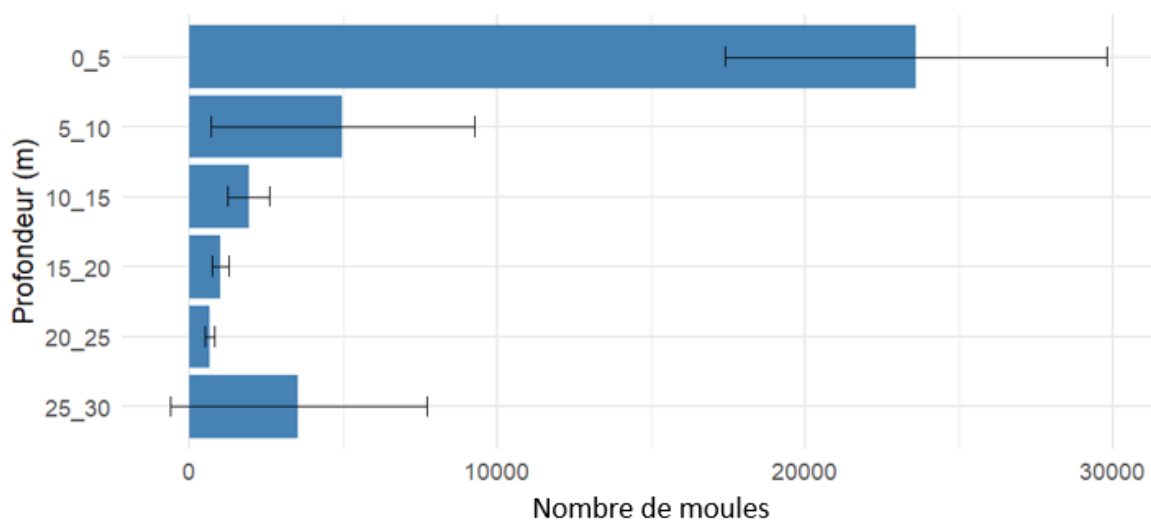


Figure 11 : Abondance de moules quagga fixées selon la profondeur

5.2. Structure benthique

Une structure en PVC a été construite puis immergée à 6 m de profondeur entre le 17 juin et le 23 juillet 2025, équipée de 20 cordes en fibres de coco de 2 m chacune. Cette configuration visait à quantifier la biomasse totale accumulée sur la structure à la fin de l'expérience (Figure 12).

Les cordes ont été fortement colonisées, en moyenne chaque corde était colonisée par 1020 ± 327 jeunes moules quagga, cela fait un total de 20 400 moules pour l'ensemble de la structure sur une période d'un mois. Ces résultats confirment l'attractivité et le potentiel d'utilisation d'un tel support expérimental.



Figure 12 : Structure benthique installée dans le lac du Bourget

5.3. Dispositifs imprégnés de molécules attractives

Un autre expérimentation visait à évaluer la réponse de *Dreissena bugensis* à l'imprégnation de supports avec des purines identifiées comme ayant un rôle d'attraction chimique chez les larves de *M. sallei* (He et al., 2019), et qui ont également été quantifiés chez la moule quagga dans le cadre le projet.

L'expérimentation a été planifiée en juillet 2025, période de forte densité larvaire dans le lac du Bourget et deux objectifs spécifiques ont été poursuivis :

- (1) Quantification des taux d'adsorption et de relargage des purines en conditions contrôlées (résultats en cours d'analyse).
- (2) Évaluation *in situ* de l'effet attractif par comparaison entre supports imprégnés et supports témoins.

Deux types de supports ont été testés (Figure 13) :

- PVC : tube découpé en cylindre et percé, dont les extrémités sont recouvertes d'une maille fine. À l'intérieur, un sachet contient de l'hydrogel de polyacrylate de potassium préalablement imprégné de purines. L'hydrogel de polyacrylate de potassium est une matrice poreuse permettant la diffusion passive des petites molécules (Ado, Ino, Hyp). Les molécules ne sont pas chimiquement liées au polymère, leur relargage dépend donc du gradient de concentration entre le gel et l'eau environnante.
- CORDE : cylindre en grillage autour duquel est enroulée une corde en fibre de coco imprégnée de purines, complétée par un sachet interne contenant l'hydrogel.

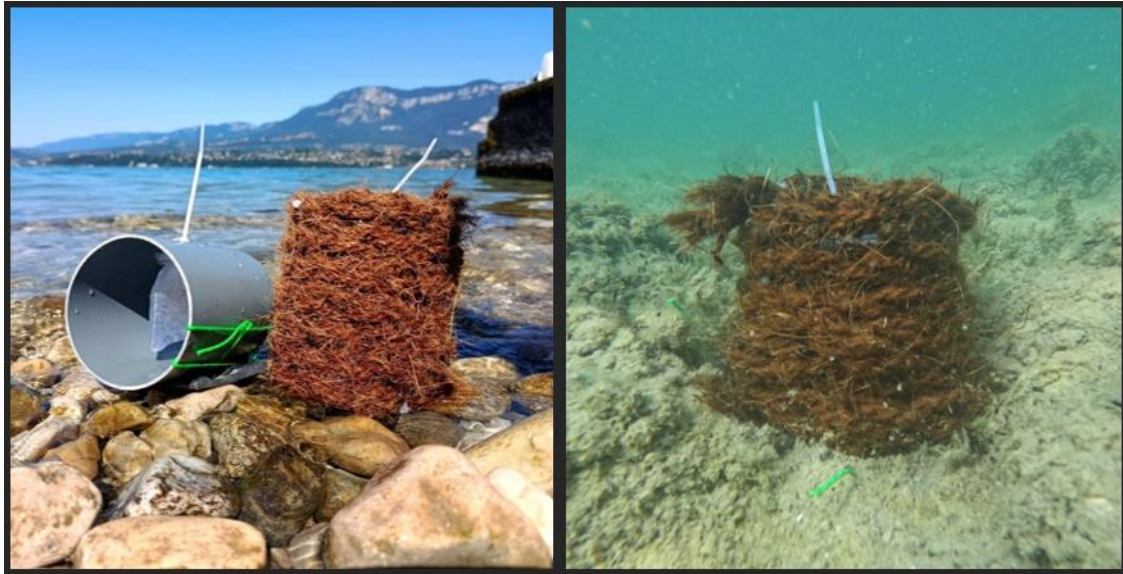


Figure 13 : Dispositifs imprégnés de molécules attractives.

Le plan expérimental est le suivant : 30 dispositifs expérimentaux ((2 ratios × 2 concentrations) + 1 témoin) × 2 supports × 3 réplicats) :

- 2 ratios de molécules
 - Ratio naturel mesuré chez la moule quagga (Ado : Ino : Hyp = 1 : 22,2 : 18,5).
 - Ratio relevé par *He et al.* (2019) (Ado : Ino : Hyp = 1 : 1,125 : 3,25).
- 2 concentrations : naturelles (×1) et renforcées (×100).
- 1 témoin sans molécule (hydrogel hydraté à l'eau distillée).
- 2 types de supports (PVC et corde).
- 3 réplicats par condition.

Le site de Charpignat a été sélectionné pour l'installation des dispositifs, entre 3 et 5 m de profondeur, dans une zone fortement colonisée par les moules quagga sur substrat pierreux. Les dispositifs ont été lestés à l'aide de plombs ou de pierres, puis disposés aléatoirement dans un rayon de 5 m. Ils ont été relevés deux semaines après immersion pour quantifier la colonisation.

Après deux semaines d'immersion, l'ensemble des dispositifs ont présenté une colonisation très faible d'individus adultes, sans trace visible de naissain récemment fixé. Ces résultats suggèrent que les conditions locales (densité larvaire, hydrodynamisme, substrat environnant) n'étaient probablement pas favorables au recrutement pendant la période d'essai. Malgré l'absence de réponse nette à l'imprégnation chimique, cet essai préliminaire a permis de valider la faisabilité technique du dispositif, d'identifier plusieurs points critiques (temps d'exposition, stabilité des purines, choix du site et de la période d'immersion) et de mieux comprendre les limites de la méthode en conditions naturelles. Les cordes en fibre de coco se sont confirmées comme des supports très adaptés à la fixation lorsqu'elles sont exposées dans des zones plus propices, ce qui en fait un outil de choix pour les futurs essais. Fort de ces apprentissages, nous prévoyons de reprendre les expérimentations au printemps 2026, période plus favorable à la reproduction et à la dispersion larvaire, avec des prototypes améliorés et des protocoles renforcés autour des cordes en coco comme support principal.

6. Suivi histologique de la reproduction

Au mois d'octobre 2024, lors des essais de reproduction en laboratoire, il est devenu difficile de se procurer des moules matures en zone littorale. Cette observation a conduit à l'hypothèse que les individus présents plus en profondeur pouvaient encore être matures. Une campagne de plongée a alors été menée dans le lac du Bourget (Figure 14). L'objectif était de prélever des moules quagga selon un gradient bathymétrique de 5 à 40 mètres.



Figure 14 : Campagne de prélèvements de moules quagga dans le lac du Bourget.

Un phénomène remarquable a été observé lors du retour au laboratoire : les moules prélevées à 40 m, placées dans une eau propre à 18°C après avoir été exposées plusieurs heures à l'air libre, ont immédiatement relargué une grande quantité de spermatozoïdes, rendant l'eau de l'aquarium trouble (aquarium de gauche, Figure 15). Cette reproduction, probablement induit par un choc hydrique, thermique et barométrique, suggère que les mâles profonds étaient en stade de maturité avancé et ont réagi à une forte stimulation environnementale.



Figure 15 : Sur la gauche, des moules prélevées à 40 mètres et sur la droite, des moules prélevées en zone littorale

Ces observations ont conduit à la formulation des hypothèses suivantes (Figure 16) :

- Les populations de surface ("populations sources") sont soumises à des variations saisonnières marquées (température, productivité), et présenteraient une reproduction synchrone déclenchée par des signaux environnementaux.
- Les populations profondes ("populations puits"), évoluant dans des conditions plus stables, auraient une reproduction plus étalée dans le temps (possiblement plus faible voire nulle), gouvernée par des facteurs endogènes (accumulation énergétique, maturation progressive des gamètes).

Cette variation de la dynamique de reproduction avec la profondeur pourrait avoir des conséquences importantes concernant la manière dont la moule quagga colonise les lacs profonds mais aussi dans l'identification des zones favorables à la mise en place des prototypes lors des investigations des tests d'attraction chimique.

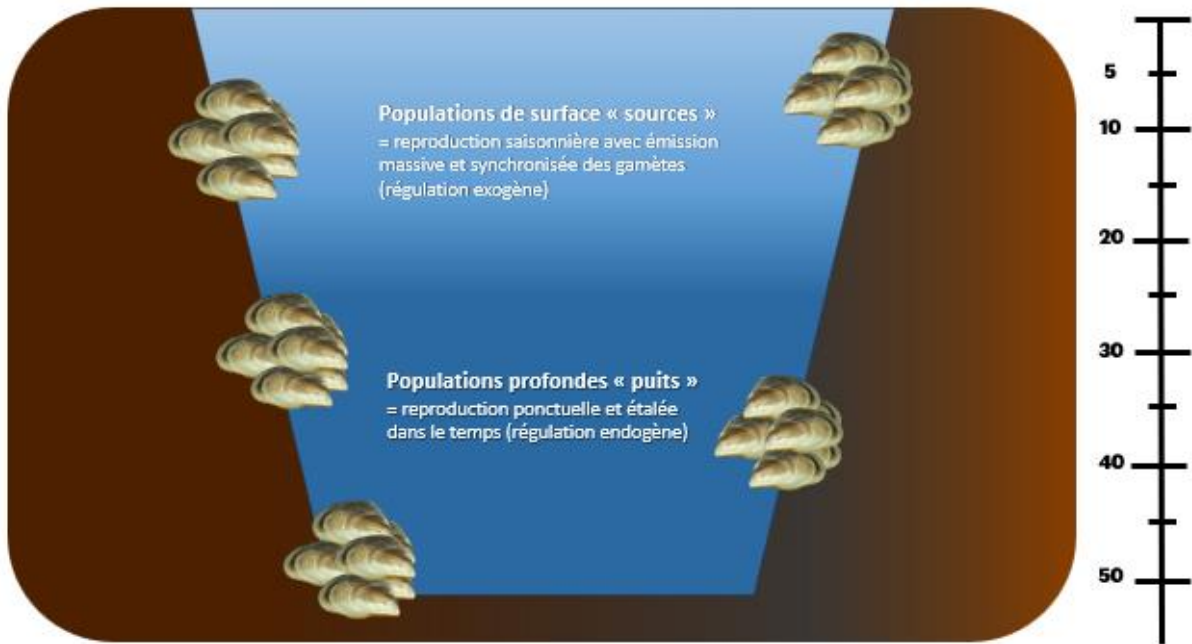


Figure 16 : Hypothèses sur la dynamique de reproduction de la moule quagga.

Pour vérifier ces hypothèses, un suivi de la gamétogenèse a été mis en place en partenariat avec le laboratoire MERSEA (Katherine Costil, Univ. Caen) comprenant un suivi mensuel littoral (30 moules prélevées chaque mois entre 3 et 5 m de profondeur) et un suivi bathymétrique saisonnier (30 moules prélevées chaque saison en plongée sur un transect de 5 à 40 m).

Ce suivi de la gamétogenèse nécessite la réalisation de coupes histologiques permettant l'observation des gonades afin de déterminer le sexe et le stade de maturité des individus, la sex-ratio, la présence éventuelle d'hermaphrodisme ou d'infections parasitaires, et la dynamique saisonnière de la reproduction.

Sur la base des travaux de (Juhel et al., 2003) et (Verween et al., 2009), cinq stades ont été identifiés pour *D. bugensis* : stade 0 (Poste-ponte / repos sexuel), stade 1 (Développement précoce), stade 2 (Gamétogenèse active), stade 3 (Maturité sexuelle et début de ponte), stade 4 (Ponte avancée) (Tableau I et Figure 17).

Tableau 1 : Description et clé de détermination des stades gamétogénèse chez la moule quagga.

Stade 0 Poste-ponte / Repos sexuel	Les tubules gonadiques sont effondrés et l'aire gonadique est fortement déstructurée (observation de larges lacunes). Quelques gamètes résiduels peuvent persister. Présence fréquente d'hémocytes intra et extra-tubulaires avec des signes de lyses des gamètes résiduelles. Les cellules germinales (gonies) de la prochaine gamétogénèse sont encore peu nombreuses, voire non discernables. Si aucun gamète résiduel n'est présent, il est parfois impossible de déterminé le sexe.
Stade 1 Développement précoce	Le sexe se discerne généralement bien. De nombreuses mitoses goniales sont observables avec peu de cellules germinales plus avancées dans la gamétogénèse (ovocytes en début de vitellogénèse ou spermatocytes au centre des tubules).
Stade 2 Gamétogénèse active	Les tubules gonadiques sont bien développés (« enflés ») et contigus. Présence de toutes les catégories de cellules germinales : des cellules mâles en spermatogénèse ou des cellules femelles à tous les stades de la vitellogénèse. Cependant les gamètes matures occupent généralement moins de 1/2 de la gonade et il reste encore une proportion relativement importante de cellules en stade précoce de gamétogénèse.
Stade 3 Maturité sexuelle / début de ponte	Les tubules gonadiques montrent leur volume maximal et sont remplis de gamètes matures, même s'il reste parfois une faible proportion de cellules germinales à des stades de développement précoces. Les ovocytes sont compactés en configuration polygonale tandis que les spermatozoïdes sont disposés en lamelles compactes avec des faisceaux de flagelles dans le lumen. À la fin ce stade, on peut observer le début de l'émission des gamètes mais leur densité est encore très importante dans les tubules.
Stade 4 Ponte avancée	Les tubules gonadiques se vident de leurs gamètes et la densité de cellules germinales régresse dans les tubules. Les gamètes matures occupent souvent moins de 1/2 de la surface de la gonade.

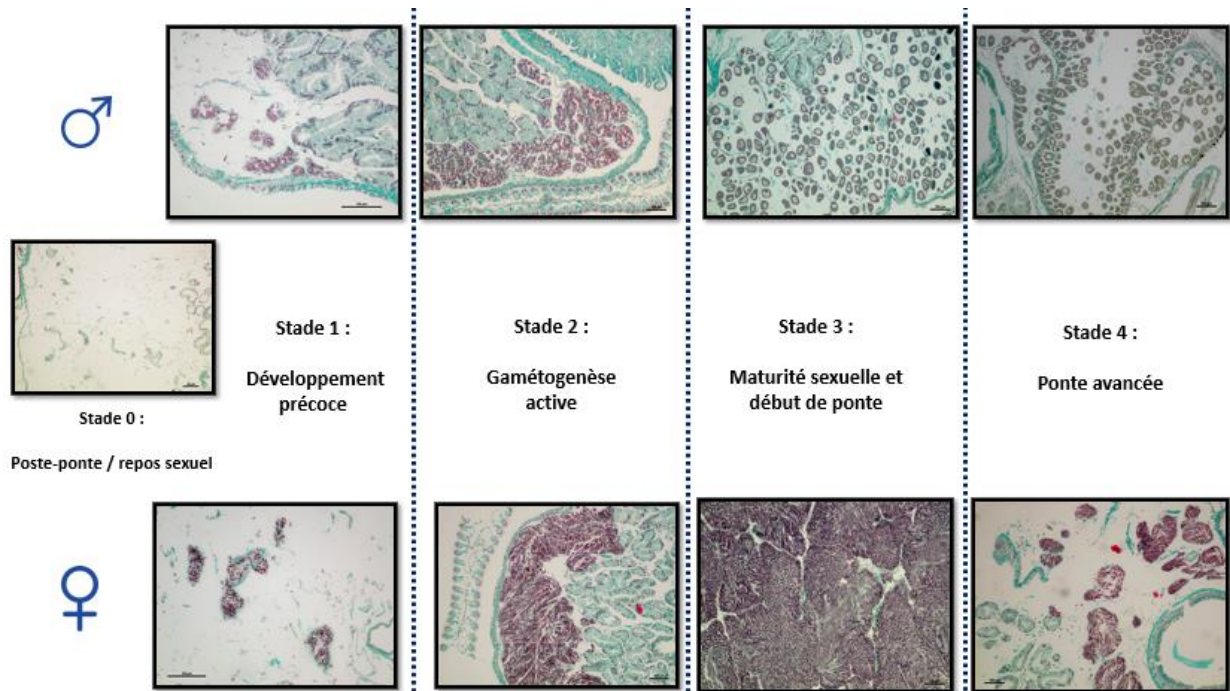


Figure 17 : Observations histologiques des différents stades de gamétogénèse chez la moule quagga.

6.1. Résultats préliminaires

En zone littorale (3–5 m, sept. 2024 – avril 2025), la dynamique de reproduction est très variable d'un mois à l'autre (Figure 18) :

- Sept.–oct. : fin de la reproduction estivale – individus majoritairement en post-ponte, quelques-uns en ponte avancée.
- Nov.–déc. : reprise de la gamétogenèse, apparition des stades précoces.
- Janv.–fév. : forte proportion d'individus en gamétogenèse active.
- Mars–avril : hétérogénéité intra-populationnelle, coexistence d'individus matures et d'autres encore en développement.

Ces résultats suggèrent une reprise précoce de la gamétogenèse dès la fin de l'automne, se poursuivant jusqu'au printemps avant la ponte estivale.

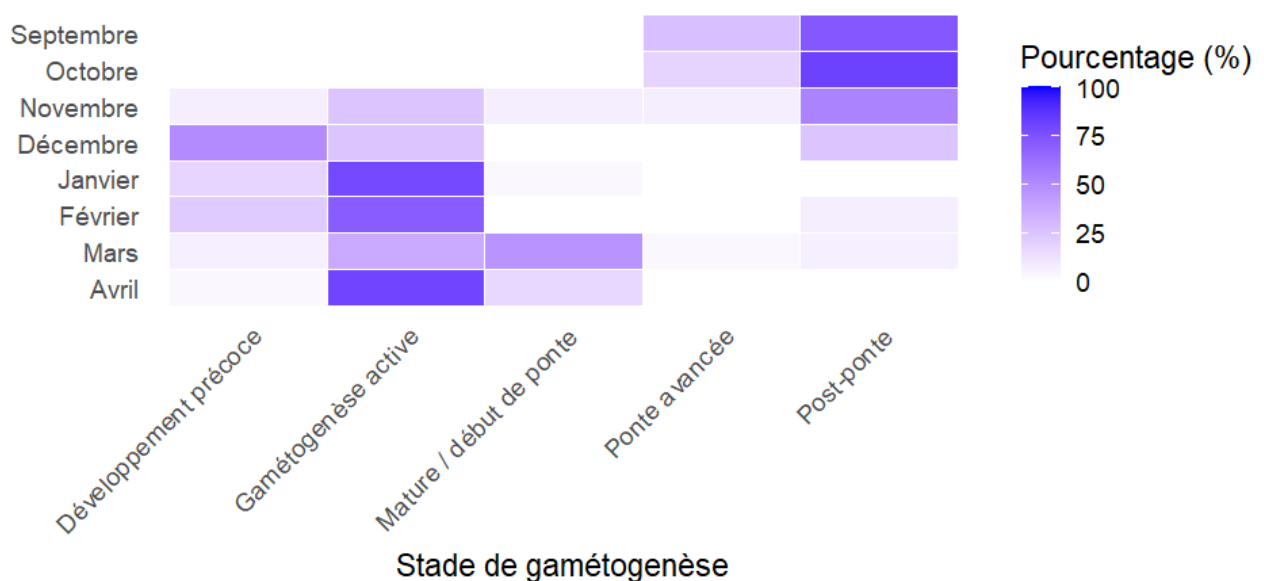


Figure 18 : Pourcentage de moules quagga à différents stades de reproduction en zone littorale (septembre 2024 à avril 2025).

Le suivi de la dynamique de reproduction avec la profondeur met en évidence des stades de développement des gonades différents en profondeurs pour les différentes saisons (oct. 2024 – avril 2025) (Figure 19) :

- Automne : fin de cycle en surface, mais maintien de stades matures en profondeur.
- Hiver : reprise de la gamétogenèse avec asynchronisme vertical marqué.
- Printemps : maturation des gamètes en cours, pas encore de pic de reproduction observé.

Les données estivales, en cours d'acquisition, permettront de confirmer ces tendances.

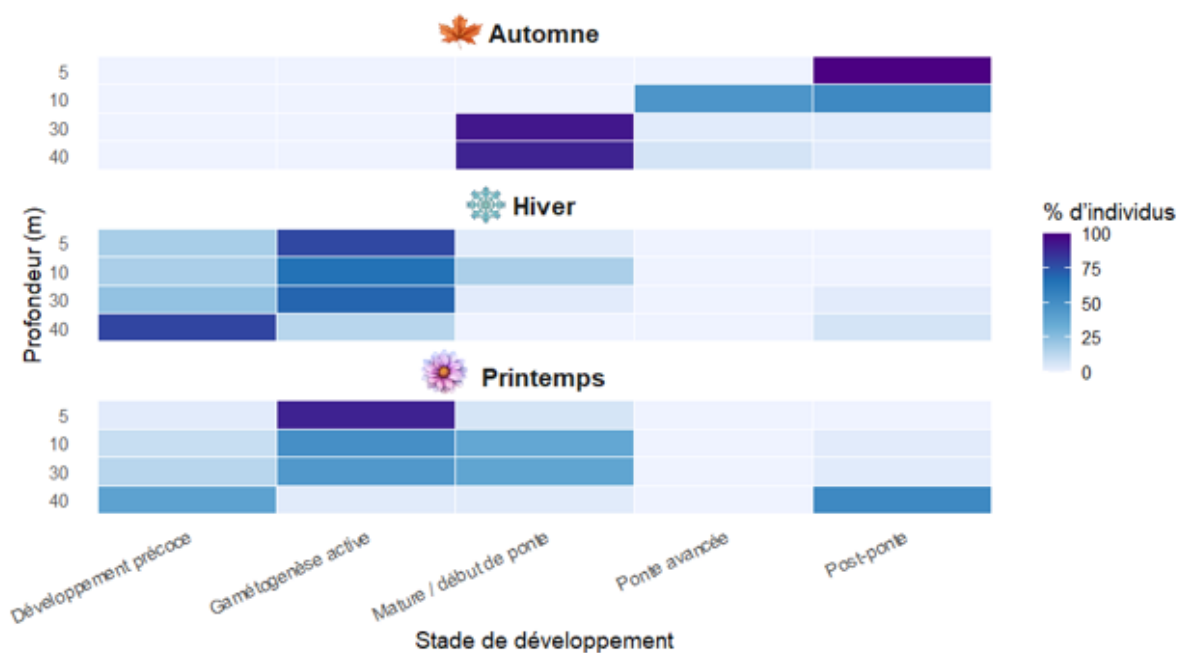


Figure 19 : Pourcentage de moules quagga à différents stades de reproduction en fonction de la saison et la profondeur (octobre 2024 à avril 2025).

Ces premiers résultats mettent en évidence un décalage temporel de la reproduction selon la profondeur, soutenant l’hypothèse d’une différenciation fonctionnelle entre populations de surface et profondes. Une analyse complète des lames restantes sera effectuée à l’automne 2025 à Caen afin de finaliser la description des cycles saisonniers et bathymétriques de *D. bugensis* dans le lac du Bourget.

L’ensemble de ces résultats confirment une dynamique de type “opportuniste” (Gabbott and Bayne, 1976), la moule quagga ne reconstituant que rarement un tissu de réserve entre deux cycles.

7. Modélisation de la reproduction

Les observations réalisées sur le terrain et en laboratoire, qu’il s’agisse des essais de reproduction, des suivis histologiques de la gamétogenèse ou des expérimentations de colonisation sur supports, ont mis en évidence une forte hétérogénéité spatio-temporelle de la reproduction, notamment un décalage marqué entre les populations littorales et profondes. Ces résultats suggèrent que la dynamique de reproduction et de croissance de *D. bugensis* est fortement conditionnée par la température et la disponibilité en ressources alimentaires, deux facteurs déterminants du métabolisme des bivalves filtreurs.

Ces constats ont conduit à initier en 2026, en parallèle des tests d’attraction larvaire *In Situ*, une évaluation de la dynamique de reproduction de la moule quagga en modélisant l’allocation énergétique des ressources assimilées (maintien, croissance et reproduction) à travers une approche écophysiological intégrée basée sur le modèle Dynamic Energy Budget (DEB). Le modèle DEB est un cadre théorique qui décrit comment les organismes captent, stockent et utilisent l’énergie tout au long de leur cycle de vie (Kooijman, 2010) (Figure 20). Ce cadre théorique, qui intègre l’effet de facteurs environnementaux comme la température ou la disponibilité en nourriture, permet de relier la physiologie individuelle à l’écologie des populations.

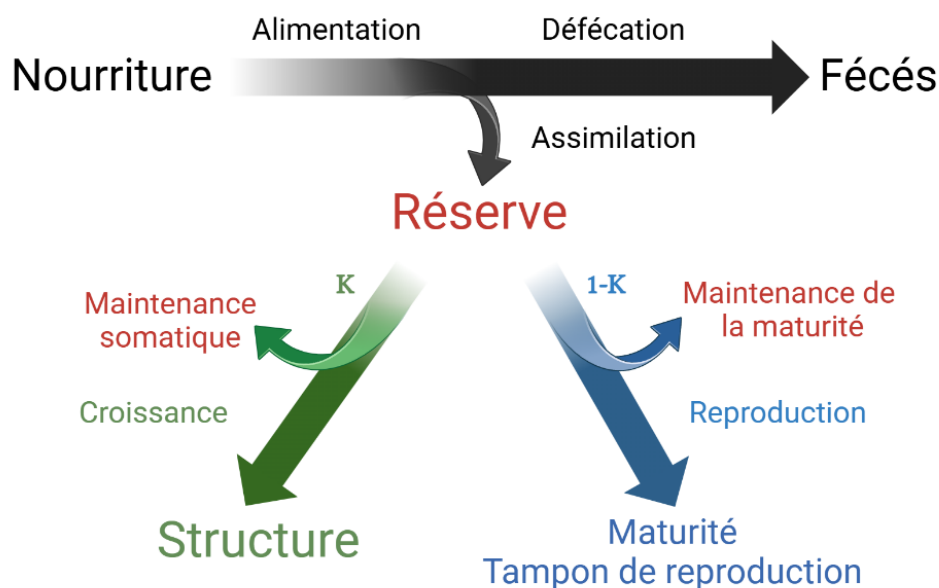


Figure 20 : Cadre théorique du modèle Dynamic Energy Budget (DEB).

En paramétrant un modèle DEB chez la moule quagga, il sera possible de relier la physiologie individuelle (mesurée en laboratoire) à la dynamique des populations observée *in situ*, ouvrant la voie à des prédictions quantitatives de la reproduction de l'espèce en fonction de la température de l'eau. Des expérimentations prévues à l'automne 2025 sur la plateforme expérimentale INRAE de Thonon-les-Bains visent à mesurer les principales variables d'entrée du modèle :

- La respiration (consommation d'oxygène) en fonction de la température.
- La consommation et assimilation alimentaire à différentes concentrations de microalgues.
- La production de biodépôts (fèces et pseudofèces).
- La biomasse individuelle (poids sec, croissance).

Ces données permettront d'estimer les paramètres clés du modèle DEB, notamment les flux d'assimilation (p_A), de maintenance (p_M) et de croissance (E_G), ainsi que les coefficients de réponse à la température. Le suivi histologique préalablement réalisé fournira en parallèle les informations nécessaires à la validation de la composante "reproduction" du modèle (allocation d'énergie aux gonades, synchronisation du cycle reproducteur).

8. Conclusion générale et perspectives

Les travaux menés jusqu'à présent ont permis de poser les bases d'une compréhension intégrée du cycle de vie de la moule quagga (*Dreissena bugensis*) dans les lacs alpins : reproduction, signaux chimiques d'attraction larvaire, et contraintes écophysiologiques. Les suivis histologiques et les essais de colonisation ont mis en évidence une forte variabilité spatio-temporelle de la reproduction suggérant un rôle déterminant des conditions thermiques et trophiques. L'année 2026 sera consacrée à l'acquisition des données physiologiques clés à intégrer ces résultats dans un cadre de modélisation bioénergétique et à tester de nouveaux dispositifs *in situ* pour l'attraction larvaire. L'ensemble formera une base scientifique solide pour mieux comprendre la dynamique d'invasion de *D. bugensis* et explorer des leviers de gestion innovants dans les grands lacs périalpins.

9. Planning prévisionnel 2025 → 2026

Période	Objectifs principaux	Détails
Octobre 2025	Finalisation des analyses histologiques	Lecture et traitement final des lames, validation des stades de gamétogenèse, interprétation des cycles reproducteurs.
Novembre – Décembre 2025	Expérimentation écophysiological à Thonon (QuaggaDEB)	Mesure de la respiration, de l'ingestion et de l'assimilation à 5 températures. Acquisition des paramètres d'entrée pour le modèle DEB.
Janvier – Mars 2026	Analyse et calibration du modèle DEB + Tentative de reproduction contrôlée	Intégration des données expérimentales, premiers ajustements du modèle DEB. Collecte de larves <i>in situ</i> pendant la période hivernale pour tester l'attraction larvaire en laboratoire.
Avril – Août 2026	Expérimentations <i>in situ</i> – Attraction larvaire et fixation	Déploiement des dispositifs sur le terrain testant la réponse larvaire aux signaux chimiques. Optimisation des cordes en fibre coco et suivi de colonisation.
Septembre – Décembre 2026	Analyses, synthèse et valorisation	Traitement des données <i>in situ</i> , couplage des résultats DEB / terrain, rédaction des rapports finaux et préparation de publications ou communications.

Bibliographie

- Bastviken, D.T.E., Caraco, N.F., Cole, J.J., 1998. Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshwater Biology* 39, 375–386. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00283.x>
- Beisel, J.-N., 2020. Synthèse bibliographique : biologie, écologie et impacts potentiels de *Dreissena rostriformis bugensis* (moule quagga), une espèce invasive dans le Léman.
- Bially, A., Macisaac, H.J., 2000. Fouling mussels (*Dreissena* spp.) colonize soft sediments in Lake Erie and facilitate benthic invertebrates. *Freshwater Biology* 43, 85–97. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00526.x>
- Boegehold, A.G., Johnson, N.S., Ram, J.L., Kashian, D.R., 2018. Cyanobacteria reduce quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) spawning and fertilization success. *Freshwater Science* 37, 510–518. <https://doi.org/10.1086/698353>
- Connelly, N.A., O'Neill, C.R., Knuth, B.A., Brown, T.L., 2007. Economic Impacts of Zebra Mussels on Drinking Water Treatment and Electric Power Generation Facilities. *Environmental Management* 40, 105–112. <https://doi.org/10.1007/s00267-006-0296-5>
- Gabbott, P.A., Bayne, B.L., 1976. Marine mussels: their ecology and physiology.
- Haltiner, L., Zhang, H., Anneville, O., De Ventura, L., DeWeber, J.T., Hesselschwerdt, J., Koss, M., Rasconi, S., Rothhaupt, K.-O., Schick, R., 2022. The distribution and spread of quagga mussels in perialpine lakes north of the Alps. *Aquatic Invasions* 17, 153–173.
- He, J., Dai, Q., Qi, Y., Wu, Z., Fang, Q., Su, P., Huang, M., Burgess, J.G., Ke, C., Feng, D., 2019. Aggregation Pheromone for an Invasive Mussel Consists of a Precise Combination of Three Common Purines. *iScience* 19, 691–702. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2019.08.022>
- He, J., Qi, J.F., Feng, D.Q., Ke, C.H., 2016. Embryonic and larval development of the invasive biofouler *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849)(Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Molluscan Studies* 82, 23–30.
- Juhel, G., Culloty, S.C., O'RIORDAN, R., O'CONNOR, J., De Faoite, L., McNamara, R., 2003. A histological study of the gametogenic cycle of the freshwater mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in Lough Derg, Ireland. *Journal of molluscan studies* 69, 365–374.
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., 2025. *Dreissena* in the Great Lakes: what have we learned in 30 years of invasion. *Hydrobiologia* 852, 1103–1130. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04990-x>
- Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., 2022. What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04950-5>
- Karatayev, A.Y., Karatayev, V.A., Burlakova, L.E., Mehler, K., Rowe, M.D., Elgin, A.K., Nalepa, T.F., 2021. Lake morphometry determines *Dreissena* invasion dynamics. *Biol Invasions* 23, 2489–2514. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02518-3>
- Kobak, J., 2013. Behavior of juvenile and adult zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control*. 2nd edn. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton 331–344.
- Kooijman, S.A.L.M., 2010. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge university press.
- Kraemer, B.M., Boudet, S., Burlakova, L.E., Haltiner, L., Ibelings, B.W., Karatayev, A.Y., Karatayev, V.A., Rossbacher, S., Stöckli, R., Straile, D., 2023. An abundant future for quagga mussels in deep European lakes. *Environmental Research Letters* 18, 124008.
- Miller, R.L., Mojares, J.J., Ram, J.L., 1994. Species-specific sperm attraction in the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, and the quagga mussel, *Dreissena bugensis*. *Can. J. Zool.* 72, 1764–1770. <https://doi.org/10.1139/z94-238>
- Nichols, S.J., Black, M.G., 1994. Identification of larvae: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Can. J. Zool.* 72, 406–417. <https://doi.org/10.1139/z94-057>
- Ram, J.L., Crawford, G.W., Walker, J.U., Mojares, J.J., Patel, N., Fong, P.P., Kyojuka, K., 1993. Spawning in the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): Activation by internal or external application of serotonin. *J. Exp. Zool.* 265, 587–598. <https://doi.org/10.1002/jez.1402650515>
- Resgalla, C., 2016. Spawning and multiple end points of the embryo-larval bioassay of the blue mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lmk). *Ecotoxicology* 25, 1609–1616. <https://doi.org/10.1007/s10646-016-1716-9>
- Schwaebe, L., 2012. Spawning, veliger growth and desiccation of *Dreissena bugensis*.
- Stoeckel, J.A., Padilla, D.K., Schneider, D.W., Rehmann, C.R., 2004. Laboratory culture of *Dreissena polymorpha* larvae: spawning success, adult fecundity, and larval mortality patterns. *Can. J. Zool.* 82, 1436–1443. <https://doi.org/10.1139/z04-125>
- Stoeckmann, A., 2003. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60, 126–134. <https://doi.org/10.1139/f03-005>
- Vanderploeg, H.A., Liebig, J.R., Gluck, A.A., 1996. Evaluation of different phytoplankton for supporting development of zebra mussel larvae (*Dreissena polymorpha*): the importance of size and polyunsaturated fatty acid content. *Journal of Great Lakes Research* 22, 36–45.
- Verween, A., Vincx, M., Degraer, S., 2009. Seasonal variation in gametogenesis and spawning of *Mytilopsis leucophaeata*, an invasive bivalve in Europe. *Journal of Molluscan Studies* 75, 307–310.
- Wright, D.A., Setzler-Hamilton, E.M., Magee, J.A., Harvey, H.R., 1996. Laboratory culture of zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*D. bugensis*) mussel larvae using estuarine algae. *Journal of Great Lakes Research* 22, 46–54.