Facteurs responsables de la distribution des gastéropodes dulcicoles dans le fleuve Saint-Laurent

A. Lamarche, P. Legendre¹ & A. Chodorowski

Centre de Recherche en Sciences de l'Environnement, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succursale A, Montréal, Québec H3C 3P8, Canada

¹ Départment de Sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale A, Montréal, Québec H3C 3J7, Canada

Keywords: benthos, écologie, fleuve Saint-Laurent, gastéropodes, hydrocarbures, macrophytes, pollution, végétation

Abstract

A study of the freshwater gastropods in the Saint Lawrence river near Montreal was undertaken to characterize the populations living in the benthos and on the vegetation, and to define the effects of a deterioration of water quality.

Ninety-eight samples, collected simultaneously from the benthos and on macrophytes, were expressed as the logarithm of each species' relative abundance. WPGMA clustering, principal coordinates and discriminant analysis were used to describe and characterize differences between samples. Diversity was also computed to show the transformations of population structure due to differences in pollution levels.

Prosobranch snails predominated in benthic populations while pulmonates characterized vegetation. A decrease in the number of species was the characteristic response to increasing pollution levels upon both types of substrates. High hydrocarbon levels were related to a decrease in the diversity of snail populations on the vegetation only.

Predominance of prosobranchs in the benthos and pulmonates on the vegetation could be explained by a differential dependence of those two groups of snails on the aquatic medium, and by considering modes of nutrition. Sporadic oil spills affected the snail populations living on macrophytes.

Introduction

L'existence de relations entre le milieu végétal aquatique et la composition spécifique des populations de gastéropodes qui s'y trouvent a été reconnue par plusieurs chercheurs. Krecker (1939), lors d'une étude comparative, relie la densité de peuplement de plusieurs genres de gastéropodes à la morphologie de la plante qu'ils colonisent. Calow (1973a) en arrive à une conclusion similaire, attribuant la distribution de plusieurs espèces de gastéropodes à des différences de structure entre les types de plantes qu'ils utilisent. Pip & Stewart (1976), à l'aide d'une étude quantitative, démontrent sans équivoque qu'il y a une nette préférence de deux espèces de pulmonés, *Physa gyrina* et *Lymnaea catascopium*, pour le milieu végétal dans une petite

mare. Certaines espèces de plantes semblaient avoir un effet sélectif, favorisant la colonisation, pendant certaines périodes de l'année, de l'une où de l'autre des espèces mentionnées. Ce même chercheur (Pip 1978) a décrit la composition spécifique des populations de gastéropodes liées à la végétation dans un grand nombre d'habitats couvrant une assez vaste région hydrographique. Les sites étudiés étaient très diversifiés, comprenant plusieurs lacs et marécages de dimensions variées ainsi que quelques rivières. Il a pu identifier de cette manière plusieurs associations entre gastéropodes et espèces de plantes.

Ces observations n'ont été faites que pour des milieux clos et assez statiques, peu influencés par l'action de l'homme. Il existe à notre connaissance peu d'informations concernant les gastéropodes utilisant la végétation dans des écosystèmes plus vastes subissant les impacts variés de l'activité humaine en milieu tempéré. On peut citer à ce sujet le travail de Lacoursière et al. (1975), étudiant la distribution des gastéropodes peuplant la végétation le long d'une radiale dans le fleuve Saint-Laurent au niveau de la ville de Trois-Rivières, au Québec. Ces chercheurs ont observé que certaines espèces de pulmonés semblaient avoir une préférence pour les plantes palustres émergées. La multiplicité des facteurs en cause rendait cependant assez délicate toute interprétation plus catégorique.

Le but de ce travail est donc de déterminer les différences dans la composition des peuplements de gastéropodes couvrant le benthos et la végétation dans les principaux milieux constituant le fleuve Saint-Laurent entre les villes de Montréal et Sorel, ainsi que de dégager l'effet des différences de la qualité des eaux sur les communautés recouvrant chacun des types de substrat. Ces influences seront recherchées tant dans la composition des peuplements que dans les paramètres synthétiques servant à mesurer différents aspects de leur diversité. L'interprétation de ces résultats ne se limitera pas à des constatations générales, mais elle fera aussi appel à la biologie des principales espèces en cause.

Les données utilisées à cet effet proviennent d'un programme d'étude dont le but est de mieux comprendre globalement le fonctionnement du système écologique constitué par le fleuve Saint-Laurent au niveau de la ville de Montréal. Les techniques d'échantillonnage utilisées étaient assez simples pour permettre de multiplier les prélèvements. Pour les mêmes raisons, on n'a pas cherché à évaluer la surface des plantes ni la biomasse des gastéropodes recueillis. On dispose ainsi d'une grande quantité de résultats à caractère semiquantitatif. Certains chercheurs (Pip & Stewart 1976) considèrent qu'il est difficile de tirer des conclusions précises quant à l'effet de la végétation sur les gastéropodes qui s'y trouvent à l'aide de ce genre de données. Nous nous proposons d'infirmer cette crovance et de tirer le maximum d'information des données disponibles en utilisant pour l'analyse diverses techniques mathématiques, comprenant une analyse de groupement et une ordination en espace réduit, adaptées à la manipulation et l'interprétation d'un grand nombre de données semi-quantitatives. Ce travail se veut donc aussi une modeste contribution méthodologique à l'étude des gastéropodes.

Matériel et méthodes

1. Méthodologie de l'échantillonnage

L'ensemble des données analysées dans le présent travail provient d'une campagne de prélèvements effectuée durant l'été 1975, ainsi que de quelques échantillons récoltés au cours de l'été 1977 dans le cadre d'une étude globale de l'écosystème dulcicole formé par le fleuve Saint-Laurent dans la partie de son cours située entre le lac Saint-François et les îles de Sorel, au Québec.

Le benthos a été prélevé quantitativement à l'aide d'une benne de Petersen, échantillonnant une surface de 225 cm². Trois bennes ont été recueillies à chaque site, et les résultats du décompte des individus présents ont été multipliés par 15, par la suite, pour les exprimer en nombres d'individus par mètre carré. La végétation a été prélevée simultanément au benthos en arrachant manuellement les plans submergés. Les gastéropodes recueillis dans le benthos et sur la végétation ont ensuite été triés en laboratoire et déterminés à l'espèce selon la nomenclature de Clarke (1973) et de Harman & Berg (1971). L'échantillonnage a été fait dans un grand nombre de sites, choisis de manière à couvrir la diversité des habitats de la région allant du lac Saint-François aux îles de Sorel.

2. Description de la région étudiée

La figure 1 indique l'emplacement des stations dans la région hydrographique étudiée. Trois masses d'eau aux caractéristiques physiques et chimiques distinctes constituent le fleuve Saint-Laurent au niveau du lac Saint-Louis. Il s'agit (1) des eaux vertes, claires et relativement plus minéralisées, provenant des Grands Lacs, (2) des eaux brunes moins alcalines, mais riches en solides en suspension et en éléments nutritifs, provenant de la rivière des Outaouais qui draine une partie du Bouclier Canadien, et (3) d'une masse de mélange aux caractéristiques intermédiaires (Pageau et al. 1971; Gravel & Pageau 1976; Ahmad et al. 1974). Le long de l'île de Montréal et plus en aval, ces trois couloirs fluviaux restent assez distincts, la rive nord du fleuve étant baignée par les eaux brunes provenant des divers affluents qui viennent s'y déverser (Gouin & Malo 1977). Pour faciliter l'interprétation des phénomènes écologiques dont rendent compte les données recueillies, on a adopté une

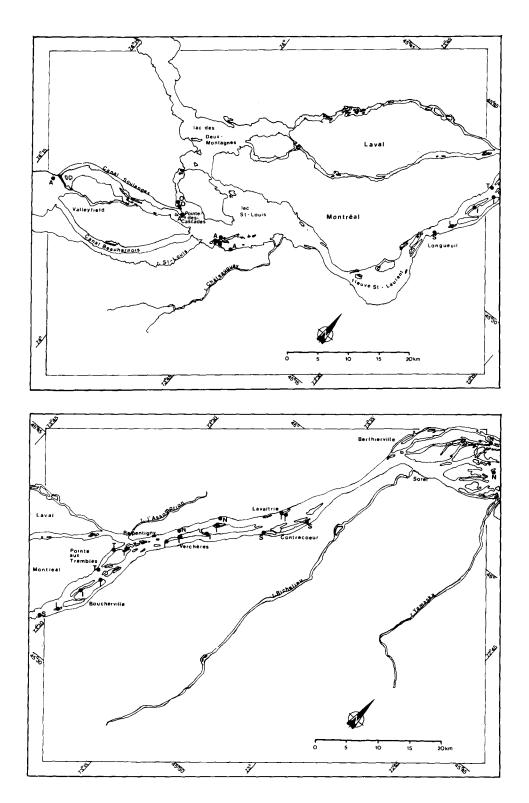


Figure 1. Emplacement des sites de prélèvement dans la région couverte par l'échantillonnage. A, O, I, N, S, T: zones. •: station. La carte du bas est le prolongement vers l'est de la carte du haut.

classification, basée en partie sur les observations antérieures et sur les transformations qualitatives de ces différentes masses d'eau au passage de la région de Montréal. On a ainsi classé les eaux du fleuve dans la région couverte par l'échantillonnage en six catégories distinctes.

Une première zone (zone A) est constituée par les eaux vertes peu polluées provenant des Grands Lacs. Elle comprend le lac Saint-François ainsi que le secteur sud du lac Saint-Louis. On y trouve les stations situées à Côteau-Landing, aux îles de la Paix ainsi qu'à la Pointe-des-Cascades près du canal Soulanges.

La région suivante (zone O) comprend le lac des Deux-Montagnes ainsi que le nord du lac Saint-Louis. Elle est baignée par les eaux brunes provenant de la rivière des Outaouais. On y trouve les stations situés à la Baie-des-Cascades. On doit remarquer que la limite entre ces deux premières zones est située dans les environs du canal Soulanges et de la Pointe-des-Cascades. Que l'un ou l'autre de ces emplacements soit baigné par des eaux du type A ou O dépend essentiellement des débits respectifs de la rivière des Outaouais et du fleuve Saint-Laurent. En ce qui nous concerne, la situation des stations dans la région limitrophe entre ces deux zones A et O était telle que mentionnée plus haut durant la période couverte par la campagne d'échantillonnage.

Les régions suivantes se rapprochent de l'une ou l'autre des deux premières déjà décrites.

En aval de la Zone A, au niveau de la ville de Longueuil, se situe la région S, constituée par les eaux vertes du fleuve Saint-Laurent enrichies de polluants organiques provenant des rejets des municipalités bordant la rive sud du fleuve. Ces eaux restent différenciées jusqu'à la ville de Sorel, baignant les stations situées au niveau de Longueuil, Boucherville et Contrecoeur.

Le long de la rive nord du fleuve, en aval de la région de l'île de Montréal où il y a une forte concentration de raffineries de pétrole, on trouve un milieu particulier constitué par des eaux à prédominance verte fortement enrichies par des hydrocarbures. Englobant les stations situées au niveau de Pointe-aux-Trembles, ces eaux forment la zone T.

Longeant la rive nord du Saint-Laurent jusqu'à Sorel, on trouve la zone N. Elle est formée par des eaux plutôt brunes enrichies de polluants d'origine à la fois organique et industrielle. Les stations situées entre les municipalités de Repentigny et Lavaltrie en font partie.

Une dernière catégorie (zone I) est formée par les eaux baignant les îles le long du canal de la voie maritime. Un mélange d'eaux brunes et vertes, ces dernières prédominant, la composent. Les stations des îles de Boucherville ainsi que celles de Verchères et Lavaltrie sont comprises dans cette région.

Schématiquement, ces masses d'eau pourraient être représentées par le diagramme suivant, qui facilitera la compréhension des résultats:

3. Méthodes statistiques

Les résultats du dénombrement ont d'abord été transformés en abondances relatives. Une telle pratique s'imposait car, n'ayant pas mesuré la surface de chaque plan recueilli afin d'évaluer le nombre d'individus par unité de surface sur la végétation, seule une transformation en pourcentage des résultats pouvait permettre la comparaison des échantillons recueillis dans le benthos et sur la végétation.

Dans le but de réduire l'écart entre les différentes valeurs d'abondance relative, on en a ensuite pris le logarithme base deux, selon l'hypothèse que l'importance écologique d'une espèce n'est pas linéairement proportionnelle à son abondance.

4. Analyses de groupement

Une série d'analyses ont été utilisées de manière à définir des groupes d'échantillons suivant l'affinité de leur composition spécifique. La distance entre les différentes paires de prélèvements a été mesurée à l'aide de la métrique de Manhattan. Cette mesure se calcule selon la formule suivante pour une paire donnée d'échantillons x_1 et x_2 :

$$D(x_1, x_2) = \sum_{i=1}^{n} |y_{i1} - y_{i2}|$$

où yii représente l'abondance de l'espèce i dans

l'échantillon j, transformée tel que décrit plus haut. Par rapport à nos données brutes, cette mesure peut être considérée comme une modification de l'indice d'association de Whittaker (1952), souvent utilisé par les écologistes pour comparer la composition spécifique de différentes communautés: celui-ci a pour formule

$$D(x_1, x_2) = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{n} \left| \frac{z_{i1}}{\sum_{i=1}^{n} z_{i1}} - \frac{z_{i2}}{\sum_{i=1}^{n} z_{i2}} \right|$$

où z_{ij} représente la donnée brute d'abondance de l'espèce i dans l'échantillon j, alors que notre mesure est plutôt

$$D(x_{1},x_{2}) = \sum_{i=1}^{n} \left| \log_{2} \left(\frac{z_{i1}}{\sum_{i=1}^{n} z_{i1}} \right) - \log_{2} \left(\frac{z_{i2}}{\sum_{i=1}^{n} z_{i2}} \right) \right|$$

Les valeurs obtenues de ce calcul ont été rassemblées dans une matrice D qui a servi de base aux analyses subséquentes.

On a utilisé le groupement agglomératif à poids proportionnels (Sokal & Michener 1958) pour définir des ensembles d'échantillons. Ce type de groupement à liens intermédiaires calcule la moyenne arithmétique de la distance entre l'objet que l'on veut admettre dans un groupe et chacun des membres du groupe, ou entre tous les membres de deux groupes sur le point de fusionner. Lors du calcul, un poids égal est attribué aux deux branches sur le point de se joindre.

On a d'autre part utilisé une analyse en coordonnées principales (Gower 1966) pour représenter les échantillons dans un espace factoriel de dimension réduite qui préserve autant que possible leurs distances respectives. On a superposé à cette représentation les résultats du groupement à poids proportionnels, de manière à en mettre en évidence la structure.

5. Interprétation

L'analyse discriminante a été le principal instrument de l'interprétation. Avec son aide, on a pu déterminer si les groupes dégagés étaient bien distincts, ainsi qu'en identifier les espèces plus caractéristiques. On a fait usage du même type d'analyse pour définir plus précisément les caractéristiques des populations couvrant les deux types de substrat, ainsi que les ensembles de zones définis par le groupement.

Des tableaux de contingence ont pu être utilisés pour vérifier de quelle manière la présence ou l'abondance relative des espèces plus discriminantes était répartie entre les différentes classes dégagées par le groupement, aidant à définir la composition spécifique caractéristique de chaque ensemble de milieux différent.

A l'aide de cette même méthode, on a pu mettre la classification en relation avec la région écologique et le type de substrat où les échantillons ont été recueillis. La signification des relations a été établie à l'aide d'un test de khi carré.

6. Diversité spécifique

La diversité spécifique de chaque échantillon a été mesurée par la formule de Shannon (1948):

$$H = - \sum p_i \log p_i$$

où p_i représente les fréquences relatives des différentes espèces i rencontrées dans un échantillon. La base de logarithme utilisée est 2: les diversités calculées sont donc exprimées en bits.

La régularité de la distribution des fréquences d'espèces, qui rend compte de la forme de la courbe décroissante des abondances d'espèces indépendamment de leur nombre, a été évaluée à l'aide de l'équation

$$R = H/H_{max}$$

où H_{max} représente la diversité maximale obtenue dans un échantillon de n espèces équiprobables: H_{max} est donc égal à log n où n représente le nombre d'espèce (Lloyd & Ghelardi 1964).

Résultats

L'ensemble des données traitées comprend 98 échantillons dont 47 recueillis dans le benthos et le reste sur la végétation. Six régions écologiques ont été couvertes par l'échantillonnage. Les 18 espèces de gastéropodes suivantes, récoltées dans au moins trois échantillons, ont été retenues:

Amnicola limosa (Say)
Armiger crista (Linnaeus)
Bithynia tentaculata (Linnaeus)

Ferrissia parallela (Haldeman)
Goniobasis livescens (Menke)
Gyraulus deflectus (Say)
Gyraulus parvus (Say)
Helisoma anceps (Menke)
Helisoma trivolvis (Say)
Lymnaea catascopium Say
Lymnaea columella Say
Physa gyrina Say
Probythinella lacustris (Baker)
Promenetus exacuous (Say)
Spirodon carinata (Bruguière)
Valvata piscinalis (Müller)
Valvata tricarinata (Say)
Viviparus georgianus (Lea)

Les résultats des analyses menant à un groupement des échantillons sont illustrés à la figure 2. Le groupement à poids proportionnels a permis de définir cinq groupes (représentés par les différents symboles) à une distance inférieure à 0,39. Les ensembles 1, 2, 3 et 5 sont bien différenciés sur le plan des deux premiers axes principaux exprimant 29,95% de la variabilité totale. On note que le premier axe distingue plus particulièrement les groupes 3 et 4 (à droite) des autres groupes. Le second axe sépare plutôt les groupes 1 (en bas) et 2 (en haut). Le groupe 5 forme un noyau visible dans le plan des deux premiers axes. Le quatrième groupe, enfin, est bien défini sur le troisième axe principal, non illustré ici.

Un tableau de contingence (tableau 1, b) montre qu'il y a groupement en fonction du type de substrat où ont été recueillis les échantillons. En effet, les groupes 1 et 5 comportent une majorité de prélève-

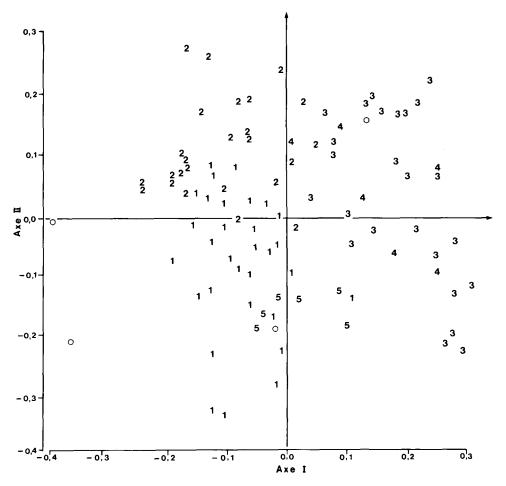


Figure 2. Position des prélèvements sur le plan des deux premiers axes d'une analyse en coordonnées principales. Les chiffres correspondent aux groupes définis par un groupement à liens proportionnels. O: prélèvements n'ayant pas été assignés à un groupe particulier.

Tableau 1. Tableaux de contingence mettant en relation la répartition de chacun des groupes définis (a) avec la zone et (b) avec le type de substrat où chaque échantillon a été récolté.

Descripteur	Classe	1	2	3	4	5	<i>x</i> ²
(a) Zone	A	6	1	4	6	3	47,39***
. ,	O	0		6	0	2	
	I	9	6	10	2	1	
	N	5	6	2	0	0	
	S	6	3	3		0	
	T	5	6	1	0	0	
(b) Substrat	Benthos	25	8	7	1	4	26,46***
(-7	Végétation	6	16	19	7	2	

^{***} Signifie que la probabilité d'indépendance de ces deux critères de classification, selon un test de χ^2 , est inférieure à 0.001.

ments benthiques, alors que les autres ensembles ont été surtout recueillis sur la végétation (groupes 2, 3 et 4). D'autre part, il y a différenciation des prélèvements suivant le type d'eau d'où ils proviennent (tableau 1, a). Ainsi, les groupes 1 et 2 comprennent des échantillons récoltés en majorité en aval de Montréal, dans les zones N, S et T; le groupe 3 est constitué de prélèvements recueillis surtout dans les zones O et I, tandis que le quatrième ensemble est plus limité à la zone A; le cinquième groupe, enfin, est surtout constitué d'échantillons provenant des zones A et O. Le milieu benthique de la zone I n'est cependant pas particulièrement associé à un groupe particulier, les valeurs observées ne dépassant les espérances ni dans le groupe 1, ni dans le groupe 2.

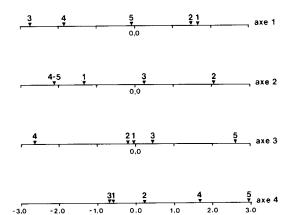


Figure 3. Position des centroïdes de chacun des ensembles de prélèvements définis par le groupement le long des quatre axes discriminants.

En résumé, on constate que le groupement distingue très clairement les milieux benthique et végétal. Les échantillons se regroupent aussi selon la qualité des eaux d'où ils proviennent, soit: entre les zones A et O (groupe 5), plus propres, d'une part, et N, S, T (groupe 1), de moindre qualité, d'autre part, pour les échantillons benthiques; entre les zones A (groupe 4) O et I (groupe 3), plus propres, d'une part, et N, S, T (groupe 2), de moindre qualité, d'autre part, dans le cas des prélèvements effectués sur la végétation (les tableaux de contingence séparés pour les deux types de substrat ne sont pas représentés ici).

Quatre fonctions discriminantes ont été retenues de l'analyse du tableau des abondances d'espèces, étant toutes significativement importantes comme le démontre un test de Bartlett (1948). Ces fonctions permettent de reclasser correctement 97,89% des prélèvements, indiquant la validité du groupement obtenu. A la figure 3, on a indiqué la position des centroïdes de chaque groupe le long de chacun des quatre axes discriminants, de manière à mettre en évidence les ensembles d'échantillons qui se distinguent plus particulièrement.

La principale discrimination, que l'on observe sur le premier axe où 47,88% de la variance intergroupe est exprimée, a lieu entre les groupes I et 2 d'une part, et 3 et 4 d'autre part, soit suivant la qualité des milieux plutôt que le type de substrat. Ce sont *Gyraulus deflectus, Gyraulus parvus,* Helisoma trivolvis et Bithynia tentaculata qui sont responsables de cette différence, comme en témoignent les valeurs plus élevées des poids de ces quatres espèces sur cette première fonction discriminante.

Sur le second axe discriminant, exprimant 23,66% de la variance intergroupe, on peut distinguer le groupe I de 2 et 3 de 4, soient d'une part le substrat benthique et végétal dans les zones de moindre qualité, et d'autre part sur la végétation entre les zones O et I de la zone A. On constate par ailleurs qu'il y a sur cet axe certaines affinités des peuplements de gastéropodes sur les milieux benthique et végétal dans la zone A (groupes 4 et 5). C'est surtout l'espèce *Physa gyrina* qui est responsable de la discrimination, ainsi que *Gyraulus parvus*, bien que l'influence de cette espèce soit nettement moindre comme en témoigne la valeur des poids de ces deux variables sur la seconde fonction discriminante.

Le troisième axe discriminant, expliquant

14,58% de la variance intergroupe, distingue les groupes 4 et 5 par les deux espèces Armiger crista et Amnicola limosa.

Le cinquième groupe se distingue enfin sur le quatrième axe discriminant, où 13,88% de la variance intergroupe est exprimée, par l'absence de Valvata piscinalis et la présence de Valvata tricarinata.

On constate ainsi que le groupement des échantillons distingue à la fois les différentes qualités des eaux baignant les diverses régions écologiques couvertes par l'étude, et les types de substrat sur lesquels ont été recueillis les gastéropodes. Nous avons mentionné plus haut qu'environ 98% des prélèvements étaient bien reclassés par ces quatre fonctions discriminantes, basées sur les abondances d'espèces: ceci permet de conclure à une étroite relation entre la composition spécifique et les critères zones et substrats.

Cette constatation peut maintenant être investiguée plus avant, à l'aide d'une seconde série d'analyses discriminantes cherchant à mettre en évidence la constitution des peuplements sur chaque type de substrat et dans chacun des ensembles définis par le groupement.

Ainsi, on peut très clairement différencier les peuplements de gastéropodes couvrant le benthos et la végétation. Un test de Bartlett (1948) démontre en effet que la fonction discriminante dégagée est hautement significative (p < 0,001), et permet par ailleurs un reclassement correct de 81,4% des prélèvements. De fortes abondances relatives de Valvata tricarinata, Bithynia tentaculata et Valvata piscinalis sont associées au milieu benthique (quoiqu'à un degré moindre pour cette dernière espèce), comme le démontre le poids élevé de ces trois variables sur l'axe discriminant. De la même manière, Gyraulus parvus, Promenetus exacuous et Lymnaea catascopium sont particulièrement bien représentées sur le substrat végétal, ainsi que Gyraulus deflectus, Ferrissia parallela, Amnicola limosa et Physa gyrina (ces dernières, cependant, de façon moins prononcée).

Une dernière analyse discriminante a été utilisée pour mettre en évidence les caractéristiques des ensembles de zones et de substrats pour lesquels le groupement a trouvé de fortes affinités. On a donc défini cinq milieux: d'abord, dans le benthos, la classe 1 regroupant les zones A et O et la classe 2 pour les zones N, S et T. Les trois classes suivantes correspondent au substrat végétal, la classe 3 étant

attribuée à la zone A, la classe 4 aux zones O et I, et la classe 5 aux zones N, S et T. Les échantillons benthiques de la zone I ont été exclus du calcul de ces fonctions discriminantes, sur lesquelles ils ont cependant été positionnés a posteriori.

L'analyse du tableau des abondances d'espèces, dont les prélèvements ont été répartis en cinq classes tel que définies plus haut, a permis de dégager 4 fonctions significatives, comme le démontre un test de Bartlett (1948). Ces fonctions ont été utilisées par la suite pour définir les caractéristiques de l'ensemble des prélèvements effectués en milieu benthique dans la zone I, que le groupement a répartis assez également entre le groupe plus représentatif des zones A et O et celui constitué en majorité d'échantillons des zones N, S et T. Ces quatres fonctions discriminantes permettent une reclassification correcte de 75,90% des prélèvements (tableau 2). Il est intéressant de noter que les ambiguïtés les plus importantes ont lieu entre les prélèvements effectués dans les zones N, S et T sur le benthos et la végétation, indice d'une certaine indépendance entre l'effet du type de substrat et une baisse de la qualité de l'eau. La position intermédiaire des prélèvements benthiques de la zone I est elle aussi mise en évidence par la reclassification, 53,3% en étant attribuée au benthos des zones N. S. T et 20% à celui des zones A et O.

La figure 4 montre la position des centroïdes des cinq groupes utilisés pour le calcul, ainsi que de celui de l'ensemble des échantillons benthiques de la zone I (classe 6), sur chacun des quatres axes discriminants. Le premier axe, exprimant 53,04% de la variance intergroupe, distingue plus particulièrement le benthos des zones N, S et T de la végétation des zones A et O. Rendant compte de

Tableau 2. Pourcentage des groupes attribués aux différentes classes par les fonctions de reclassification définies par l'analyse discriminante.

		Bentho	os	Végé		
Reclassification		A, O	N, S, T	A	0, 1	N, S, T
Classe originale:						
Benthos	A, O	73,3	6,7	6,7	6,7	6,7
	N, S, T	0	72,2	0	0	27,8
Végétation	Α	8,3	8,3	66,7	16,7	0
	O, I	5,3	0	5,3	84,2	5,3
	N, S, T	0	15,8	5,3	0	78,9
Benthos	I	20,0	53,3	6,7	8,7	13,3

20,74% de la variance intergroupe, le second axe discriminant isole clairement le benthos des zones A et O (classe 1). Sur la végétation, les zones O et I (classe 4) se distinguent de A (classe 3) sur le troisième axe discriminant où 11,60% de la variance intergroupe est représentée. Les peuplements de gastéropodes couvrant la végétation des régions plus aval (zones N, S, T: classe 5) se caractérisent plus particulièrement sur le quatrième axe discriminant exprimant 8,62% de la variance intergroupe. Enfin, les peuplements benthiques de la zone I (classe 6) se distinguent sur les prémier et troisième axes discriminants.

On donne au tableau 3 les caractéristiques spécifiques de chaque classe, tel que définies par les espèces dont les poids sont les plus élevés sur chacun des quatres axes discriminants. Une série de tableaux de contingence (tableau 4) montre que l'on peut attribuer les causes de la discrimination de plusieurs de ces espèces à leur présence plus exclusive dans l'une des classes définies pour l'analyse.

Ainsi, on peut associer la présence de Valvata tricarinata et Probithynella lacustris au substrat benthique en amont de Montréal. Plus en aval, dans les zones N, S et T, ces espèces disparaissent, et c'est une forte abondance relative de Valvata piscinalis qui devient plus caractéristique tel que démon-

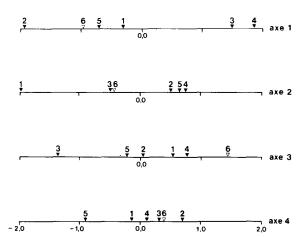


Figure 4. Position des centroïdes de chacun des ensembles de stations correspondant aux différences mises à jour par le groupement le long de chacun des quatre axes d'une analyse discriminante. 1: substrat benthique, zones A, O; 2: substrat benthique, zones N, S, T; 3: substrat végétal, zone A; 4: substrat végétal, zones O, 1; 5: substrat végétal, zones N, S, T; 6: substrat benthique, zone I (exclu du calcul de ces fonctions discriminantes, sur lesquelles il a été localisé a posteriori).

tré par son poids élevé sur le premier axe discriminant (tableau 3). Le benthos de la zone I présente une situation intermédiaire puisque, sur ce milieu, en plus de *Valvata piscinalis*, comme dans les régions plus aval, *Lymnaea catascopium* est elle aussi bien représentée, ces deux espèces ayant des poids élevés sur les premier et second axes discriminants respectivement.

Sur le substrat végétal, l'analyse discriminante montre que les zones A, O et I sont caractérisées par de plus fortes abondances relatives de Gyraulus deflectus, auxquelles la présence semble être plus exclusivement liée, ainsi que Ferrissia parallela. On note qu'il y a, pour cette dernière espèce, contradiction apparente entre les résultats de l'analyse discriminante et ceux des tableaux de contingence. En effet, il est clair que la distribution de cet ancylidé est plus limitée aux zones O et I; cependant, lorsque cette espèce est présente dans la zone A, son abondance relative est très forte, ce qui explique son poids élevé sur le premier axe discriminant. Les zones O et I se distinguent par ailleurs de A sur le troisième axe discriminant par les espèces Gyraulus parvus et Promenetus exacuous représentatives de la zone A, et Lymnaea catascopium dont l'abondance relative est plus forte dans les zones O et I. Enfin, sur le substrat végétal plus en aval de Montréal, le poids des espèces sur le quatrième axe discriminant permet de constater qu'il y a forte abondance relative de Lymnaea catascopium, de même que moins bonne représentation de Bithynia tentaculata et Promenetus exacuous, cette dernière y étant de plus assez rare comme le démontre un tableau de contingence.

La figure 5, montrant la position des centroïdes de chaque classe sur les deux premiers axes discriminants, résume ces différences tout en permettant de formuler un modèle interprétatif de la composition des peuplements de gastéropodes dans le fleuve Saint-Laurent autour de Montréal. On constate ainsi qu'il y a de fortes différences qualitatives entre les peuplements de gastéropodes recouvrant le benthos et la végétation. Ce sont des prosobranches qui caractérisent le milieu benthique, la distribution de certaines espèces telles Valvata tricarinata et Probithynella lacustris y étant limitée. Une prédominance de pulmonés, par contre, est caractéristique du milieu végétal, auquel plusieurs espèces, dont Ferrissia parallela et Gyraulus deflectus, sont plus exclusivement liées.

Tableau 3. Liste des espèces plus caractéristiques de chacun des ensembles de prélèvements, tel que définies par une analyse discriminante.

	_		Axe	Espèces			
Substrat	Zone	Classe		Fortes abondances relatives	Faibles abondances relatives		
Benthos	A, O	1	2	Valvata tricarinata Probythinella lacustris	Valvata piscinalis		
Benthos	N, S, T	2	1	Valvata piscinalis	Ferrissia parallela Gyraulus deflectus		
Végétatio	on A	3	1	Gyraulus deflectus Ferrissia parallela	Valvata piscinalis		
			3	Gyraulus parvus Promenetus exacuous	Lymnaea catascopium		
Végétatio	on O, I	4	1	Gyraulus deflectus Ferrissia parallela	Valvata piscinalis		
			3	Lymnaea catascopium	Gyraulus parvus Promenetus exacuous		
Végétatio	on N, S, T	5	4	Lymnaea catascopium	Bithynia tentaculata Promenetus exacuous		
Benthos	I	6	1	Valvata piscinalis	Ferrissia parallela Gyraulus deflectus		
			3	Lymnaea catascopium	Gyraulus parvus Promenetus exacuous		

Tableau 4. Répartition de la présence (+) et de l'absence (-) des espèces entre les ensembles de prélèvements entre lesquels on a fait une analyse discriminante. Ne sont présentés que les cas où il y a différence significative ($p \le 0.05$).

Espèce		Benthos			Végétation			χ^2
		A, O	N, S, T	I	A	O, I	N, S, T	
Ferrissia	-	15	18	14	10	9	18	
parallela	+	0	0	1	2	10	1	28,09***
Gyraulus	_	9	18	12	5	4	14	
deflectus	+	6	0	3	7	15	5	35,91***
Gyraulus	-	9	17	13	1	7	11	
parvus	+	6	1	2	11	12	8	35,08***
Lymnaea	-	11	11	8	10	4	7	
catascopium	+	4	7	7	2	15	12	18,13***
Probythinella		9	16	13	12	18	18	
lacustris	+	6	2	2	0	1	1	12,66***
Promenetus	_	14	17	15	7	13	18	
exacuous	+	l	1	0	5	6	1	17,47***
Valvata	-	3	16	8	7	15	18	
tricarinata	+	12	2	7	5	4	1	30,32***

^{*} $p \le 0.05$; ** $p \le 0.01$; *** $p \le 0.001$.

Alors que la distinction des peuplements entre substrats est essentiellement qualitative, les différences entre zones situées plus en amont et plus en aval de Montréal semblent plutôt correspondre à un appauvrissement du milieu. En effet, alors qu'il y a plusieurs espèces caractéristiques des zones I et O, les zones N, S et T ne se distinguent que par de fortes abondances relatives d'une seule espèce: Lymnaea catascopium sur la végétation et Valvata piscinalis en milieu benthique. La zone I semble en être une intermédiaire sur les deux types de substrats. On peut constater que, sur la végétation, les peuplements des zones O et I sont caractérisés de façon similaire, se distinguant de A par un certain appauvrissement général et une importance plus grande de Lymnaea catascopium, espèce elle-même plus caractéristique des zones N, S et T. Il y a donc indication que les différences entre peuplements des eaux vertes et brunes aient une origine similaire à celle d'une forte eutrophisation du milieu.

Si on a pu jusqu'ici dégager une composition spécifique caractéristique de certaines zones pour chacun des substrats échantillonnés, les différents éléments dégagés ne forment pas encore une image synthétique des facteurs régissant la structure des peuplements. Les mesures de diversité spécifique donnent plusieurs indications intéressantes à ce sujet (tableau 5). Il est cependant important de noter que, étant donné les différences dans la méthodologie de prélèvement, la comparaison des

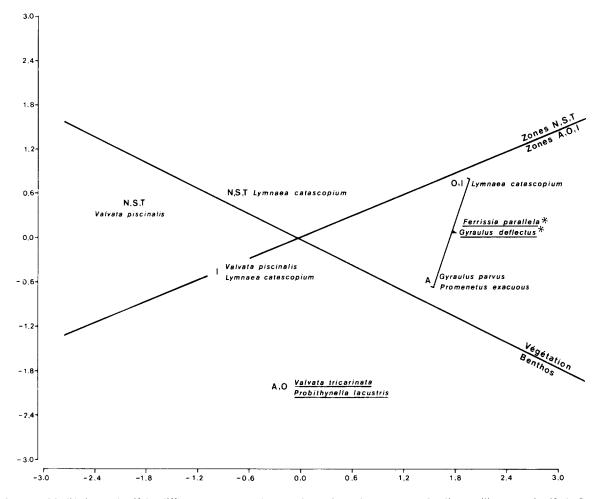


Figure 5. Modèle interprétatif des différences entre peuplements de gastéropodes recouvrant les divers milieux constitutifs du fleuve Saint-Laurent aux environs de Montréal. La construction du modèle est basée sur les résultats d'une analyse discriminante. On donne en effet la position des différentes combinaisons substrats-zones dans le plan formé par les deux premiers axes discriminants, ainsi que la ou les espèces trouvées comme étant caractéristiques de chacun des ensembles de prélèvements. Un trait souligne les espèces dont la distribution est plus limitée à un type de milieu particulier. * Espèces discriminant les peuplements des substrat végétaux dans les zones A, O et I.

mesures de la diversité et de ses composantes entre milieux benthique et végétal doit être faite avec prudence. Il apparaît ainsi qu'il y a forte diminution de la diversité entre les milieux situés en amont de la ville de Montréal et ceux situés plus en aval. Cette différence indique l'importance de l'influence de la détérioration de la qualité des eaux sur les peuplements de gastéropodes, en partie indépendante du type de substrat. En effet, dans le benthos comme sur la végétation, on observe peu de différences dans la diversité des peuplements entre masses d'eau verte et brune en amont de Montréal. En milieu benthique, cependant, la régularité plus que

le nombre d'espèces semble être affectée par la détérioration de la qualité des eaux après leur passage près de la ville de Montréal, et ceci particulièrement le long de la rive nord du fleuve. La situation semble être sensiblement différente sur la végétation où les diminutions de régularité et de nombre d'espèces en aval de Montréal sont comparables sur les deux rives du fleuve. En milieu végétal, il y a très forte diminution du nombre d'espèces et de la régularité dans la zone T, comparativement aux zones I, S et N. Un tel phénomène n'étant pas perceptible sur le benthos, il semble que les gastéropodes benthiques soient moins affectés

par les forts rejets d'hydrocarbures qui caractérisent cette portion du fleuve que ceux qui recouvrent la végétation.

Discussion

On a pu observer des différences marquées entre les populations de gastéropodes peuplant le benthos et la végétation. Ces différences sont perceptibles à la fois dans un milieu relativement peu touché par l'action humaine et dans la réponse de ces peuplements à un stress causé par un enrichissement organique et des rejets industriels causant une détérioration de la qualité de l'eau (Fig. 5).

Plus généralement, on constate que plusieurs espèces semblent pratiquement exclusives au milieu végétal. Ce sont Ferrissia parallela et Promenetus exacuous. Ce résultat est partiellement en accord avec des observations antérieures. Pip & Paulishyne (1970) notent l'association de Promenetus exacuous au milieu végétal. Ces chercheurs remarquent de plus l'absence de P. exacuous des milieux riches en particules en suspension. Cette espèce aurait une préférence pour les plantes du genre Zizania et Potamogeton, où on la trouve plus fréquemment. Selon Basch (1963), la végétation constitue l'habitat de prédilection de Ferrissia parallela.

On remarque la préférence de Gyraulus parvus et G. deflectus pour le milieu végétal, résultat coïnci-

dant avec les observations de Clarke (1973).

Deux espèces, Valvata tricarinata et Probithynella lacustris, montrent une nette préférence pour le milieu benthique.

La structure et la composition des populations est elle aussi très différente entre milieux végétal et benthique. Leur différenciation principale, indépendante des niveaux de pollution des eaux, se situe dans l'importance de Lymnaea catascopium dans les peuplements, beaucoup plus grande sur la végétation. Sur ce même substrat, en milieu plus propre, on note une meilleure représentation de pulmonés tels Gyraulus parvus, Gyraulus deflectus et Promenetus exacuous. Inversement la présence de certains prosobranches, tels Valvata tricarinata, Probithynella lacustris et Valvata piscinalis est limitée au milieu benthique.

Les résultats des mesures de diversité (tableau 5) indiquent que la diversité est plus forte sur la végétation, à cause d'un nombre d'espèces constamment plus élevé, la régularité étant par ailleurs égale dans les deux milieux. Il semble ainsi que, pour des conditions équivalentes de la qualité des eaux, le substrat végétal soit plus avantageux que le benthique pour un plus grand nombre d'espèces de gastéropodes. Il est certain que la structure même du milieu végétal, fournissant une protection contre les turbulences (Clampitt 1970) et une surface importante disponible à la colonisation (Calow 1973b; Krecker 1939; Rosine 1955), favorise

Tableau 5. Valeurs médianes de la diversité et de la régularité, ainsi que nombre moyen d'espèces par zone sur les substrats végétal et benthique.

Zone	Diversité	Régularité	Nombre d'espèces	Distance approximative du centre de Montréal (km)
 BENTHOS				
Α	1,144	0,722	4,6	-28
O	1,822	0,887	5,8	-30
I	1,255	0,604	4,6	35
S	1,057	0,807	4,2	38
N	0,720	0,360	4,3	62
T	1,459	0,778	3,8	23
VEGETATION	J			
Α	2,101	0,840	6,2	-28
0	1,905	0,765	5,8	-30
1	1,996	0,736	7,0	35
S	1,781	0,718	5,1	38
N	1,600	0,803	5,1	62
T	1,016	0,645	4,3	23

l'implantation d'un plus grand nombre d'espèces de mollusques que le benthos.

L'importance de la nature du substrat dans la distribution des gastéropodes a par ailleurs été reconnue de longue date. Goodrich (1921) a noté que plusieurs espèces du genre Goniobasis étaient physiquement isolées par des substrats différents. Foin (1971) a fait la même remarque en ce qui concerne la distribution de populations d'Oxytrema proxima. Houp (1970) a reconnu que la présence de Physa acuta était en corrélation étroite avec les différents substrats composant le fond d'une rivière. Ce seul aspect du problème suffit à expliquer les différences dans les nombres d'espèces. Bickel (1965) remarque que Physa integra est associée de manière constante à certains macrophytes et branches submergées. Enfin Harman (1972) démontre que la nature du substrat est le principal facteur affectant la présence de plusieurs espèces de gastéropodes dans un milieu donné, le nombre de taxons dans un lac particulier étant de plus proportionnel à la diversité des substrats que l'on y trouve.

La distribution préférentielle de plusieurs espèces de mollusques sur l'un ou l'autre substrat peut d'autre part être expliquée par des considérations d'ordre nutritionnel. En effet, les plantes immergées sont recouvertes d'une riche flore épiphytique, entretenue en bonne partie par des sécrétions de matière organique provenant de la plante support elle-même (Wetzel 1969; Allen 1971). On a démontré par l'analyse de contenus stomacaux la dépendance de plusieurs espèces de gastéropodes pour cette source particulière de nourriture, ingérée de préférence au tissu vasculaire de la plante support. Calow (1970) observe en laboratoire une préférence de Lymnaea pereger pour les chlorophycées. Ce chercheur relie l'anatomie du système digestif de cette espèce au rendement de l'assimilation de plusieurs types de nourriture, celle-ci étant maximale pour les algues vertes. De telles considérations expliqueraient pourquoi certains gastéropodes auront un développement plus limité sur certains types de substrat: on a démontré (Calow 1973b) que les espèces Ancylus fluviatilis et Planorbis contortus, respectivement herbivore et détritivore, ont une préférence marquée en milieu contrôlé pour le type de nourriture associé au substrat où on les trouve plus fréquemment. Le mode d'alimentation luimême dépend en partie du type de nourriture disponible chez ces deux mêmes espèces, soit un raclage du substrat pour en dégager les algues épiphytiques, ou un gobage des détritus organiques. Dans le même sens, on a noté la capacité de nutrition par filtration de *Bithynia tentaculata* (Harman & Berg 1971) lui permettant ainsi de s'adapter à la vie dans un milieu riche en matière organique en suspension.

Il y a des évidences de sélection active de leur nourriture par certains pulmonés. Biomphalaria glabrata (Townsend 1973) s'oriente en réponse à un stimulus chimique constitué par un extrait de nourriture. En milieu naturel, on trouve indirectement des évidences de ce choix de nourriture par l'analyse des contenus stomacaux. C'est ainsi que l'on a fait l'observation que certaines algues très abondantes durant l'été sur le substrat peuplé par Lymnaea catascopium ne sont pas représentées en conséquence dans le bol alimentaire (Pinel-Alloul 1975). La plasticité des besoins nutritionnels de plusieurs espèces a d'autre part été observée par Pip & Stewart (1976), notant des dommages causés par le broutage des gastéropodes sur les plantes leur servant de support uniquement durant les périodes où la densité des mollusques atteignait un maximum. Des observations similaires ont été faites pour Lymnaea stagnalis (Scheerboom & Van Elk 1978), cette espèce ayant une diète basée sur l'absorption de détritus organiques de novembre à juillet, période de l'année où la productivité est faible; elle prend par ailleurs des habitudes phytophages de août à novembre, montrant alors une nette préférence pour le périphyton et les plantes vasculaires.

On peut ainsi voir dans les caractéristiques physiques et biologiques des milieux benthique et végétal la raison des différences dans la distribution des espèces de gastéropodes que l'on y trouve. Protection, surface de contact accrue et meilleure oxygénation favorisent la diversification des individus sur les plantes. Que des pulmonés plutôt que des prosobranches prédominent en milieu végétal pourrait être lié à la fois à des préférences alimentaires et à un besoin plus important d'oxygène. La dépendance plus grande des prosobranches au milieu aquatique, ainsi que leur mode d'alimentation, favoriseraient plutôt leur présence en milieu benthique, de préférence dans des zones plus profondes non sujettes à des dessications saisonnières. Il n'est pas exclu, d'autre part, que des différences dans le comportement des individus appartenant aux divers taxons, les pulmonés étant beaucoup plus actifs que les prosobranches (Hunter 1964), soient en cause dans la limitation de ces derniers au benthos.

Il convient en second lieu d'approfondir l'effet d'une augmentation de la pollution des eaux sur les populations des deux types de substrats. La structure des peuplements, telle que mesurée par la diversité, la régularité et le nombre d'espèces, est affectée de façon sensiblement similaire sur le benthos et la végétation par la détérioration de la qualité des eaux après leur passage dans la région de Montréal. Plusieurs espèces sont rapidement éliminées par la détérioration de la qualité de l'eau. Ainsi Valvata piscinalis et Probythinella lacustris sont absents des milieux benthiques en aval de Montréal; sur la végétation dans la même région Gyraulus parvus, Gyraulus deflectus et Ferrissia parallela sont éliminés des peuplements. Cette simplification de la structure des communautés suite à une perturbation du milieu constitue une réponse assez conventionnelle. En effet, divers chercheurs (Wilhm & Dorris 1968; Orciari & Hummon 1975) ont démontré que, dans le cas d'une forte pollution chimique, il y a diminution marquée de la diversité de la faune benthique en général. Sur le benthos, l'impact d'une augmentation de pollution est beaucoup plus fort le long de la rive nord du fleuve, où les eaux fortements enrichies de rejets domestiques de la rivière des Prairies viennent s'ajouter a celles de la région industrielle de l'Ile de Montréal. Les taux de pollution sont de beaucoup moindres le long de la rive sud du fleuve, moins populeuse et moins industrialisée. Le milieu végétal semble moins sensible à ces différences de qualité, sans doute parce que les peuplements sur ce substrat sont en majorité constitués de gastéropodes pulmonés, moins dépendants du milieu aquatique que les prosobranches plus caractéristiques du benthos. C'est sans doute cette même raison qui permet d'expliquer la forte diminution de la diversité et de ses composantes sur la végétation dans la région de Pointe-aux-Trembles (zone T), soumise aux rejets d'hydrocarbures des raffineries situées un peu plus en amont. On a en effet constaté que les rejets d'hydrocarbures prennent la forme de déversements d'huile, rejetée en abondance lors des précipitations: en effet, des nappes d'huiles recouvrent souvent la surface des eaux près des rives à la suite de fortes pluies. De tels déversements sporadiques affecteront particulièrement le milieu végétal, éliminant les espèces moins résistantes et empêchant la stabilisation des communautés.

La zone I semble constituer un intermédiaire entre eaux de meilleure et de moindre qualité. Sur la végétation, en effet, Lymnaea catascopium, caractéristique des zones plus polluées, prend de l'importance dans les régions O et I, qu'elle distingue, comme on l'a vu, des peuplements des eaux vertes en amont de Montréal. Sur le benthos, à Valvata piscinalis, plus caractéristique des zones N, S et T, vient s'ajouter Lymnaea catascopium, indice d'un échange entre peuplements sur substrats benthique et végétal.

Enfin, aucune différence ne se dégage de nos données entre les faunes de mollusques des eaux vertes (A, S) et des eaux brunes (O, T, N). Quant à leur composition spécifique, on a vu que les échantillons des zones N, S et T se regroupaient spontanément, alors que les échantillons benthiques des zones A et O en faisaient autant. Par ailleurs (tableau 5), la richesse en espèces est comparable dans les zones A et O; il en est de même des zones S et N. Ces constatations portent à croire que les deux types d'eau supportent des populations comparables de gastéropodes.

Remerciements

Nous tenons à remercier Marie-Josée Auclair et Jean Zmyslony, alors étudiants diplômés à l'UQAM, pour leur aide lors du tri et du dénombrement des spécimens, ainsi que Mme Muriel Smith, Musée national des sciences naturelles (Ottawa), qui a bien voulu en vérifier les déterminations.

Summary

- 1. Freshwater gastropods were studied in the Saint-Lawrence river near Montreal to characterize the composition of populations covering benthos and vegetation in regions of differing water quality.
- 2. Ninety-eight samples were collected simultaneously from the benthos with a grab, and on macrophytes by hand. The region studied included six ecological zones: green waters (A) and brown waters (B) upstream Montreal, south shore (S),

northern shore (N), the seaway canal (I), and an area heavily polluted by refinery effluents (T) downstream Montreal. Water quality varied widely between these areas. Pollution levels were larger in zones N, S and T, intermediate in zone I and minimal in zones A and O.

- 3. Eighteen species of gastropods were identified. After conversion of the results to logarithms of relative abundances, affinities between samples were measured using Manhattan's metric. WPGMA clustering, principal coordinate analysis, and discriminant analysis were used in a first approach to describe and characterize the differences between samples. Contingency tables showed that clustering was dependent on both the type of substrate and the pollution level.
- 4. A discriminant analysis model describes the species composition of populations in the benthos and on the macrophytes, as well as the qualitative transformations due to an increase in pollution levels. Shannon's diversity index enabled us to show the transformations of population structure on both types of substrates, due to a deterioration of water quality.
- 5. Benthic populations were characterized by a predominance of Bithynia tentaculata, Valvata piscinalis, Valvata tricarinata and Probithynella lacustris, all prosobranchs. Pulmonates predominated on macrophytes, including Lymnaea catascopium, Ferrissia parallela, Promenetus exacuous, Gyraulus parvus and G. deflectus. Upstream Montreal, Probithynella lacustris and Valvata tricarinata characterized benthic populations, while on the vegetation Ferrissia parallela and Gyraulus deflectus were more representative. In more polluted areas, Valvata piscinalis characterized benthic substrates, and Lymnaea catascopium macrophytes. Upstream Montreal, snail populations covering vegetation in green waters were represented by Gyraulus parvus and Promenetus exacuous, while in brown waters Lymnaea catascopium was more important. Such differences were not observed in the benthos. Lymnaea catascopium was diagnostic of gastropod populations colonizing macrophytes, regardless of pollution levels.
- 6. A decrease in the number of species was the characteristic response to increasing pollution levels both in the benthos and on the macrophytes. The high hydrocarbon levels of zone T was related to a strong decrease in the diversity of snail

populations on the vegetation. This could be related to the sporadic oil spills observed in this area after heavy rains.

7. The predominance of prosobranchs in the benthos might be due to a greater dependence of these snails on the aquatic medium, the inverse consideration partly explaining the preference of pulmonates for macrophytes. Differences in diet and mode of nutrition can also explain this discrepancy: prosobranchs are often detritus or filter feeders while pulmonates are mostly scrapers.

Bibliographie

- Allen, H. L., 1971. Primary productivity, chemo-organotrophy and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of a lake. Ecol. Monogr. 41: 91-97.
- Ahmad, A., Chodorowski, A. & Legendre, P., 1974. Studies on the effects of pollution on the diatom communities of the St. Lawrence river near Montreal. Proc. 9th. Canadian Symp. Water Poll. Res. Can.: 135-141.
- Bartlett, M. S., 1948. Internal and external factor analysis. Br. J. Psychol. statist. Sect. 1: 77-85.
- Basch, P. F., 1963. A review of the recent fresh-water limpet snails of North America. Bull. Mus. comp. Zool. 129: 401-461.
- Bickel, P., 1965. The role of aquatic plants and submerged structures in the ecology of a freshwater pulmonate snail Physa integra (Hold). Sterkiana 18: 17-20.
- Calow, P., 1970. Studies on the natural diet of Lymnaea pereger obtusa (Kobelt) and its possible ecological implications. Proc. malac. Soc. Lond. 34: 203-220.
- Calow, P., 1973a. Gastropod association within Malham Tarn, Yorkshire. Freshwater Biol. 3: 521-534.
- Calow, P., 1973b. Field observations and laboratory experiments on the general food requirements of 2 species of fresh water snail Planorbis contortus and Ancylus fluviatilis. Proc. malac. Soc. Lond. 40: 483-489.
- Clampitt, P. T., 1970. Comparative ecology of the snails Physa gyrina and Physa integra (Basommatophora-Physidae). Malacologia 10: 113-148.
- Clarke, A. H., 1973. The freshwater mollusks of the Canadian Interior Basin. Malacologia 13: 1-509.
- Foin, T., 1971. The distribution pattern of the freshwater prosobranch Oxytrema proxyma (Say). J. Eleska Mitchell Sci. Soc. 87: 1-10.
- Goodrich, C., 1921. Three new species of Pleuroceridae. Occas Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 91: 1-5.
- Gouin, D. & Malo, P., 1977. Description des mélanges. Rapport technique no. 13. Comité d'Etude sur le Fleuve St-Laurent. SPEQ ed. 43 pp.
- Gower, J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. Biometrika 53: 325-338.

- Gravel, Y. & Pageau, G., 1976. Les ressources biologiques et récréatives du St-Laurent sont-elles inépuisables? L'Ingénieur 62: 31-36.
- Harman, W. N. & Berg, C. O., 1971. The freshwater gastropods of central New York with illustrated keys to genera and species. Search: Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Entomol. (1thaca) 1: 1-68.
- Harman, W. N., 1972. Benthic substrates: their effect on freshwater mollusks. Ecology 53: 271-277.
- Houp, K. H., 1970. Population dynamics of Pleurocera acuta in a Central Kentucky limestone stream. Am. Midl. Natur. 83: 81-88.
- Hunter, R., 1964. Physiological aspects of ecology in nonmarine mollusks. In: Wilbur & Yonge (eds) Physiology of Mollusca, pp. 83-126. Academic Press, New York. 625 pp.
- Krecker, F., 1939. A comparative study of the animal populations of certain submerged aquatic plants. Ecology 20: 553-563.
- Lacoursiere, E., Vaillancourt, G. & Couture, R., 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.
- Lloyd, M. & Ghelardi, R. J., 1964. A table for calculating the 'equitability' component of species diversity. J. anim. Ecol. 33: 217-225.
- Orciari, R. D. & Hummon, W. D., 1975. A comparison of benthic oligochaete populations in acid and neutral lentic environments in southeastern Ohio. Ohio J. Sci. 75: 44-49.
- Pageau, G., Gravel, Y. & Levesque, L., 1971. The ichthyofauna and flora of Lake St-Louis on the St-Lawrence river near Montreal, Quebec: General features and recent changes. Proc. 14th. Conf. Great Lakes Res.: 79-89.
- Pinel-Alloul, B., 1975. Etude écologique des Lymnaeidés (mollusques, gastéropodes, pulmonés) du lac St-Louis près de Montréal, Québec. Thèse de doctorat. Université de Montréal. 206 pp.

- Pip, E. & Paulishyne, W. F., 1970. The ecology and distribution of Promenetus exacuous Say (Gasteropoda: Planorbidae) in southern Manitoba. Can. J. Zool. 49: 367-372.
- Pip, E. & Stewart, J. M., 1976. The dynamics of two aquatic plant-snail associations. Can. J. Zool. 54: 1192-1205.
- Pip, E., 1978. A survey of the ecology and composition of submerged aquatic snail-plant communities. Can. J. Zool. 56: 2263-2279.
- Rosine, W. N., 1955. The distribution of invertebrates on submerged aquatic plant surfaces in Muskee Lake, Colorado. Ecology 36: 308-314.
- Shannon, C. E., 1948. A mathematical theory of communication. Bell System tech. J. 27: 379-423, 623-656.
- Scheerboom, J. E. M. & van Elk, R., 1978. Field observations on the seasonal variations in the natural diets and haemolymphglucose concentration of the pond snail Lymnaea stagnalis Linnaeus. Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C. Biol. Med. Sci. 81: 365-376.
- Sokal, R. R. & Michener, C. D., 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. Univ. Kansas Sci. Bull. 38: 1409-1438.
- Townsend, C. R., 1973. The food-finding orientation mechanism of Biomphalaria glabrata (Say). Anim. Behav. 21: 544-548.
- Wetzel, R. G., 1969. Factors influencing photosynthesis and excretion of dissolved organic matter by aquatic macrophytes in hard-water lakes. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 49:
- Whittaker, R. H., 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr. 22: 1-44.
- Wilhm, J. L. & Dorris, T. C., 1968. Biological parameters for water quality criteria. BioScience 18: 477-481.

Recu le 21 mai 1981.