

Les Malacocénoses de quatre lacs haut-alpins

J. Mouthon¹

Au cours d'une prospection malacologique de quatre lacs haut-alpins (altitude 2 000 m) et d'un ruisseau affluent, 7 espèces de mollusques, 5 bivalves et 2 gastéropodes ont été inventoriées.

Une analyse de la répartition des peuplements dans les zones littorales, sublittorales et profondes est effectuée. Les malacocénoses répertoriées correspondent aux groupements caractéristiques du cours supérieur des écosystèmes d'eau courante et apparaissent comme très sensibles à une augmentation même locale de la minéralisation des eaux.

The molluscs of four high-alpine lakes.

In a survey of the molluscs of four high-alpine lakes (altitude 2 000 m) and a tributary stream, seven species were recorded; five bivalves and two gastropods.

An analysis was made of the distribution of the populations in the littoral, sublittoral and profundal zones. The mollusc cenoses are similar to groups characteristic of the upper reaches of rivers and appear to be very sensitive to local increases in the mineralisation of the water.

Les études écologiques d'écosystèmes lacustres d'altitude (2 000 m) sont peu nombreuses. En France seuls quelques lacs des massifs d'Estibère et de Néouvielle comme le lac de Port Bielh dans les Pyrénées ont fait l'objet d'un inventaire faunistique plus ou moins détaillé (Angelier 1961, Laville 1972, Giani et Laville 1973, Juget et Giani 1974). Toutefois certains groupes de macro-invertébrés comme les mollusques n'ont pas été étudiés.

En ce qui concerne la faune malacologique, les données que l'on possède se rapportent uniquement aux populations des zones littorales de plusieurs lacs et étangs du massif du Carlit dans les Pyrénées. (Kuiper 1964, Combes et al 1971) et des Alpes (Blanchard et Richard 1897, Coutagne 1929, Jayet 1973, Kuiper 1974).

A la demande du Ministère de l'Environnement et dans le but de dégager des propositions de gestion des milieux lacustres d'altitude, une diagnose écologique de quatre plans d'eau alpins (Rapport CEMAGREF 1983) a été entreprise. Nous présentons ici les résultats d'une prospection malacologique de ces lacs.

1. Laboratoire d'hydrobiologie du CEMAGREF, 3, quai Chauveau, 69009 Lyon.

1. — Cadre topographique

Les quatre lacs étudiés se trouvent dans le département des Hautes-Alpes, au Nord de Briançon et à l'Est des cols du Galibier et du Lautaret.

Le lac du Grand Ban, les lacs Rond et de la Clarée, petite pièce d'eau dans laquelle aucun mollusque ne fut découvert, se succèdent au pied du col des Rochilles. Ces plans d'eau étant séparés par des barrages d'éboulis plus ou moins perméables, le Grand Ban se vide dans le lac Rond qui à son tour alimente partiellement la source de la Clarée.

Surplombant la vallée de Névache on trouve le lac du Serpent dont une partie des eaux alimente le lac Laramon situé en contrebas, l'exutoire de ce dernier allant grossir la Clarée, impétueux torrent qui draine les eaux de cette vallée. A l'inverse des écosystèmes précédents leur niveau demeure stable.

Ces lacs, dont les principales caractéristiques morphologiques figurent dans le tableau 1, sont totalement dépourvus de ceinture végétale.

	Lac Grand Ban	Lac Rond	Lac du Serpent	Lac Laramon
Altitude (m)	2450	2380	2450	2360
Long. max. (m)	300	435	250	450
Larg. max. (m)	160	210	185	175
Prof. max. (m)	10	9	10	12

Tableau 1. Principales caractéristiques morphologiques.

2. — Données géologiques et physico-chimiques

Pendant la période de dégel, on constate l'existence d'une stratification thermique inverse. Au cours de l'été les températures maximales¹ de ces quatre lacs demeurent basses ; Grand Ban 14° 3, Lac Rond 12° 2, Serpent 12° 5, Laramon 12° 2 et sans doute en partie à cause de leur faible profondeur le brassage des eaux semble permanent (cf. rapport CEMAGREF 1983).

L'évolution, d'avril à septembre, de l'oxygène dissous révèle un déficit important des concentrations de ce paramètre en fin de période de dégel, dans la zone profonde des lacs du Serpent et Laramon (fig. 1). Il en est probablement de même pour le Grand Ban et le Lac Rond pour lesquels les mesures du printemps n'ont pu être réalisées, la masse d'eau étant semble-t-il totalement prise par les glaces.

Les quatre lacs étudiés sont disséminés sur les enveloppes sédimentaires des zones briannonnaise et subbriannonnaise. Le bassin versant surplombant la vallée glaciaire où s'étalent les lacs du Grand Ban

et Rond est surtout constitué par des terrains d'âge triasique calcaréo-dolomitiques. De ce fait leurs eaux sont plus minéralisées et riches en alcalino-terreux, mais cependant plus pauvres en sulfates que celles des lacs Laramon et du Serpent environnés par les couches du Houiller (grès, schistes péli-tique, conglomérats à galets de quartz et micaschistes). Toutefois les concentrations en sels dissous de ces eaux demeurent plutôt réduites (Tableau II), par conséquent ces milieux lacustres peuvent être classés dans les écosystèmes qualifiés d'oligotrophes (Vollenweider 1975).

3. — Techniques d'échantillonnage

Les mollusques de la zone littorale et de l'afférence ont été récoltés à l'aide d'un troubleau à base rectangulaire (Long = 25 cm, Haut = 18 cm). L'échantillonnage réalisé sur toute la largeur de la zone littorale représente une surface totale de 1, 2, parfois 3 m² par station. Les zones profondes ont été prospectées à l'aide d'une Benne Petersen (surface = 350 cm²), trois à six dragages étant effectués à chaque point d'échantillonnage.

1. Températures relevées en surface le 03/09/80.

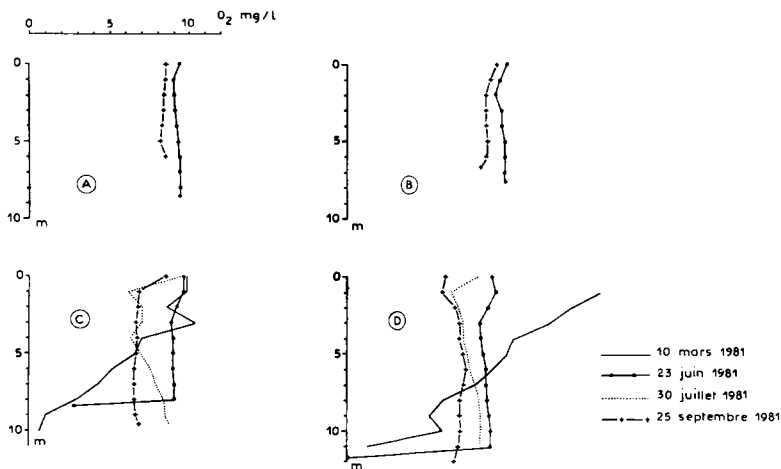


Fig. 1. Evolution des concentrations de l'oxygène dissous. A, Grand Ban - B, Rond - C, Serpent - D, Laramon.

Tableau II. Données physico-chimiques, analyses du 3/9/1980.

	Lac Grand Ban			Lac Rond			Lac du Serpent				Lac Laramon				Affé- rence
	0m	-3	Fond -6	0	-3	Fond -6	0	-3	-6	Fond -9	0	-3	-7	Fond -12	
° C	9,8	9,4	9	8,3	7,7	5,5	8,6	8,2	7,9	7,7	8,9	8,9	8,8	8,7	10,3
Ph	8,4	8,3	8,4	8,1	8,1	8,1	8,1	7,5	7,4	7,8	7,2	7,3	8,1	7,3	8,4
Cu ₅	118	118	119	135	136	145	72	72	71	72	66	65	65	65	84
Oxyd. mg/l	0,31	0,26	<0,1	0,33	0,30	0,23	0,2	0,02	0,44	0,05	0,24	0,76	0,94	3,2	1,51
NH ₄ ⁺	0,15	0,10	0,26	0,08	0,08	0,06	0,06	0	0,026	0,23	0,08	0,01	0,05	0,01	0,026
NO ₂ ⁻	0,03	0	0	0	0	0	0	0,07	0,03	0,03	0	0	0	0	0
NO ₃ ⁻	0	0,09	0	0	0,09	0,18	0,22	0	0,18	0,75	0,09	0,04	0,27	0	0,27
PO ₄ ⁻⁻⁻	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,13	0	0
SiO ₂	0,2	0,2	0,5	0,3	0,4	0,5	2	1,8	2	2	1,6	1,5	1,5	1,5	3
HCO ₃ ⁻	64	67	61	73	73	73	30	31	31	31	28	27	31	27	31
Cl ⁻	<0,5	<0,5	<0,5	4,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5	<0,5
SO ₄ ⁻⁻	0	0	0	1	0	0	6	5	5	6	5	4	5	5	3
Ca ⁺⁺	18	18	18,4	19	19,6	19,6	11	11	9	9	9	8,6	8,6	8,6	11,2
Mg ⁺⁺	3,3	3,4	3,4	3,5	3,4	4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,4	2,1	2,1	2	2
K ⁺	<0,05	0,08	<0,05	0,16	0,12	0,2	0,32	0,28	0,32	0,32	0,32	0,28	0,32	0,6	0,36

L'abondance des espèces prélevées est ensuite rapportée au m².

Les échantillons furent tamisés à 450 μ et triés sous la loupe binoculaire.

Les prélèvements réalisés au cours du mois de juillet 1981 concernent 25 points répartis dans les zones littorales et profondes de ces quatre lacs.

4. — Les Malacocénoses

4.1. — Répartition des espèces dans la zone littorale (0 1,5 m)

a) Les lacs Rond et du Grand Ban

Compte tenu des variations importantes du niveau des eaux que subissent ces deux écosystèmes, leur remplissage étant maximal pendant la période du prélèvement, aucun mollusque n'a pu être récolté dans leur zone littorale.

b) Le lac du Serpent

L'essentiel de la faune malacologique de ce lac est constitué par deux espèces de Sphaeriidae : *Pisidium casertanum* et *Pisidium hibernicum*, inégalement réparties dans la zone rivulaire (tableau 3 et

fig. 2). Seuls deux spécimens de *Lymnaea truncatula* ont pu être récoltés au voisinage de l'arrivée de petits ruisselets de drainage à fond riche en matières organiques (Point 1) dans lesquels cette espèce se développe préférentiellement.

L'abondance brute des espèces de pisidies varie remarquablement d'un point d'échantillonnage à l'autre. Elle est minimale au point 4, au niveau duquel se trouve une beine réduite, pentue, constituée par une granulométrie grossière où débouche un ruisseau à écoulement torrentiel, aux eaux fraîches et peu minéralisées. Lorsque la zone littorale s'élargit les sédiments fins prédominent et l'abondance augmente (points 2 et 3). Cependant c'est au voisinage de l'arrivée dans le lac de plusieurs ruisselets à écoulement lent, drainant sa bordure marécageuse et provoquant sans doute un enrichissement local du milieu en substances dissoutes, que la densité des deux espèces de pisidies répertoriées (cf. Lac Laramon) est maximale (Point 1).

c) Lac Laramon

Quatre espèces de mollusques ont été recensées dans la zone littorale de ce plan d'eau ; une espèce de Gastéropode, *Lymnaea peregra*, et trois espèces de Sphaeriidae : *Pisidium mitidum* venant s'ajouter aux deux pisidies peuplant le lac précédent (Tableau III).

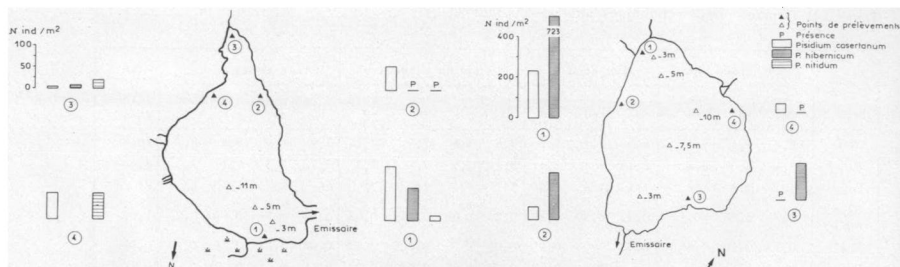


Fig. 3. Distribution de l'abondance (m^2) des Sphaeriidae dans la zone littorale du lac Laramon et emplacement des points d'échantillonnage dans les zones sublittorales et profondes.

Tableau III. Abondance au m^2 des espèces de mollusques aux différentes profondeurs prospectées.

Profondeur (m)	Lac Grand Ban			Lac Rond					Lac du Serpent					Lac Laramon				Affé- rence
	0-5	-8	-10	0-1,5	-2	-3	-4	-9	0-1	-3	-5	-7,5	-10	0-1	-3	-5	-11	
<i>Lymnaea peregra</i> (Muller)																		15
<i>Lymnaea truncatula</i> Muller										2								
<i>Psidium casertanum</i> (Poli)	996	776		460	760	48	4	112	24	16	8	160	78	24	4			1070
<i>Psidium hibernicum</i> Westerlund		8		24				8	359	40	8							
<i>Psidium nitidum</i> Jenyns													23		12			
<i>Psidium personatum</i> Malm																		
<i>Psidium subtruncatum</i> Malm			40			116												32
Nb sp	-	1	3	-	1	3	1	2	3	2	2	1	1	4	1	3	1	2
Nb ind/ m^2	-	996	824	-	460	900	48	112	473	64	24	8	160	188	24	80	4	2102

L'abondance brute des bivalves est maximale au point 1 où conflue un ruisseau drainant une zone marécageuse à fond riche en limon et en matières organiques, aux eaux plus minéralisées que celles du lac lui-même (Tableau II), et dans lequel prolifèrent *Psidium casertanum* et *Psidium personatum*. En outre, on constate que c'est également à cette extrémité du plan d'eau que *Lymnaea peregra* atteint sa densité maximale : 15 Ind/ m^2 (fig. 3).

Psidium nitidum, peu représentée dans les sédiments tourbeux (point 2), atteint une abondance notable au point 4 où la granulométrie (sableuse) est plus grossière qu'au point 1 (sablo-limoneuse).

4.2. — Distribution bathymétrique

En raison du marnage important qui affecte le niveau de leurs eaux, c'est respectivement à partir de 5 m dans le Grand Ban et de 2 m dans le lac Rond (lorsque leur remplissage est optimum) que l'on ren-

contre quelques spécimens de *Psidium casertanum* (fig. 4, 5 et 6). C'est cette espèce, sans doute la plus rustique, la plus résistante au gel et à la dessiccation parmi les psidies (Favre 1927 ; Kuiper 1966 ; Danneel et Hinz 1974) qui colonise les fonds particulièrement exposés des zones rivulaires de ces deux lacs. En revanche *Psidium hibernicum* et *Psidium subtruncatum* vivent plus en profondeur puisqu'elles n'apparaissent qu'aux environs de 8 m dans le Grand Ban et de 3 m dans le lac Rond (fig. 6).



Fig. 4. Points d'échantillonnage dans les zones sublittorales et profondes des lacs Grand Ban (A) et Rond (B).

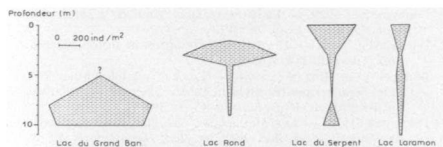


Fig. 5. Distribution bathymétrique des mollusques.

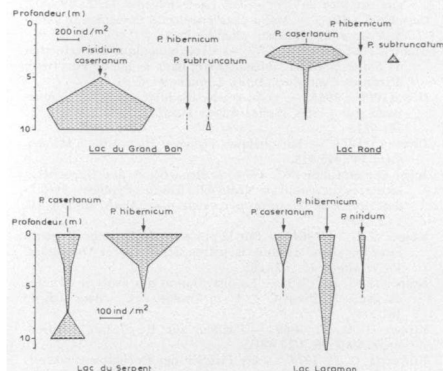


Fig. 6. Distribution bathymétrique des différentes espèces de mollusques.

A l'exception du Grand Ban où règnent des conditions très particulières (marnage important) on enregistre, pour les trois autres lacs une diminution importante de l'abondance des espèces en fonction de la profondeur probablement due aux trop faibles concentrations en oxygène dissous régnant au voisinage des fonds, notamment en fin de période hivernale (fig. 1, 5 et 6).

L'abondance maximale atteinte par *Pisidium casertanum* dans les fonds du lac du Serpent pourrait être liée à des arrivées d'eau sous-lacustres ; c'est peut-être également le cas dans le Grand Ban. En revanche sa disparition à partir de 5 m dans le lac Laramon est surprenante.

5. — Remarques et discussion

Les spécimens de *Lymnaea peregra* du Lac Laramon présentent une coquille aux premiers tours de

spire généralement très érodés, moins globuleuse que les exemplaires de plaine mais de longueur maximale voisine (environ 19 mm) ; ils appartiennent à la variété *nivalis* (in Germain 1931).

Les espèces de Sphaeriidae récoltées possèdent une coquille mince, fragile, une charnière étroite, et, particulièrement en ce qui concerne *Pisidium casertanum* et *P. hibernicum* dont la forme particulière a été qualifiée de *giganteum* (Favre 1927), atteignent une taille bien supérieure à celle de leurs voisines de plaine.

Ces bivalves présentent donc un ensemble de caractéristiques particulières, déjà décrites par d'autres auteurs (Jayet 1973, Kuiper 1974), propres à la fois aux milieux de hautes altitudes et à la zone circum-boréale (Kuiper 1964).

Les valves de pisidies montrent des arrêts de croissance nets, fortement marqués, mais ces « annuli » ne permettent pas de tirer des conclusions quant à la longévité de ces bivalves (Meier-Brook 1970, Heard 1977, Kuiper 1983).

Toutefois, comme l'a constaté Jayet (1973), les irrégularités de croissance des pisidies des milieux haut-alpins ne déterminent pas de profil irrégulier en zig zag des valves, comme cela a pu être observé sur des exemplaires actuels de *Pisidium obtusale* Clessin notamment du nord de la Suède (Odhner 1951 ; Dance 1962), de Sibérie (Kuiper 1969), ou fossiles du pléistocène récent (Favre et Jayet 1938).

Il est par ailleurs surprenant de constater que *Pisidium conventum* Clessin, espèce sténotherme d'eau froide à distribution « nordique pré-alpine » abondante dans la zone littorale des milieux lacustres nordiques (Stelfox et al. 1972, Kuiper 1974) et *Pisidium lilljeborgii* (Clessin) à distribution alpine et holarctique (Kuiper 1966), abondante dans plusieurs lacs du Jura (Mouthon 1981b) sont absentes des zones littorales et profondes de ces écosystèmes dans lesquels on pourrait s'attendre à les rencontrer.

Comme on l'a observé dans les lacs du Serpent et de Laramon, gastéropodes et sphaeriidae sont très sensibles à une augmentation même locale de la minéralisation des eaux se traduisant par un accroissement remarquable de l'abondance de ces espèces. Ce phénomène déjà observé lors de diagnostics écologiques de plusieurs lacs jurassiens (Mouthon op. cit.) montre l'intérêt d'une analyse quantitative de la distribution des mollusques dans l'ap-

préciation de l'impact des afférences et des rejets en milieu lacustre.

Les malacocénoses des quatre lacs haut-alpins composées de : *Pisidium subtruncatum*, *Pisidium nitidum* et *Lymnaea peregra* correspondent aux groupements caractéristiques du cours supérieur (Rhithron supérieur et moyen) des écosystèmes d'eaux courantes (Mouthon 1981a). Seule *Pisidium hibernicum*, espèce plutôt eurytope et généralement peu abondante dans les eaux courantes (Kuiper 1966), mais que j'ai récoltée en abondance dans deux petites rivières aux eaux peu minéralisées, La Moine (département Loire-Atlantique) et Le Rahin (département Haute-Saône), aux niveaux de seuils réduisant notablement la vitesse du courant, semble faire exception.

Des recherches sont en cours, visant à vérifier si il existe réellement une identité entre la distribution longitudinale théorique des mollusques dans les écosystèmes d'eaux courantes (Mouthon op. cit.) et les malacocénoses de milieux lacustres parvenus à différents degrés de trophie.

Remerciements

Je remercie Monsieur J. G. J. Kuiper (Institut Néerlandais, Paris), le Personnel du Laboratoire d'Hydrobiologie d'Aix-en-Provence et particulièrement Messieurs Dumont B. et Rivier B. pour l'aide qu'ils m'ont apportée, Madame Monnier qui s'est chargée de l'exécution des graphiques, et la 31^e escadrille d'hélicoptères légers (27^e Division alpine) de Talard qui a considérablement facilité nos déplacements.

Travaux cités

Angelier (E.). 1961. — Les lacs de l'Estibère : remarques sur le peuplement des lacs de montagne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 96 (1/2) : 7-14.
 Blanchard (R.) et Richard (J.). 1897. — Sur la faune des lacs élevés des Hautes-Alpes. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 10 : 43-61.
 Combes (C.L.), Kuiper (J. G. J.) et De Stefano (Y.). 1971. — Ecologie des espèces du genre *Pisidium* PF. (Mollusques, Sphaeriidae) dans les étangs du Carlit (Pyrénées). *La Terre et la Vie*, 25 : 96-121.

Coutagne (G.). 1929. — La Faune malacologique de la Tarentaise. *Ann. Soc. Limn. Lyon*, 74 : 7-79.
 Dance (S.P.). 1962. — On the genus *Pisidium* at Upton Warren. *Phil. Trans. B.* 244 : 418-421.
 Dannel (I.) et Hinz (W.). 1974. — Trockenresistenz dreier *Pisidium*-Populationen (Bivalvia) in Abhängigkeit von der relativen Luftfeuchtigkeit. *Hydrobiologia* 45, 1 : 39-43.
 Favre (J.). 1927. — Les Mollusques post-glaciaires du Bassin de Genève. *Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève*, 40, 3 : 171-434.
 Favre (J.) et Jayet (A.). 1938. — Deux gisements post-glaciaires anciens à *Pisidium Vincentianum* et *Pisidium lapponicum* aux environs de Genève. *Ecl. Geol. Helvetiae* 31, 2 : 395-402.
 Germain (L.). 1931. — *Mollusques terrestres et fluviatiles*. In Faune de France, 21-22, Lechevalier éd. Paris, 897 p.
 Gianì (N.) et Laville (H.). 1973. — Cycle biologique et production de *Sialis lutaria* L. (Mégaloptère) dans le lac de Port-Bielh (Pyrénées Centrales). *Annl. Limnol.*, 9 : 45-61.
 Heard (W.H.). 1965. — Comparative life histories of North American pill Clams (Sphaeriidae : *Pisidium*). *Malacologia* 2 : 381-411.
 Jayet (A.). 1973. — Sur quelques *Pisidium* Haut-Alpins. *Malacologia* 14 : 415-418.
 Juget (J.) et Gianì (N.). 1974. — Répartition des Oligochètes lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées) avec la description de *Pelosclex pyrenaeus* n. sp. *Annl. Limnol.*, 10, 1 : 33-53.
 Kuiper (J. G. J.). 1964. — Sur la présence des espèces du genre *Pisidium* dans les eaux lacustres des Pyrénées Orientales. *Vie et Milieu* 15 : 677-685.
 Kuiper (J. G. J.). 1966. — La distribution des espèces vivantes du genre *Pisidium* C. P. F. en France. *J. Conchylol* 105, 4 : 181-215.
 Kuiper (J. G. J.). 1969. — *Pisidien* aus Kasakstan, Sibirien. *Arch. Moll.* 99, 1/2 : 49-53.
 Kuiper (J. G. J.). 1974. — Die *Pisidien* der Hochalpengewässer. *Arch. Moll.* 104 : 1-27.
 Kuiper (J. G. J.). 1983. — The Sphaeriidae of Australia. *Basteria* 47 : 3-52.
 Laville (H.). 1972. — Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). I. Systématique, écologie, phénologie. *Annl. Limnol.* 7 : 173-332.
 Meier-Brook (C.). 1970. — Untersuchungen zur Biologie einiger *Pisidium* Arten. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 38 : 73-110.
 Mouthon (J.). 1981a. — Typologie des Mollusques des eaux courantes. Organisation biotypologique et groupements socio-écologiques. *Annl. Limnol.* 17 : 143-162.
 Mouthon (J.). 1981b. — Les Mollusques des lacs de l'Abbaye et des Rousses (Massif du Jura). *Ann. Scient. Univ. Besançon*, 4, 2 : (sous presse).
 Odhner (N.). 1951. — Swedish high mountain mollusca. In « The mountain fauna of the Virihaure area in Swedish Lapland ». *Acta Univ. Lund. (N. S.)* 46 : 26-50.
 Rapport CEMAGREF...
 Vollenweider (R. A.). 1975. — Input-Output models, with special reference to the phosphorus loading concept in Limnology. *Rev. Suisse Hydrol.* 37, 1 : 53-84.