



Bochet au milieu des macrophytes © J.-C. Bertoniello

Biologie et écologie

La vie dans les lacs : comment est-elle arrivée ?

► Brigitte Lods-Crozet, DGE, Canton de Vaud •

C'est dans l'eau que la vie sur la terre est apparue, d'abord dans les océans puis dans les milieux d'eau douce qui ne représentent aujourd'hui que 2,5% de l'eau (glaciers compris) de la planète. Progressivement, grâce au phénomène de migration, la vie lacustre s'est diversifiée et spécialisée. Plus récemment, le développement des sociétés humaines a accéléré les échanges d'espèces entre milieux.

Les grands lacs alpins sont jeunes

Les grands lacs alpins ont été façonnés par l'action érosive des glaciers dont le dernier retrait date d'environ 14 000 ans. Au maximum de la glaciation, il y avait une épaisseur de glace d'environ 800 à 1 000 m au-dessus du niveau de l'eau du Léman (voir question 1-01 : *Naissance et transformation des lacs : du temps des mammoths à nos jours*).

La colonisation initiale par les affluents a été rendue souvent difficile, les voies de circulation des espèces étant barrées par des obstacles naturels. Le Léman a ainsi été préservé des échanges biologiques des bassins du Rhône et du Rhin par un isolement naturel, géographique et hydrologique, causé par exemple par les pertes du Rhône à Bellegarde, dans l'Ain. Le fleuve s'engouffrait alors dans une sorte de canyon infranchissable pour la plupart des espèces. Aujourd'hui, ce site est noyé sous les eaux de la retenue du barrage de Génissiat.

Migration active et transport passif

La colonisation naturelle après les glaciations s'est faite par remontée dans les rivières. Les végétaux et animaux qui ont colonisé les lacs alpins se trouvaient dans deux refuges : le bassin ponto-caspien (est de l'Europe) et le bassin méditerranéen. Les mécanismes de colonisation ont été très actifs, par migration vers l'amont le long des cours d'eau pour les poissons, les invertébrés et les insectes en phase aérienne.

Un transport passif s'est aussi fait, soit par le milieu aquatique pour les organismes en suspension (plancton végétal et animal, graines des végétaux), et pour les larves planctoniques de certains invertébrés vivant sur le fond (comme les moules), soit par le vent (graines), soit par les vertébrés (oiseaux, mammifères), transporteurs malgré eux des organismes végétaux et animaux. L'homme a bien sûr contribué à la colonisation des lacs et ce phénomène a eu tendance à s'accélérer avec la mondialisation des

Existe-t-il des lacs sans vie ?

Même dans les eaux souterraines, dans un lac sur le front d'un glacier, dans les abysses du lac Baïkal ou encore au sein des eaux sulfureuses d'un lac de cratère, la vie est présente. Si les micro-organismes pullulent, les algues et même des crustacés, des insectes et des amphibiens, ont développé des stratégies pour s'adapter et réussir à croître et se reproduire dans des milieux a priori inhospitaliers.



Photo 1 – Mulette épaisse, *Unio crassus* (© H. Vicentini)



Photo 2 – Larve d'éphémère,
Choroterpes picteti (© J.-L. Gattolliat)

transports aériens et fluviaux (eaux de ballast des embarcations), l'interconnexion des fleuves via des canaux, l'aquaculture, la gestion piscicole, etc.

Actuellement, plus de mille espèces vivent dans les eaux des grands lacs, du rivage aux plus grandes profondeurs, sans tenir compte des organismes microscopiques (voir question 2-02 : *Y a-t-il des organismes microscopiques dans les lacs?*).

La diversité change-t-elle encore ?

Des changements dans la diversité de la faune et de la flore sont survenus au cours des millénaires par des processus de migration, colonisation, acclimatation, compétition et extinction. Le développement humain accélère ces changements.

L'enrichissement en matières nutritives du milieu (eutrophisation), les constructions de remblai en zone littorale, et la régulation du niveau des eaux, ont provoqué la quasi disparition, des grandes moules (photo 1) dans les zones alluviales d'embouchures de rivières, d'insectes éphémères (photo 2) caractéristiques des grèves de gravier ou encore de la littorale uniflore, plante des grèves graveleuses périodiquement submergées.

Certaines espèces d'invertébrés aquatiques avec un plus fort potentiel d'expansion, comme la moule zébrée, sont arrivées dans les grands lacs alpins en provenance de la région ponto-caspienne dès le début des années 1960 via les bassins du Rhône ou du Rhin. Plus d'une vingtaine d'entre elles se sont acclimatées (voir question 2-07 : *Les espèces invasives sont-elles dangereuses?*).

Les poissons, une histoire très récente

Les premières colonisations se sont faites par des espèces d'eau froide comme les salmonidés (truite, corégone et omble chevalier) qui, après l'époque du retrait des glaciers, migraient en mer pour grossir et remontaient les rivières pour se reproduire.

Depuis, plus du tiers des espèces du Léman ont été introduites par l'homme, dès le Moyen Âge, pour des besoins d'exploitation piscicole (voir question 4-04 : *Comment est gérée la ressource piscicole des lacs?*). Par surexploitation piscicole, deux espèces indigènes du Léman, la féra et la gravenche, ont disparu au début du xx^e siècle.

Ce qu'il faut retenir

Les grands lacs alpins sont des systèmes ouverts où la vie s'est peu à peu établie. Les processus de colonisation ont commencé très tôt et perdurent, provoquant des changements incessants, accélérés par l'action humaine. La biodiversité que nous connaissons dans les lacs alpins est en partie le résultat de l'action de l'homme.

Y a-t-il des organismes microscopiques dans les lacs ?

► Stéphan Jacquet, Orlane Anneville, Isabelle Domaizon, Frédéric Rimet, INRA CARRTEL •

Les organismes microscopiques sont présents dans tous les milieux aquatiques. Les lacs alpins ne font pas exception à cette règle et abritent une communauté abondante et très diversifiée d'organismes planctoniques (de pleine eau) ou benthiques (vivant sur le fond), dont le rôle est primordial pour le fonctionnement écologique de ces écosystèmes.

Des êtres invisibles, nombreux, divers et importants

Complètement invisibles ou à peine visibles à l'œil nu, les organismes microscopiques (micro-organismes) (photo 1) sont à la fois abondants, diversifiés et caractérisés par une variété de rôles qui les rendent essentiels dans le fonctionnement écologique des écosystèmes, c'est-à-dire dans tous les processus de transformation de la matière organique et des nutriments, ou de décomposition.

De taille nano à millimétrique, ils vivent en pleine eau et se déplacent au gré des courants ; c'est le cas du plancton. D'autres sont plutôt typiques des substrats meubles (sédiments) ou durs (cailloux, rochers, épaves).

En plus de leur rôle fonctionnel (voir question 2-09 : *Qu'est-ce qu'un écosystème lacustre ?*), certains sont aussi des bio-indicateurs de la qualité de l'eau (voir question 3-03 : *Comment mesure-t-on la qualité de l'eau ?*).



Photo 1 – Organisme cilié Pétriche dans une lorica (sac mucilagineux protecteur)
(© INRA – CARRTEL)

Des producteurs d'oxygène

Le phytoplancton (photo 2) est composé essentiellement de microalgues dites chlorophylliennes qui, par leur capacité de photosynthèse*, produisent de l'oxygène dans les eaux proches de la surface (zones éclairées). Ces microalgues se développent grâce à l'énergie solaire, au gaz carbonique et à des éléments nutritifs (phosphore, azote, etc.) dissous dans l'eau, transformant ainsi des éléments inertes en matière vivante (biomasse).

Caractérisées par de très nombreuses espèces que l'on classe suivant des critères morphologiques et pigmentaires, ces microalgues servent aussi de proies pour d'autres organismes aquatiques comme les microcrustacés, les larves de poissons, les mollusques ou les rotifères*.

Leur rôle est primordial au sein des lacs. Il est à relier au nombre d'espèces ou taxons* connus à ce jour : 1 008 pour le Léman, 850 pour le lac du Bourget, 733 pour le lac d'Annecy et entre 90 et 130 taxons suivant les années pour le lac d'Aiguebelette ! En général, environ 100 taxons différents sont observés au cours d'une année, dans chaque lac. Parmi eux, certains sont plus importants que d'autres en termes d'abondance, de biomasse ou de signification écologique. Ils peuvent alors servir à décrire l'état dans lequel se trouve l'écosystème à un moment donné (bio-indicateur).

Un fort développement d'un organisme phytoplanctonique peut par exemple colorer l'eau et lui conférer un niveau de qualité moyen à mauvais. Si l'espèce qui prolifère est en plus toxique, comme cela peut être le cas avec certaines cyanobactéries, elle peut mettre en péril le fonctionnement de l'écosystème ainsi que certains usages du lac. Ce fut le cas avec une espèce filamenteuse (*Planktothrix rubescens*) qui a proliféré dans le lac du Bourget de 1995 à 2009 avec des abondances maximales de 200 000 cellules par ml

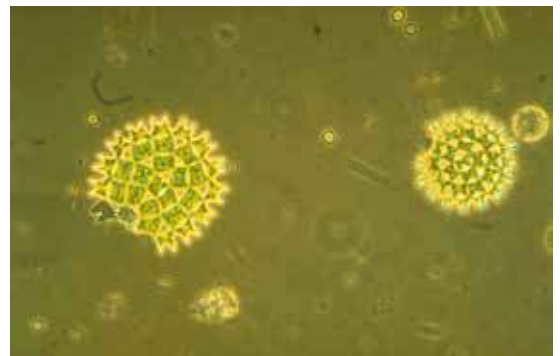


Photo 2 – Organismes phytoplanctoniques (© F. Rimet – INRA)

Photosynthèse *Processus biochimique qui permet aux plantes, aux algues et certaines bactéries de synthétiser la matière organique à partir du gaz carbonique de l'air et de l'eau du milieu en utilisant la lumière du soleil.*

Rotifère *Organisme microscopique portant deux couronnes de cils entourant sa bouche et qui tourbillonnent pour faire entrer l'eau et les particules de nourriture.*

Taxon *Entité arbitraire qui regroupe des organismes vivants possédant certains caractères communs. On l'assimile souvent à l'espèce ou à une variété de l'espèce.*



Photo 3 – Une daphnie (microcrustacé) avec des œufs bien visibles (© L. Laine – INRA)

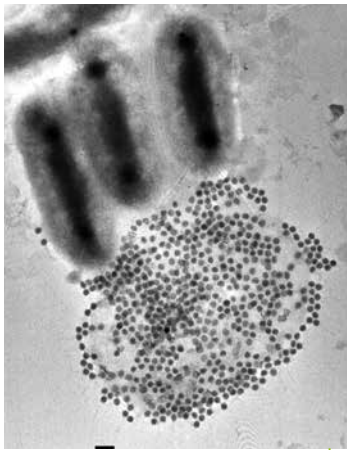


Photo 4 – Bactéries et (bactério)phages (© S. Jacquet – INRA)

(soit le volume contenu dans un dé à coudre). D'autres cyanobactéries, les picocyanobactéries (unicellulaires), peuvent facilement atteindre des concentrations de l'ordre de 500 000 cellules par ml, mais celles-ci sont par contre plutôt bénéfiques au réseau trophique.

Les premiers prédateurs

Le plancton animal (zooplancton) est considéré comme un maillon clef au sein du réseau trophique, car se situant entre le phytoplancton qu'il broute et certains poissons à qui il sert de nourriture. Il est majoritairement constitué de microcrustacés (photo 3), dont l'importance quantitative et qualitative est primordiale mais variable d'un lac à un autre. On a dénombré jusqu'à aujourd'hui dans le Léman et les lacs du Bourget et d'Annecy respectivement 256, 195 et 161

taxons différents, mais ce ne sont généralement que quelques dizaines d'espèces qui sont observées dans chaque lac. En terme d'abondance, le nombre d'individus présents pour une surface d'1 m² varie entre 200 000 et 3 millions, selon les années, les saisons et le lac. Le zooplancton est également composé de rotifères et diverses larves de poissons, d'insectes ou de mollusques (ces derniers menant une partie de leur cycle de vie dans le plancton).

D'autres organismes

Il est plus difficile d'apprécier la diversité des communautés microbiennes et virales, dans lesquelles se trouvent d'autres groupes très importants, dans le fonctionnement des lacs alpins comme les ciliés* (photo 1), les flagellés*, les bactéries* (photo 4), les archées*, les champignons ou encore les virus. La diversité de ces micro-organismes ne peut souvent être appréciée qu'avec des outils issus de la biologie moléculaire, en ciblant des gènes qui permettent de les identifier.

À ce jour, aucun inventaire n'a été effectué sur l'ensemble des lacs alpins. Si l'on s'intéresse aux virus par exemple, il a pu être montré dans le lac du Bourget, à

partir d'un seul prélèvement de 20 litres effectué à une profondeur de 5 mètres au cours d'un été, qu'il existait plus de 5 000 espèces virales différentes. Les bactéries, organismes essentiels dans le cycle des nutriments et dans la décomposition de la matière organique, sont présentes à des densités très élevées (environ 1 000 000/ml dans l'eau et 100 à 1 000 fois plus dans 1 g de sédiment). Ici aussi la biologie moléculaire a permis de montrer que leur diversité est également très élevée, de plusieurs centaines (voire milliers) de taxons, une minorité d'entre eux étant dominante et la majorité faisant partie de ce que l'on nomme « la biosphère rare ».

Cilié *Organisme unicellulaire muni de cils (pour son déplacement et sa nutrition), d'une taille de 30 à 300 μm. Il se nourrit de particules organiques, de bactéries.*

Flagellé *Micro-organisme muni d'un flagelle pour ses déplacements. Certains sont hétérotrophes (se nourrissent de matière organique), d'autres sont autotrophes (pratiquent la photosynthèse).*

Bactérie et archée *Organismes unicellulaires, dont la taille est comprise entre 0,1 et quelques microns (0,000001 m). Présentes dans tous les environnements terrestres et aquatiques, leur diversité n'est qu'estimée et leur rôle environnemental essentiel. Différentes sur un plan génétique, les bactéries et archées sont similaires morphologiquement.*

Ce qu'il faut retenir

Plusieurs centaines de taxons d'organismes microscopiques ont été décrits dans les grands lacs alpins depuis un siècle. Il s'agit majoritairement des microalgues et du plancton animal. Comparativement, la diversité d'autres micro-organismes comme les bactéries, les champignons ou encore les virus, reste très mal connue mais il ne fait aucun doute qu'elle est aussi très importante. Ce sont certainement plusieurs centaines ou milliers de taxons différents qui interagissent chaque jour dans la colonne d'eau des grands lacs alpins et on sait aujourd'hui que le rôle joué par l'ensemble de ces organismes microscopiques est primordial dans leur bon fonctionnement écologique.

Que voit-on sur le fond des lacs ?

► Valérie Verneaux, Université de Franche-Comté, Chrono-Environnement, UMR 6249 CNRS • Stéphan Jacquet, INRA CARTEL •

Une grande diversité d'organismes macroscopiques (visibles à l'œil nu) colonise les substrats qui constituent le fond des lacs. Ces végétaux et animaux benthiques (vivant sur le fond) assurent de nombreuses fonctions : production, consommation, dégradation et recyclage de la matière organique, transfert de matière organique vers les organismes de pleine eau.

Des ceintures végétales inégalement développées dans les grands lacs alpins

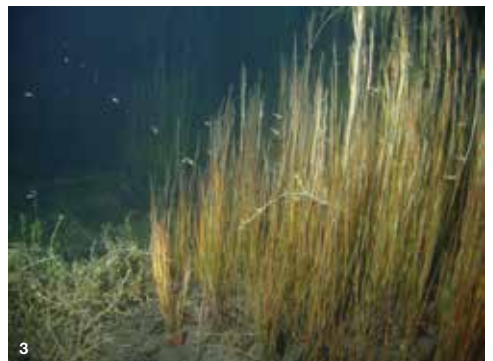
Les macrophytes* (photos 1 à 4) se développent dans des zones favorables (substrats fins, faible agitation, faible pente) où la lumière permet d'assurer la photosynthèse, et s'organisent en herbiers plus ou moins denses. Ils vont rarement au-delà de 15 mètres de profondeur. Les différentes espèces répertoriées au sein des grands lacs (entre 0 et 5 m de profondeur) sont souvent indicatrices de la qualité du milieu. Certaines sont typiques d'eaux et de sédiments riches en nutriments comme les myriophylles, les potamots, les élodées... alors que d'autres, comme les characées, signalent des conditions plus pauvres en nutriments (milieux dits oligotrophes/mésotrophes).

Au cours des précédentes décennies, la composition des végétaux lacustres a beaucoup évolué en nombre d'espèces, en pourcentage de recouvrement et de biomasse*, en réponse notamment à la restauration de la qualité du milieu. Le nombre d'espèces différentes est de l'ordre de 20; on retrouve souvent les mêmes entre les grands lacs, mais l'abondance de chacune d'elle peut différer. D'une valeur patrimoniale reconnue (avec notamment une espèce protégée en Rhône-Alpes : la grande naïade), cette ceinture végétale abrite de nombreux animaux car elle constitue des zones de nourrissage, de camouflage et de reproduction. Outre les poissons comme les brochets, on y trouve différents types de macroinvertébrés.

Une grande richesse de macroinvertébrés benthiques

Ce sont des animaux (photos 5 à 7) très diversifiés notamment les vers, les escargots, les insectes, les écrevisses... visibles à l'œil nu. Les substrats littoraux des grands lacs (rochers, galets, graviers, sables, macrophytes) abritent une grande richesse de macroinvertébrés benthiques (50 à 60 taxons*). Ces animaux se développent dans les zones peu profondes où ils s'alimentent en broutant des microalgues benthiques, en filtrant le plancton ou en ingérant les détritiques organiques. Ils constituent une ressource alimentaire importante pour les poissons.

Dans le lac d'Annecy, leur nombre en zone littorale est cependant moins élevé (4000 individus/m²) que dans le lac du Bourget ou dans le Léman (>10000 individus/m²). Les macroinvertébrés benthiques se développent également en zones profondes où ils colonisent les premiers centimètres des sédiments.



Photos 1 à 4 – Quelques exemples de macrophytes :
 1 – Hippuris (queue de renard)
 2 – Myriophylle
 3 – A gauche des characées et à droite des juncus
 4 – Potamogeton luisant (© J.-L. Bertoncello)

Dans les grands lacs alpins, la richesse taxonomique répertoriée récemment est proche de 20 pour le lac d'Annecy (à 55 m) et dans le Léman (à 200 m) alors qu'elle n'est que de 10 dans le lac du Bourget (à 96 m). Les différences de richesse des peuplements profonds entre les lacs peuvent être interprétées en termes d'oxygénation des sédiments. Dans le lac du Bourget, il semble que l'oxygénation de la zone profonde soit plus limitée que dans les deux autres lacs, expliquant une plus faible diversité.

Le nombre total d'espèces de macroinvertébrés benthiques des grands lacs alpins n'est pas connu. Toutefois, dans le lac d'Annecy, une étude consacrée aux seuls chironomes (insectes, diptères) a répertorié 137 espèces, dont certaines sont caractéristiques des lacs oligo-mésotrophes (pauvres en éléments nutritifs).

La diversité globale de l'ensemble des macroinvertébrés lacustres est donc probablement importante.

Par rapport aux peuplements présents au début du xx^e siècle, les peuplements actuels sont appauvris en espèces emblématiques des grands lacs peu productifs (oligotrophes) et sont enrichis d'espèces exotiques comme les moules zébrées ou les corbicules (voir question 2-07 : *Les espèces invasives sont-elles dangereuses ?*). Les peuplements de macroinvertébrés benthiques témoignent encore des perturbations anciennes, comme les pollutions des années 1970 et de l'existence de conditions actuelles limitant le retour des espèces caractéristiques des grands lacs oligotrophes.

Les conséquences du développement de l'ensemble des espèces exotiques invasives sur celui des espèces natives restent à approfondir.



Photos 5 à 7 – Quelques exemples de macroinvertébrés benthiques :
Photo 5 – Aselle (© J.-F. Cart)
Photo 6 – Dugesia (© J.-F. Cart)
Photo 7 – Hydracarien (© J.-F. Cart)

Macrophyte Plante aquatique visible à l'œil nu.

Biomasse Masse totale des organismes végétaux et/ou animaux contenus dans un milieu, à un instant donné.

Taxon Entité arbitraire qui regroupe des organismes vivants possédant certains caractères communs. On l'assimile souvent à l'espèce ou à une variété de l'espèce.

Pélagique Vivant en pleine eau.

Ce qu'il faut retenir

Des invertébrés nombreux et diversifiés se développent dans ou à proximité du fond des grands lacs et constituent une ressource alimentaire importante pour les poissons littoraux, mais également pour les poissons pélagiques* comme les corégones et l'omble chevalier. La végétation immergée, dont la composition varie en fonction des lacs, joue un rôle écologique majeur dans le fonctionnement de l'écosystème.

Quels poissons vivent dans les lacs ?

► Jean Guillard, Christian Gillet, Emilien Lasne, INRA CARRTEL •

Par leur dimension, leur histoire, leur localisation à l'échelle du continent européen ainsi que le contexte local, les grands lacs alpins constituent des habitats remarquables pour les poissons. On y trouve un peuplement de poissons original : des espèces d'eau froide en limite sud de leur aire de répartition, ainsi que des espèces d'eau tempérée. Certaines de ces espèces ont une forte valeur patrimoniale, socio-économique ou écologique.

Combien d'espèces sont présentes et d'où viennent-elles ?

La richesse spécifique* des grands lacs alpins est actuellement d'une vingtaine d'espèces, mais la composition en espèces d'un écosystème n'est jamais stable et les lacs n'échappent pas à cette règle.

Un peu d'histoire

Historiquement, la colonisation du milieu lacustre par les poissons s'est faite par les cours d'eau, lors des périodes qui ont suivi les mouvements géologiques et la soudaine mise en relation des lacs avec les cours d'eau (voir question 2-01 : *La vie dans les lacs : comment est-elle arrivée ?*). Les lacs sont par la suite devenus des habitats isolés des zones aval. La richesse spécifique est donc naturellement plus faible que dans ces zones aval, qui peuvent renfermer plus de 60 espèces.

Des espèces sous influence de l'activité humaine

La composition des peuplements a été modifiée par les activités humaines, certaines espèces étant introduites, volontairement ou accidentellement, d'autres pouvant disparaître sous les diverses pressions anthropiques (humaines). Les populations d'ombles chevalier (photo 1) et de corégones ont ainsi été proches de l'extinction lors des périodes d'eutrophisation* et certaines souches (sous espèces) ont même disparu. À l'opposé, des espèces introduites peuvent s'implanter, comme la grémille, la perche soleil, le poisson-chat ou le sandre dans le lac du Bourget, ou plus récemment la blennie dans le Léman.

À l'origine, la richesse spécifique était

moindre qu'actuellement et, dans le cas des lacs alpins, la richesse n'est pas un bon indicateur de qualité.



Photo 1 – Ombles chevalier (© J.-L. Bertonecello) ◀

Des espèces qui migrent ou pas lors de leur cycle de vie

Les espèces présentes sont pour la plupart liées au milieu lacustre et bouclent leur cycle de vie dans le lac. Certaines peuvent néanmoins effectuer des incursions dans les parties basses des affluents, voire s'y reproduire, comme le chevaine. En revanche, dans les lacs alpins, la truite de lac migre obligatoirement dans les cours d'eau pour se reproduire. Enfin, des migrations en aval des lacs ont probablement lieu.

Des espèces emblématiques des eaux froides profondes

L'omble chevalier et le corégone, deux espèces présentes dans tous les grands lacs alpins

Certaines espèces de poissons d'eau froide ont trouvé dans les eaux profondes des refuges thermiques à la fin des glaciations, il y a près de 14 000 ans. Le Léman et le lac du Bourget renferment depuis cette période deux espèces, l'omble chevalier et le corégone (photo 2) (appelé féra au Léman et au lac d'Annecy, et lavaret au lac du Bourget et d'Aiguebelette). Le corégone a été introduit dans les lacs d'Annecy et d'Aiguebelette à la fin du XIX^e siècle. L'introduction de l'omble chevalier a eu lieu sur cette même période dans le lac d'Annecy.

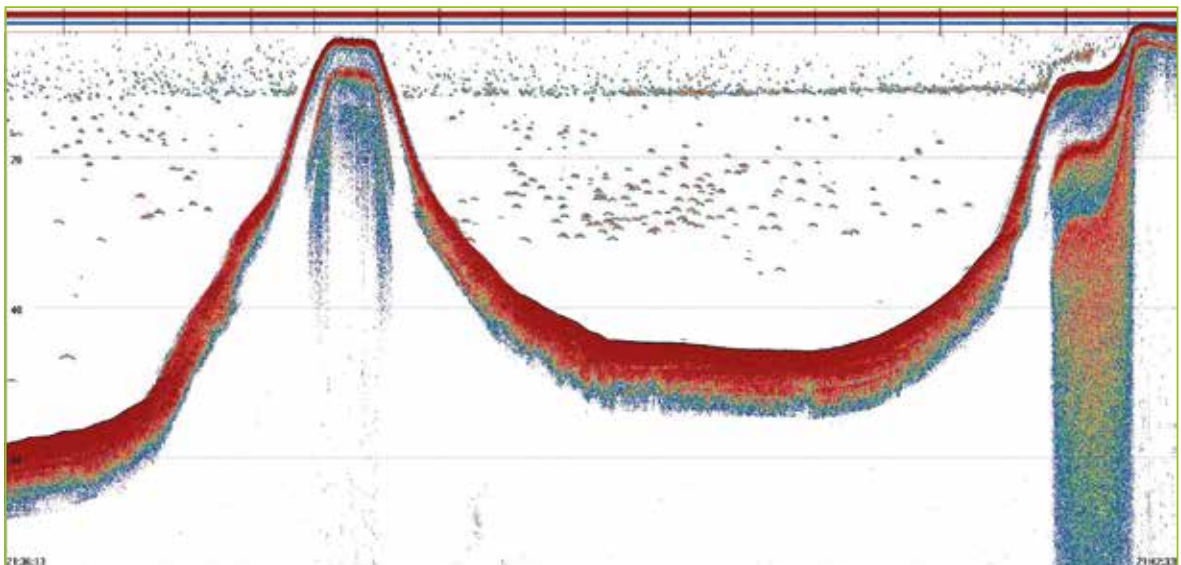


Photo 2 – Corégone appelé localement féra ou lavaret (© D. Zanella – SILA) ◀

Ces poissons constituent depuis longtemps une ressource recherchée par les populations riveraines. Aujourd'hui, à la limite sud de leur aire de répartition, ils sont des sentinelles du changement climatique. En effet, une hausse des températures, notamment dans les couches profondes des lacs, pourrait menacer les populations en perturbant en particulier la phase de reproduction.

Leurs lieux de reproduction et de croissance

Essentiellement pélagique (pleine eau), le corégone se nourrit notamment de zooplancton et se trouve en pleine eau la majeure partie de l'année, sauf pendant sa période de reproduction. Celle-ci se déroule pendant l'hiver, aux alentours de décembre-janvier lorsque la température de l'eau est d'environ 4 à 6 °C : les poissons se rassemblent alors près des rives où ils frayent dans des zones de sable, graviers ou blocs. Au printemps, lorsque le zooplancton



Exemple d'échogramme obtenu à l'aide d'un sondeur Simrad EK60, fréquence 70 kHz, à partir d'un transect effectué sur le lac d'Annecy en fin d'été (la distance parcourue est d'environ 2,5 km, échelle verticale 0 à 100 m) : on identifie le fond (ligne rouge foncé) et les échos des poissons individuels (taches de couleurs). La répartition des poissons est en relation avec la thermocline : juvéniles de perche et de gardon dans les couches superficielles, corégone et omble chevalier dans les couches profondes (source : J. Guillard – INRA CARTELL) ◀



Photo 3 – Perche (© J.-L. Bertonecello)

est encore peu abondant, le corégone se nourrit d'organismes macroinvertébrés vivant à proximité du fond et occupe les zones de bordure vers 30-50 m de fond.

C'est aussi dans des zones profondes que l'on trouve l'omble chevalier, mais dans des strates plus basses. Sa reproduction, à une période et une température similaires à celle du corégone, s'effectue sur des pentes de graviers ou de blocs dépourvus de sédiments fins, et jusqu'à des profondeurs de 120 m. Contrairement à son habitat de reproduction, son habitat de croissance se situe entre la zone de pleine eau, pour les individus se nourrissant principalement de poissons, jusqu'aux zones de bordures profondes pour les individus se nourrissant préférentiellement des organismes vivant à proximité du fond.

Des espèces fortement perturbées par l'eutrophisation

Pendant la période d'eutrophisation maximum (pour la plupart des lacs dans les années 1970-1980), les forts niveaux de sédimentation colmataient les fonds et entraînaient une baisse importante du niveau d'oxygène dans ces habitats. Les œufs et embryons avaient alors des taux de mortalité très élevés, compromettant la survie des populations qui ont été maintenues grâce au repeuplement. L'amélioration de la qualité des eaux a permis au corégone de retrouver un cycle naturel fonctionnel et des niveaux importants de stock. L'omble chevalier a moins profité de cette amélioration. Des recherches sont actuellement en cours pour essayer de comprendre les mécanismes qui continuent de perturber le renouvellement naturel de cette espèce.

Et la truite lacustre ?

À ces deux espèces emblématiques, il convient d'ajouter la truite lacustre, qui fait partie de la même famille. Son cycle de vie présente la particularité d'alterner deux milieux spécifiques : elle naît en rivière et une fois adulte, y retourne chaque hiver pour se reproduire. Le reste du temps, elle évolue dans le lac, en pleine eau. Son régime alimentaire se compose alors principalement de petits poissons, ce qui lui confère une croissance particulièrement rapide et élevée (elle peut atteindre jusqu'à 1 m de longueur).

Mais aussi des espèces préférant les eaux tempérées

Les peuplements de poissons des lacs alpins sont aussi composés d'autres espèces, moins emblématiques, qu'on retrouve dans les autres plans d'eau des milieux tempérés. Certaines sont recherchées activement pour leur valeur gastronomique, comme la perche.

Où se trouvent ces espèces au printemps et en été ?

Ces populations se trouvent de façon majoritaire dans les couches supérieures plus chaudes, lorsque la thermocline* est installée, de la fin du printemps au début de l'automne. Elles sont soit dans la zone de pleine eau, comme la

perche (photo 3) et le gardon, soit dans des zones plus littorales, comme la tanche ou le brochet, même si celui-ci peut se retrouver loin des bords afin de chasser.

Où se trouvent ces espèces à l'automne et en hiver ?

Lorsqu'à la fin de l'été les températures décroissent et que la thermocline* disparaît, l'activité de ces poissons diminue et leur comportement change : les gardons et les perches restent alors en bancs, en zones plus ou moins profondes ; les tanches et brochets hivernent dans les zones d'herbiers.

Les périodes de leur reproduction

À l'arrivée du printemps et du réchauffement des eaux, les brochets sont les premiers à se reproduire, puis vient le tour des perches, lorsque la température de l'eau approche 10-12 °C, puis des gardons, à partir de 15 °C, l'optimum étant entre 18 et 20 °C. Ces espèces se rapprochent ainsi de la zone littorale entre avril et juin. La tanche reste dans les zones de bordure pour se reproduire lorsque les températures sont plus hautes, entre 20 et 25 °C, de juin à début août. Les autres espèces utilisent aussi principalement les zones littorales, comme l'ablette et le rotengle.

Quel est le rôle des poissons dans les lacs ?

L'ensemble de ces populations participe au fonctionnement écologique des lacs en se nourrissant de zooplancton et de phytoplancton, en régulant éventuellement leur développement et en servant de proies pour des organismes supérieurs, poissons et oiseaux piscivores.

La lotte, qui réside dans les zones profondes, joue probablement un rôle important, mais peu visible, en se nourrissant d'œufs et de juvéniles d'omble et de corégone.

Le maintien des populations de poissons et d'une pêche durable passe par des bonnes pratiques de gestion (voir question 4-04 : *Comment est gérée la ressource piscicole des lacs ?*), accompagnées du suivi de la qualité des eaux et des évolutions des communautés de poissons. Par exemple, le nombre de poissons qui consomment du zooplancton aura une influence directe sur l'abondance de ces organismes, mais comme ces derniers se nourrissent eux-mêmes de phytoplancton, un effet en cascade pourra aussi être observé jusqu'à la base du réseau trophique*. Dans cette optique, la poursuite de recherches visant à comprendre l'écologie et l'évolution de ces populations est nécessaire.

Ce qu'il faut retenir

L'omble chevalier, le corégone et la truite lacustre sont des poissons d'eaux froides emblématiques ; sensibles à la qualité des eaux et à la température, ils vivent dans les eaux profondes des grands lacs alpins. Un cortège d'espèces les accompagne, principalement dans les eaux superficielles plus chaudes et avec une activité réduite pendant l'hiver. L'ensemble de ces populations participe au fonctionnement écologique des écosystèmes lacustres et sont sensibles aux pressions anthropiques (pêche, pollutions, aménagements des berges et des affluents).

Richesse spécifique Nombre d'espèces présentes dans un milieu donné.

Eutrophisation Enrichissement excessif du milieu aquatique en nutriments, qui se traduit par l'envahissement d'une production végétale surabondante.

Thermocline Couche de transition thermique rapide entre les eaux de surface (chaudes) et les eaux profondes (froides).

Réseau trophique Ensemble des relations alimentaires entre espèces au sein d'une communauté.

Pourquoi la végétation des rives est-elle importante ?

► Gérard Blake, Université Savoie-Mont-Blanc, Polytech • André Miquet, CEN Savoie •

Il y a quelques décennies, les berges des lacs n'intéressaient les hommes que pour l'implantation d'aménagements, dans l'ignorance du rôle de ces milieux de vie pour l'écosystème lacustre. On détruisait plus que l'on ne protégeait un milieu riche, aujourd'hui reconnu avec ses fonctions essentielles pour le lac.

Quelles sont les caractéristiques de la végétation du littoral des lacs ?

La végétation des rives d'un lac s'étage en plusieurs zones :

- les plus éloignées du bord sont les **marais à carex** (ou à « laïches »). Ces espèces végétales poussent dans le marais inondé une grande partie de l'année;
- à proximité de l'eau, on observe **les arbres typiques des ripisylves***, puis la **roselière**. Cette zone est peuplée d'espèces végétales d'origine terrestre, mais adaptées à l'immersion quasi-permanente de leurs racines et tiges souterraines : les roseaux (formant des roselières), mêlés aux massettes et aux iris. Cet espace frontière entre le milieu terrestre et aquatique est celui qui a subi le plus fortement les aménagements dans les grands lacs (voir question 6-01 : *Les berges des lacs sont-elles toutes aménagées ?*);
- au-delà, dans la zone strictement aquatique, sont présentes **des espèces qui possèdent des feuilles flottantes (nénuphars) ou immergées (potamots, characées)**.

Les végétaux des lacs sont essentiels à la vie et à la reproduction de nombreux organismes (poissons, oiseaux, amphibiens, insectes), mais aussi pour la tenue des berges, pour le fonctionnement des milieux et l'autoépuration des eaux : 1 m² de roselière représente une action équivalente à 10 m² de berges nues.

L'importance et l'évolution des végétaux des berges lacustres

Depuis un siècle, les surfaces de roselières ont fortement diminué, essentiellement du fait de la régulation du niveau des lacs, induisant une réduction de leur marnage*. La perte des niveaux hauts condamne les roselières à l'embroussaillage et la perte des niveaux bas (étiage naturel en fin d'été) fait stagner la matière organique dans une zone restreinte du littoral, d'où un manque d'oxygène et l'épuisement des roseaux. D'autres causes participent à la régression des roselières : les aménagements des berges, les destructions volontaires ou non des roseaux, l'évolution de la qualité des sédiments littoraux.

Cet appauvrissement des roselières se traduit par des déplacements d'équilibres écologiques qui contribuent à la diminution de la qualité lacustre, de l'abondance de certains poissons, de la biodiversité aviaire, avec une perte de refuge, une réduction des sites de nidification et une diminution de la ressource alimentaire. La disparition des plantes fragilise également les berges face à l'érosion due à la houle et aux vagues.



Photo 1 – Le blongios nain : petit héron migrateur, qui vit dans les roselières où il se reproduit et élève ses poussins de mai à septembre (© M. Bouron – CISALB)



Photo 2 – Brochet au sein de la roselière d'Albigny (lac d'Annecy) (© D. Zanella – SILA)



Photo 3 – Roselière restaurée du Bout du lac d'Annecy (© Taillefer Production – Y. Havis)

Cette dégénérescence se produit sur plusieurs années, compte tenu de l'inertie physiologique des roseaux. Mais une fois amorcée, elle est très difficile à enrayer.

Le lac d'Annecy, qui possédait une centaine d'hectares de roselières au début du xx^e siècle, n'en a plus qu'une dizaine actuellement (soit une régression équivalente à plus de 13 terrains de football). Pour le lac du Bourget, on a constaté une réduction de 60 % des roselières depuis 1950, qui ne représentent plus que 26 ha actuellement.

De même, pour des raisons diverses, les peuplements de plantes immergées ont également évolué au cours des 50 dernières années, mais avec une grande variabilité.



Photo 4 – Roselière de la Baie de Mémard (lac du Bourget) (© M. Bouron – CISALB)

Vers une meilleure prise en compte du rôle de la végétation du littoral des lacs

L'eutrophisation a fait prendre conscience il y a plus de 40 ans de la fragilité de la végétation immergée, qui en est directement tributaire; ceci a conduit à des mesures de limitation des pollutions avec des résultats relativement rapides et visibles. Pour la végétation des berges, dont la conservation dépend de facteurs physiques (niveaux d'eau, érosion, houle), le traitement de fond passe par une révision de la gestion et de l'aménagement des lacs, à l'image des programmes de restauration engagés sur les lacs d'Annecy, du Bourget et d'Aiguebelette (voir question 6-06 : *Pourquoi un recours au génie écologique dans la restauration des roselières littorales?*, question 6-07 : *Des piquets en bois et des récifs pour protéger les roselières?*).

Ripisylve Forêt de zones humides (lacs ou rivières) peuplée d'espèces adaptées, aulnes, saules, peupliers...

Marnage Écart entre les hautes eaux (périodes de crue) et les basses eaux (étiage).

Ce qu'il faut retenir

Le rôle écologique de la végétation littorale a été longtemps négligé. Pourtant, ses fonctions sont nombreuses : espace de biodiversité, amélioration de la qualité de l'eau, tenue des berges... La prise de conscience actuelle conduit les gestionnaires des grands lacs alpins à mettre en œuvre des actions de restauration.

Les lacs présentent-ils un attrait particulier pour les oiseaux ?

► André Miquet, CEN Savoie • Rémy Perrin, ASTERS •

Les oiseaux (avifaune) affectionnent les grands lacs alpins qui leur offrent protection, gîte, alimentation et espace de reproduction. Ils constituent un patrimoine dans un bon état de conservation, qui répond variablement aux conditions écologiques, réglementaires et de gestion.

Les oiseaux d'eau, une faune sédentaire et de passage

L'avifaune se partage en trois catégories :

- **les nicheurs**, qui doivent trouver la nourriture et surtout l'habitat nécessaire à l'établissement d'un nid et à l'élevage des jeunes. Pour les canards, grèbes ou foulques, c'est le linéaire de roselières qui est déterminant. Le harle bièvre affectionne plutôt les rives boisées. Les laridés nicheurs comme la sterne pierregarin, plus rares, fréquentent surtout le Léman ;
- **les oiseaux hivernants**, qui doivent trouver la nourriture et le calme nécessaires à leur survie hivernale. La capacité d'accueil des lacs pour ces espèces se définit par leur productivité et leur tranquillité ;
- **l'avifaune migratrice**, plus fugace, avec échassiers, canards de surface, rapaces, sternes... d'une grande diversité, avec des contraintes écologiques distinctes.

Les lacs, un milieu favorable

Par leur configuration, l'importance de leur espace pélagique (pleine eau), leurs berges en général peu végétalisées et leurs arrière-marais réduits, déconnectés voire disparus, les lacs sont en premier lieu des sites d'hivernage. Les espèces plongeurs, capables de rechercher leur nourriture sous plusieurs mètres d'eau, sont dominantes. Il s'agit d'espèces mangeuses de poissons (harles, cormorans, grèbes), herbivores ou consommatrices de mollusques (fuligules milouins et morillons, foulques, nettes rousses), toutes dopées par l'arrivée de la moule zébrée dans les années 1960 et 1970.

Les canards de surface (colvert, chipeau, souchet, pile et siffleur, sarcelle) se nourrissent dans les premiers mètres ou les prairies environnantes. Les petits échassiers (bécasseaux, chevaliers, bécassines) trouvent leur optimum sur les berges exondées*, milieu rare voire disparu sur les lacs du Bourget et d'Annecy suite à la régulation des niveaux. Sur le Léman, la baisse artificielle du niveau d'eau en fin d'hiver permet d'exonder des vasières et des bancs de sable. Enfin, des espèces d'importance européenne dépendent exclusivement des roselières : blongios nain, héron pourpré, busard des roseaux, ou encore la rousserolle ou le râle d'eau.



Photo 1 – Fuligules milouins et morillons (© M. Bouron – CEN Savoie)

Nourriture et tranquillité : un contexte plutôt favorable

Selon leur régime alimentaire, les oiseaux réagissent différemment aux évolutions du milieu. L'amélioration de la qualité des eaux, en diminuant la productivité lacustre, a fortement réduit la friture, proie pour le grèbe huppé, qui a vu sa population hivernante s'écrouler.

La transparence a fortement favorisé les herbiers (notamment de characées) et donc les herbivores : fuligule milouin et nette rousse ont connu des pics importants, jusqu'à devenir nicheurs dans certains cas. L'agrandissement des réserves de chasse a profité à l'avifaune hivernante, même si les dérangements occasionnés par les tirs depuis la berge ou en bateau peuvent constituer un frein.



Photo 2 – Grèbe huppé construisant son nid (© M. Bouron – CEN Savoie)

C'est aussi la tranquillité pour la nidification, et donc celle des roselières, qui est cruciale. Les restrictions de navigation et d'accès prennent ici tout leur sens.

Les oiseaux hivernants, un patrimoine reconnu et suivi au plan international

Chaque année à la mi-janvier, les oiseaux d'eau (qui se déplacent en fonction des conditions météorologiques) sont recensés en Europe. Un des critères de la convention de Ramsar* (héberger au moins 20000 oiseaux) a permis aux lacs du Bourget et au Léman d'accéder à ce label international.

Le lac d'Annecy, plus petit et offrant moins de nourriture, héberge entre 1500 et 2000

oiseaux hivernants. Outre les fortes variations d'origine climatique ou hydrobiologique, ce patrimoine a atteint un certain optimum. Il n'en va pas de même pour la reproduction, liée quant à elle à l'extension et à la quiétude des roselières (voir question 2-05 : *Pourquoi la végétation des rives est-elle importante ?*).



Photo 3 – Couple de nettes rousses (© M. Bouron – CEN Savoie)

Ce qu'il faut retenir

Les lacs alpins sont des lieux d'hivernage pour les oiseaux d'eau. Malgré une gestion favorable à cette fonction, ils restent en deçà de leur capacité d'accueil : pour les nicheurs, du fait de la régression des roselières ; pour l'avifaune migratrice, faute d'étiages* suffisants pour les nourrir.

Exondé *Hors de l'eau.*

Ramsar *Convention relative aux zones humides d'importance internationale, notamment pour les habitats de l'avifaune.*

Étiage *Débit exceptionnellement faible d'un cours d'eau, l'étiage désigne également le niveau le plus bas atteint par un lac.*

Les espèces invasives sont-elles dangereuses ?

► Loïc Bollache, Université de Bourgogne, UMR INRA Agroécologie 1347 • Alain Dutartre, IRSTEA Bordeaux •

Les grands lacs alpins hébergent des espèces qui n'en sont pas originaires et la biodiversité actuelle est le résultat d'invasions passées. S'il est possible de préciser les dangers de ces espèces invasives vis-à-vis de la biodiversité actuelle des lacs et d'en évaluer les conséquences, parfois inattendues, sur le fonctionnement des écosystèmes, la notion même d'invasives mérite d'être discutée.

Les espèces exotiques (ou exogènes) et invasives

Le déplacement de nombreuses espèces végétales et animales hors de leurs limites naturelles de répartition, a largement été facilité par l'homme au fil de ses propres déplacements. Cette aide, voulue ou accidentelle, s'est nettement accrue depuis le début des voyages autour du globe au ^{xvi}^e siècle et jusqu'à aujourd'hui. Si le nombre d'espèces exotiques introduites lié aux activités humaines est extrêmement important (un récent bilan en dénombre plus de 11000 sur le continent européen), toutes ces espèces ne deviennent pas invasives.

Celles qui s'installent durablement, colonisent d'autres sites favorables, s'y développent au détriment d'espèces indigènes et parfois au détriment des besoins des humains, sont qualifiées d'invasives. Environ 1500 espèces invasives sont ainsi recensées en Europe. Les milieux aquatiques, donc les grands lacs alpins, sont des milieux très favorables aux invasions biologiques.

Le castor et la loutre : retour aux sources !

Les réintroductions et/ou recolonisations naturelles d'espèces animales dans des régions où elles étaient autrefois présentes mais dont elles étaient absentes pour des raisons diverses (surexploitations, braconnage...) sont de plus en plus fréquentes. C'est le cas pour les grands lacs alpins de la loutre et du castor d'Europe.

Ces retours doivent être regardés avec bienveillance : en aucun cas il ne s'agit d'espèces invasives mais d'un juste retour d'espèces indigènes. Ces populations doivent être gérées intelligemment en partenariat avec les acteurs locaux pour ne pas les voir de nouveau disparaître.

Une dizaine d'espèces de plantes invasives, aquatiques ou semi aquatiques sont présentes dans les grands lacs alpins.

Les espèces installées sur les rives sont généralement bien visibles, comme l'arbre aux papillons ou les renouées asiatiques, les immergées le sont beaucoup moins, comme l'élodée du Canada ou de Nuttall.

Les espèces du bord des eaux colonisent fréquemment les secteurs aménagés des rives, mais sont aussi capables de s'installer en arrière des franges de roseaux. Par leur compétition pour la lumière et les nutriments, elles deviennent alors un danger pour les communautés indigènes des plantes riveraines qu'elles risquent de supplanter, entraînant des pertes de biodiversité et une modification des habitats et de leur fonction. C'est par exemple le cas pour le lac du Bourget où, en 2011, près de 5 des 45 km de rives du lac étaient colonisés par des renouées asiatiques, pour une superficie totale cumulée équivalente à 3 terrains de football. Près de 5% des rives du Léman sont envahies par des espèces invasives. La renouée en couvre à elle seule presque la moitié, suivie de près par le buddleia (arbre à papillon) qui en couvre presque un quart. En 2007, l'élodée du Canada était présente dans le lac d'Annecy mais sur 3 des 28 zones étudiées.

Des mollusques et des crustacés invasifs en nombre

L'arrivée accidentelle de la moule zébrée dans le Léman dans les années 1960 a inauguré l'arrivée massive de certains mollusques et crustacés. S'il est difficile d'en établir une liste exhaustive, il est cependant possible d'identifier, parmi les espèces invasives les plus fréquentes au niveau européen, lesquelles sont aujourd'hui présentes dans un ou plusieurs lacs.

Cette liste comprend ainsi deux espèces de mollusques invasifs considérées comme abondantes, la moule zébrée et la corbicule, ainsi que trois espèces de crustacés avec des situations contrastées. Deux espèces d'écrevisse sont présentes : l'écrevisse américaine et l'écrevisse signal, ainsi qu'un petit crustacé, le gammare du Danube ou « crevette tueuse » (photo 1). Cette espèce, identifiée pour la première fois en 2002 dans le Léman, colonise les autres lacs très rapidement : elle est observée en 2007 dans le lac du Bourget. Son expansion serait facilitée par sa capacité à survivre plus de trois jours hors de l'eau, accrochée à des cordes de bateaux ou logée sur les combinaisons des plongeurs, lui permettant de voyager entre les différents lacs en tant que passager clandestin lors des déplacements humains.

Les poissons n'échappent pas à la règle et de nombreuses espèces exotiques ont été introduites dans les grands lacs (voir question 4-06 : *Quelles espèces de poissons ont disparu ou fortement régressé ?*).



Photo 1 – Gammare du Danube ou «Crevette tueuse» (© J.-F. Cart)

Doit-on craindre ces espèces ?

Il est difficile de répondre de manière précise à cette question, car la notion même de dangerosité rassemble de nombreux concepts et nécessite la prise en compte du temps dans les évolutions (naturelles ou anthropiques) des milieux.

La notion d'espèce invasive repose sur une idée simple : l'équilibre écologique d'un écosystème correspond à un état stable, quasi permanent. Or, les avancées des connaissances en écologie ont montré que les écosystèmes sont en fait en perpétuelle évolution, avec des changements de biodiversité, généralement lents. Le poids des actions humaines accélère fortement ces processus, et le flux croissant d'espèces exotiques en est un exemple. S'il est évident que les espèces invasives identifiées dans les grands lacs alpins représentent

des sources de modifications parfois importantes du fonctionnement des écosystèmes, de la structure des communautés et de la biodiversité locale, il est difficile d'en faire un bilan précis en termes de dommages ou, au contraire, de bénéfices éventuels !

À ce titre, l'exemple de l'élodée du Canada est intéressant. Après avoir été considérée en Europe jusqu'au début du xx^e siècle comme une «peste» pour les milieux aquatiques, elle est progressivement devenue moins visible, s'intégrant de fait dans les communautés végétales de nombreux milieux, y occupant une place parmi d'autres espèces, avec une action sur l'oxygénation du milieu et un rôle positif d'abri et de nourrissage pour différentes espèces de poissons. Elle ne semble plus présenter de dommages particuliers vis-à-vis des communautés de plantes immergées (hydrophytes). La durée de cette intégration est de l'ordre du siècle; ce délai n'est pas en adéquation avec la perception du temps de nos sociétés.



Photo 2 – Renouées du Japon au bord du Léman sur les rives Tolochenaz (© S. Mercier)

Dans d'autres situations, la présence d'espèces invasives pourra induire des modifications plus rapides et complexes, avec des conséquences en cascade sur le fonctionnement général des écosystèmes. C'est le cas de l'invasion de trois espèces de mollusques dans le lac de Neuchâtel (Suisse). L'abondance de ces nouveaux or-

ganismes, associée à une très lente dégradation de leurs coquilles vides, provoque un changement de la structure physique du fond du lac. Sous l'effet de l'accumulation de ces coquilles vides, les substrats sablonneux se retrouvent transformés en substrats durs, favorisant certaines espèces locales de macroinvertébrés au détriment d'autres espèces dépendantes des substrats sablonneux, modifiant ainsi les relations trophiques entre espèces natives.

Sur les rives du Léman, le développement de la renouée du Japon (photo 2), dont le système racinaire peut mesurer jusqu'à 7 m, peut déstabiliser les sols de talus et créer de véritables murs végétaux le long des berges, comme par exemple au Bouveret (commune de Port-Valais, en Suisse). Sur le lac du Bourget, une étude récente a montré que cette plante est installée au milieu des roselières (~ 7 000 m²) et sur des rives anthropisées (~ 8 000 m²). Comme sur les autres grands lacs alpins, les gestionnaires du lac du Bourget organisent des journées d'information à destination des professionnels pour lutter contre cette invasive.

Enfin, le danger de certaines espèces invasives peut être lié au fait qu'elles sont porteuses de maladies comme la berce du Caucase, qui provoque des brûlures.

Ce qu'il faut retenir

Les migrations d'organismes ont toujours été un des moteurs de l'évolution de la diversité dans les milieux aquatiques. Le risque lié aux espèces invasives dans les lacs alpins, est un appauvrissement de la richesse spécifique et une banalisation de la flore ou de la faune. Ceci pose la question (philosophique !) « Quelle biodiversité voulons-nous ? »

À quoi est due la couleur des eaux d'un lac ?

► Marie-Elodie Perga et Orlane Anneville, INRA CARRTEL • Michel Lafforgue, SAFEGE •

Les eaux des lacs sont de couleurs très changeantes : elles sont en général bleues, mais leurs couleurs peuvent varier du turquoise transparent au vert, au marron ou plus exceptionnellement au rouge. La couleur des eaux est la combinaison de la couleur même de l'eau pure, des substances dissoutes et des propriétés optiques des particules présentes.

L'alchimie de la couleur

L'eau pure, lorsqu'elle est observée sur une faible épaisseur, apparaît transparente et incolore mais elle devient de plus en plus bleue lorsque la couche d'eau observée s'épaissit. Cette couleur bleue est causée par la différence d'absorption, par les molécules d'eau, des longueurs d'ondes de la lumière visible (le rouge est absorbé en premier, puis le jaune, le vert et enfin le bleu).



Photo 1 – Le lac du Bourget jaune en septembre 2014 lors de l'efflorescence de microcystis (© CISALB) ◀

Ce sont par contre les particules associées à l'eau (algues microscopiques, grains de calcaire, particules organiques...) qui permettent la réflexion et la modification de la lumière incidente. La présence de ces particules explique que les eaux des lacs reflètent la couleur du ciel, tandis que leur quantité et leur nature (ou « turbidité ») limitent sa transparence et en modifient sa couleur.

La couleur bleu-vert des lacs, comme celui d'Aiguebelette en été, provient de la transformation du calcaire dissous, naturellement présent en quantité importante dans ses eaux, en petites particules. Des épisodes de très fort



Photo 2 – La gamme de couleur de Forel, créée en 1890 par F.-A. Forel, père de la limnologie, est une échelle de tons reflétant la diversité de la couleur des eaux des lacs alpins (© ETH Productions) ◀



Photo 3 – Le Léman (© Domaine du Burignon)



Photo 4 – Le lac d'Aiguebelette (© M. Bouron – CCLA)

développement de microalgues (photo 1) ou de bactéries photosynthétiques altèrent aussi considérablement l'aspect et la couleur des eaux. Les couleurs des microalgues peuvent être très variées en fonction de la nature des pigments qu'elles renferment, conduisant à des épisodes de prolifération colorant les eaux en rouge (certaines cyanobactéries), marron (certaines diatomées) ou vert (certaines algues vertes ou d'autres cyanobactéries).

Une gamme de couleur des eaux a été établie par François-Alphonse Forel en 1890. Ce savant suisse a été le premier à proposer ce système de classification (photo 2).

La couleur et la transparence de l'eau : un indicateur de qualité des eaux des lacs

Le ruissellement et le déversement d'eaux usées non ou mal traitées et les apports de l'agriculture dans les lacs conduisent à augmenter les concentrations en nutriments dans les eaux lacustres et à stimuler la production de microalgues/phytoplancton : c'est ce que l'on appelle le processus d'eutrophisation. Le premier symptôme de l'eutrophisation est donc une coloration des eaux (surtout en été) et une forte diminution de la transparence, comme observé sur trois grands lacs alpins français (le Léman, les lacs d'Annecy et du Bourget) dans les années 1970.

La transparence de l'eau se mesure en mètres et correspond à la profondeur de disparition du disque de Secchi (disque noir et blanc à dimension standardisée que l'on enfonce progressivement dans l'eau

jusqu'à sa disparition visuelle (voir question 3-03 : *Comment mesure-t-on la qualité de l'eau ?*). L'évolution de la transparence est une estimation rapide et peu coûteuse de l'abondance du phytoplancton des lacs profonds. Cela permet d'évaluer indirectement le statut trophique du milieu (lié à sa richesse en éléments nutritifs).

Ainsi, la clarté et la transparence des eaux du lac d'Annecy témoignent de la faible biomasse algale* qu'il héberge. L'augmentation de la transparence moyenne des eaux du lac du Bourget atteste de l'amélioration de la qualité des eaux au cours de ces 30 dernières années, tandis que la récente stabilisation de celle des eaux du Léman reflète le maintien d'une biomasse phytoplanctonique encore élevée en dépit des efforts de restauration entrepris depuis plus de 30 ans. Selon la saison (et selon l'intensité du développement algal), la transparence du Léman varie d'environ 12-13 m à 2-3 m en juin-juillet.

Au lac d'Aiguebelette, les mesures de transparence marquent une grande stabilité depuis 1988, témoignant de l'absence de dégradation du niveau trophique de ce lac.

Biomasse algale *Masse totale des organismes végétaux contenus dans un milieu, à un instant donné.*

Ce qu'il faut retenir

La couleur des eaux des lacs peut varier du bleu jusqu'au vert et au marron, voire au rouge. Ce sont les molécules autres que l'eau ou les particules présentes qui expliquent les variations de couleur et de transparence des eaux des lacs. Celles-ci répondent essentiellement à la nature et à la concentration des algues microscopiques. Elles constituent un indicateur synthétique et rapide de la qualité des lacs.

Qu'est-ce qu'un écosystème lacustre ?

► Stéphan Jacquet, Isabelle Domaizon, Marie-Elodie Perga, Rémy Tadonléré, INRA CARTELE •

Un écosystème lacustre est constitué par les organismes vivant dans le lac et leur environnement physico-chimique. L'écosystème représente donc un ensemble d'interactions existant entre les espèces vivantes ainsi qu'entre ces espèces et les facteurs environnementaux. La diversité et les rôles fonctionnels des espèces sont des éléments importants à prendre en considération pour comprendre l'état et le fonctionnement d'un écosystème lacustre.

De nombreuses interactions entre organismes régissent le fonctionnement des écosystèmes

Les principaux rôles fonctionnels classiquement exercés par les espèces au sein des écosystèmes sont des rôles de producteurs, de consommateurs et de recycleurs des matières organiques et minérales. Ces fonctions orchestrent la production biologique dans l'écosystème, notamment pour produire le stock piscicole. Le bon équilibre entre ces différentes fonctions est un facteur clé dans l'état de qualité des lacs.

Le schéma ci-contre (fig.1) permet de résumer les principales interactions qui existent en pleine eau (zone pélagique). Il montre l'ensemble des chaînes alimentaires typiques (qui forment un réseau alimentaire) par lesquelles l'énergie et la matière biologique circulent au sein du lac. On pourrait également adapter ce genre de schéma au cas des berges avec les macrophytes (zones littorales) ou au cas des zones benthiques (fond du lac).

Les transferts et le recyclage d'énergie et de matière

Les transferts d'énergie et de matière entre les différents compartiments biologiques ne sont généralement pas optimums et une grande partie est perdue sous forme d'excrétion et de restes des organismes dans le milieu environnant. Une des conséquences liée à ces pertes est que plus on s'élève dans le réseau (on parle alors de niveaux trophiques), moins les individus sont nombreux et moins la biomasse* est importante.

Ces restes organiques ne sont pas perdus pour autant : ils sont utilisés par les décomposeurs (bactéries, champignons) qui vont les recycler pour fournir à nouveau des éléments minéraux utilisables par les producteurs, le phytoplancton en particulier. Ce recyclage s'opère dans la masse d'eau ou sur le fond du lac, où s'accumulent les restes organiques par sédimentation.

Cette capacité de recyclage naturel a ses limites. En effet, dans les situations où la production algale (dite production primaire) est très forte (sous l'effet d'apports excessifs en éléments nutritifs, phosphore notamment, dus à l'activité humaine), ni le transfert vers les maillons supérieurs de la chaîne alimentaire ni le recyclage effectué par les décomposeurs ne permettent de maintenir un flux de matière et d'énergie en équilibre : c'est ce qui se passe lors des phénomènes d'eutrophisation par exemple.

Un exemple concret

Le schéma ci-contre (fig. 2) illustre deux cas qui se sont présentés dans les grands lacs alpins. Il y a le cas d'un lac pauvre en éléments nutritifs (dit oligotrophe) et celui d'un lac dit mésotrophe ayant des apports plus élevés en éléments nutritifs minéraux (phosphore en particulier). Si le lac le plus riche en éléments nutritifs permet de produire une quantité plus grande de phytoplancton à la base de la chaîne alimentaire, cette ressource n'est pas forcément bien transférée aux maillons supérieurs, du fait de la présence d'espèces peu ou pas consommables, notamment de grande taille. Par conséquent, le bénéfice en terme de production piscicole pour ce lac n'est pas très bon, et le transfert peu efficace

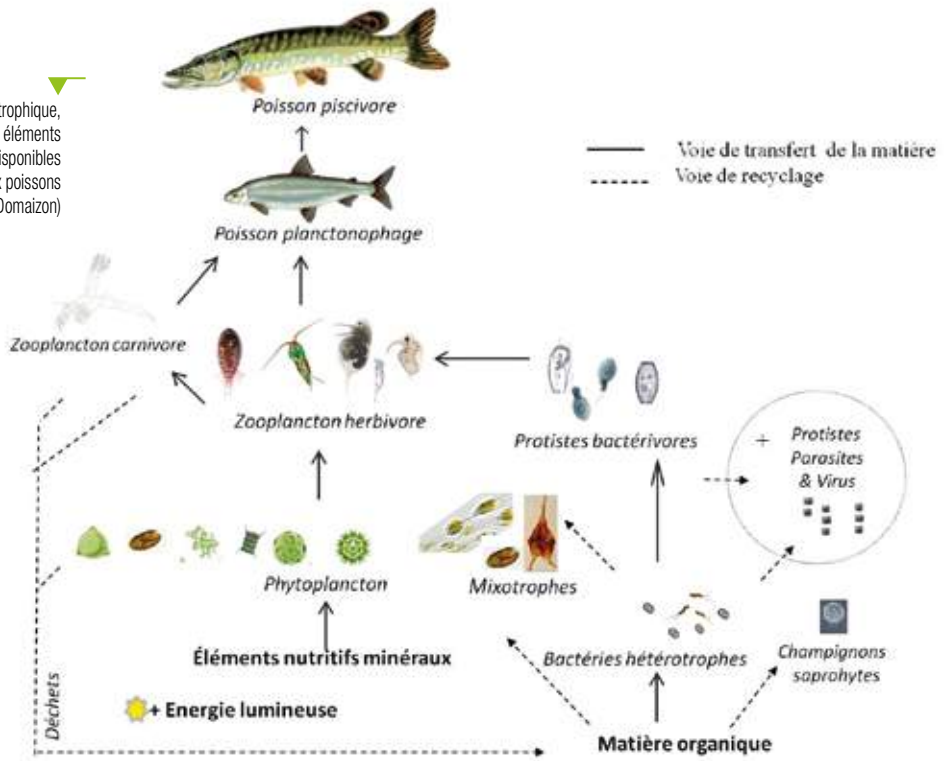
donne lieu à de nombreux restes dans le milieu (associés à des eaux de qualité médiocre à mauvaise).

À l'inverse, un lac ayant une production phytoplanctonique moindre (car avec moins de ressources en éléments nutritifs au départ dans le lac et caractérisé par un cortège d'espèces de bonne qualité nutritive et/ou plus petites) peut avoir un bon rendement en termes de transferts et de production. Dans ce cas-là, même si la production piscicole totale reste modérée, l'état de l'écosystème est très satisfaisant (transparence de l'eau, etc.).

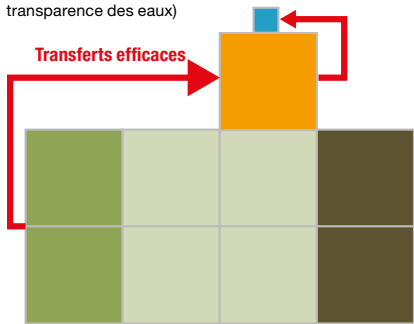


Photo 1 – Le lac du Bourget (© S. Jacquet) ◀

Fig. 1 – Exemple de réseau trophique, révélant les transferts depuis les éléments minéraux et/ou organiques disponibles dans l'eau jusqu'aux poissons (source : I. Domaizon)

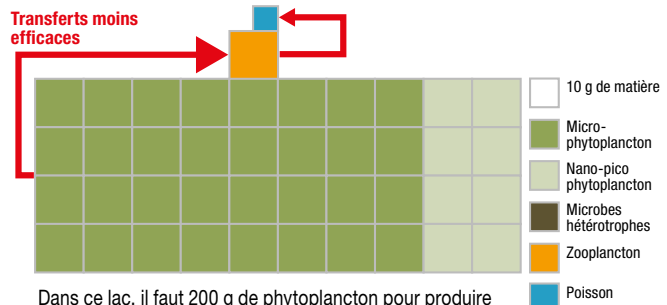


Lac sans excès de nutriments (oligotrophe)
Bonne efficacité du transfert d'énergie dans le réseau trophique (avec pour résultat une forte transparence des eaux)



Dans ce lac, il faut 80 g de phytoplancton pour produire 1 g de poisson (mais 100 g de microbes en tout)

Lac moyennement riche en nutriments (mésotrophe)
Moindre efficacité du transfert d'énergie dans le réseau trophique (avec pour résultat une accumulation d'algues, une faible transparence des eaux)



Dans ce lac, il faut 200 g de phytoplancton pour produire 1 g de poisson

Fig. 2 – Représentation schématique de deux types de fonctionnement écologique lacustre. Le premier cas est plutôt typique du lac d'Annecy, le second du Léman (source : M.-E. Perga à partir des données de l'observatoire OLA)

Ce qu'il faut retenir

De la configuration du réseau trophique (la composition et la structure en taille des communautés vivantes) dépend l'efficacité du transfert d'énergie de la base (phytoplancton, micro-organismes) vers les consommateurs supérieurs (zooplankton, poisson) et au final de la qualité et du fonctionnement de l'écosystème lacustre dans son entier.

Biomasse Masse totale des organismes végétaux et/ou animaux contenus dans un milieu à un instant donné.

Y a-t-il des espèces « insolites » habitant les grands lacs ?

► Stéphan Jacquet, INRA CARRTEL • SILA •

Les grands lacs alpins abritent une faune parfois insolite ou sont le lieu de phénomènes étranges. Pêcheurs et plongeurs en sont très souvent les premiers témoins. Sous forme d'un petit quiz, il vous est proposé ici de deviner de quoi il s'agit.



Photo 1 – Est-ce possible ? un crabe ?



Photo 5 – S'agit-il de cornes ? de doigts ? ou d'autre chose ?



Photo 2 – Du caviar labélisé lac alpin, est-ce envisageable ?



Photo 6 – Qui a perdu de la dentelle ?



Photo 3 – Un sac plastique en phase (longue) de dégradation ?



Photo 7 – Depuis quand les chenilles vivent-elles dans l'eau ?



Photo 4 – Une boule « pistache » tombée au fond de l'eau ?

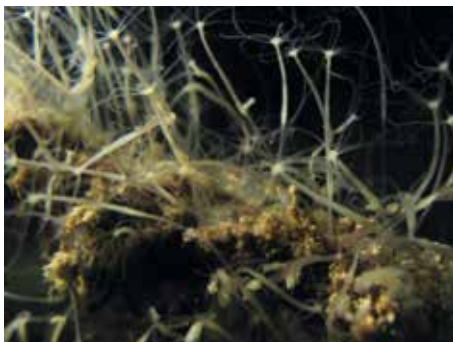


Photo 8 – Quelques cheveux éparpillés ?



Photo 9 –
Mais qui a osé polluer le lac ?



Photo 10 –
Peluche ou nouvel habitant de la roselière ?

Photo 1 (© G. Bondaz – Dauphiné Libéré)

Le crabe chinois peut atteindre jusqu'à 15 cm et pourrait avoir commencé à coloniser les grands lacs. Espèce très envahissante et connue pour s'être répandue en Amérique du Nord et en Europe, il a été remonté dans un filet de pêcheur au Léman en février 2014, côté français. Echappé d'un restaurant tout au plus ?

Photo 2 (© M. Foudral)

Ce n'est pas la première fois qu'un esturgeon est observé et/ou pêché dans le Léman. Cette photo date d'avril 2014. Sa présence est probablement due à un rejet d'aquarium amateur ou d'une pisciculture. Peut-être pas encore tout de suite, le caviar !

Photo 3 (© D. Zanella – SILA)

La méduse d'eau douce mesure environ 2 cm de diamètre. Relativement discrète, elle n'apparaît dans les lacs alpins que lors des étés exceptionnellement chauds et secs. Le reste du temps, elle demeure fixée au fond du lac sous une forme appelée « polype », qui ne dépasse pas 1 à 2 mm.

Photo 4 (© J.-L. Bertoncello)

Colonie gélatineuse d'ophrydium verte translucide. Sa taille varie de 2 à 15 cm. Il s'agit de cellules animales qui s'agrègent les unes aux autres et dans lesquelles il y a des microalgues (des chlorelles) qui vivent en symbiose et qui donnent la couleur à l'ensemble.

Photo 5 (© J.-L. Bertoncello)

Il s'agit d'une éponge lacustre ! C'est un animal qui se nourrit de bactéries et de microalgues en filtrant continuellement l'eau du lac. Les jeunes éponges sont mobiles et peuvent nager quelques temps avant de se fixer définitivement sur un support (caillou, branchage).

Photo 6 (© S. Jacquet)

Les perches pondent leurs œufs dans de longs rubans gélatineux dont la taille est proportionnelle en longueur et en largeur à la taille de la femelle qui les pond. Dans un ruban, il y a plusieurs milliers à centaines de milliers d'œufs.

Photo 7 (© J.-L. Bertoncello)

La cristatelle est un bryzoaire (animal mousse) qui forme des colonies de couleur claire (blanc cassé à jaune clair) et d'aspect soyeux, ressemblant à une chenille transparente comme de la gélatine. Et ce n'est pas urticant !

Photo 8 (© J.-L. Bertoncello)

Les hydres sont des polypes (pas de stade méduse) attachés au substrat par un pied terminé par un disque adhésif. Leur corps est en forme de sac avec une bouche entourée d'un unique anneau de tentacules.

Photo 9 (© D. Zanella – SILA)

Au printemps, ce type de manifestation n'est pas rare et il est naturel. Il s'agit du pollen des arbres, aggloméré par le vent, qui forme comme une tache d'huile colorée à la surface du lac. Les micro-organismes s'en délectent.

Photo 10 (© L. Renaud – SILA)

Ce petit mammifère est un muscardin. Agile et bon grimpeur, il affectionne habituellement les secteurs riches en buissons et en arbrisseaux, mais il peut parfois être observé dans les roseaux !

