

Enjeux de conservation de la macrobiodiversité des lacs de montagne français : synthèse bibliographique

Lucile NIVELET ETCHEBERRY, Florent ARTHAUD, Frédéric BLANC,
Didier GALOP†, Nicolas GOUIX, Raphaëlle NAPOLEONI,
Sylvain ROLLET & François PRUD'HOMME

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Gilles Bloch,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colesbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Frédéric Gosselin (Iristea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (MNHN, Paris)
Isabelle Le Viol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Olivereau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Lac d'Aumar (2192 m) dans les Hautes-Pyrénées. Crédit photo: Xavier Dornier.

Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*, *Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Cet article est sous licence Creative Commons Attribution 4.0 International License. (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (électronique / electronic): 2553-8756

Enjeux de conservation de la macrobiodiversité des lacs de montagne français : synthèse bibliographique

Lucile NIVELET ETCHEBERRY

Conservatoire botanique national Pyrénées et Midi-Pyrénées,
Vallon de Salut, boîte postale 70315, F-65203 Bagnères-de-Bigorre cedex (France)
lucile.nivelet-etcheberry@mnhn.fr

Florent ARTHAUD

Pôle R&D ECLA, OFB, Direction de la Recherche et de l'Appui Scientifique,
Montfort, F-01330 Birieux (France)
et Université Savoie Mont Blanc, INRAE, CARRTEL,
27 rue Marcoz, F-73000 Chambéry (France)
florent.arthaud@univ-smb.fr

Frédéric BLANC

Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie – Antenne Hautes-Pyrénées,
75 voie du Toec, boîte postale 57611, F-31076 Toulouse cedex 3 (France)
frederic.blanc@cen-occitanie.org

Didier GALOPT

CNRS, GEODE UMR 5602, Université Toulouse Jean Jaurès,
5 allées Antonio Machado, F-31058 Toulouse cedex (France)

Nicolas GOUX

Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie – Antenne Lot,
Mairie place R. Durand, F-46090 Mercuès (France)
nicolas.goux@cen-occitanie.org

Raphaëlle NAPOLEONI

ASTERS, Conservatoire d'Espaces naturels Haute-Savoie,
60 avenue de Novel, F-74000 Annecy (France)
raphaelle.napoleoni@cen-haute-savoie.org

Sylvain ROLLET

Parc national des Pyrénées,
Villa Fould, 2 rue du IV septembre, boîte postale 736, F-65007 Tarbes cedex (France)
sylvain.rollet@pyrenees-parcnational.fr

François PRUD'HOMME

Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées,
Vallon de Salut, boîte postale 70315, F-65203 Bagnères-de-Bigorre cedex (France)
francois.prudhomme@cbnmpm.fr

Soumis le 16 octobre 2023 | Accepté le 8 avril 2025 | Publié le 26 novembre 2025

À la mémoire de Didier Galop.

Parmi ceux qui ont contribué à cet article et à l'élan pour la connaissance et la conservation des lacs des Pyrénées, Didier Galop a tenu une place exceptionnelle. Nous étions tous heureux de proposer cet article, l'ensemble des co-auteurs s'associent aujourd'hui pour lui dédier cette synthèse. Didier Galop est décédé le 31 octobre 2023 sur les bords d'un lac des Pyrénées centrales.

Nivelet Etcheberry L., Arthaud F., Blanc F., Galop† D., Goux N., Napoleoni R., Rollet S. & Prud'homme F. 2025. — Enjeux de conservation de la macrobiodiversité des lacs de montagne français: synthèse bibliographique. *Naturae* 2025 (14): 177-210. <https://doi.org/10.5852/naturae2025a14>

RÉSUMÉ

Les écosystèmes lacustres de montagne sont des milieux longtemps considérés comme immuables, invulnérables et exempts de pollution à cause de leur situation isolée et de leur éloignement des activités anthropiques. Ils sont considérés comme des « sentinelles » du changement climatique pour de nombreux scientifiques car ils présentent une sensibilité prononcée aux variations climatiques. En réalité, ils subissent de nombreuses pressions à l'échelle globale mais aussi plus localement. On retrouve parmi elles l'introduction de poissons, la pression d'espèces exotiques envahissantes et de nouveaux pathogènes, une pollution du milieu se traduisant par des perturbations trophiques, chimiques et mécaniques. Cet article propose une synthèse bibliographique pour une meilleure compréhension des enjeux de conservation de la macrobiodiversité des lacs de montagne en France. Il apporte des pistes de réflexions avec la présentation de retours d'expériences sur des mesures de gestion mises en place dans ces milieux. Il offre finalement l'identification de certaines lacunes dans les connaissances actuelles, ouvrant ainsi de nouvelles perspectives de recherche. Il a été réalisé sous la coordination du Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, animateur du Groupement d'intérêt scientifique [GIS] Lacs des Pyrénées et d'ASTERS, Conservatoire d'espaces naturels de Haute-Savoie, animateur du GIS Lacs sentinelles.

ABSTRACT

Conservation challenges for the macrobiodiversity of french mountain lakes: a literature review.

Mountain lake ecosystems have long been considered unchanging, invulnerable and free from pollution because of their isolated location and their remoteness from human activity. Many scientists consider them to be “sentinels” of climate change because they are highly sensitive to climate variations. In reality, they are subject to many pressures, on a global scale but also more locally. These include fish introduction, pressure from invasive exotic species and new pathogens, and environmental pollution resulting in trophic, chemical and mechanical disturbance. This article summarises the literature to provide a better understanding of the issues involved in conserving the macrobiodiversity of high-altitude lakes in France. It provides food for thought by presenting feedback on the management measures implemented in these environments. Finally, it identifies gaps in current knowledge, opening up new research prospects. It was produced under the coordination of the Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, coordinator of the GIS Lacs des Pyrénées and ASTERS, Conservatoire d'espaces naturels de Haute-Savoie, coordinator of the GIS Lacs sentinelles.

MOTS CLÉS
Biodiversité,
introduction de poissons,
espèces envahissantes,
pollution,
perturbations
mécaniques,
changement climatique,
gestion de
l'environnement.

KEY WORDS
Biodiversity,
fish introduction,
invasive species,
pollution,
mechanical disturbances,
climate change,
environment
management.

CONTEXTE DE L'ÉTUDE

En 20 ans en France, les lacs de montagne ont dépassé leur seule dimension esthétique et iconique, symbole d'une nature préservée et de la beauté de la montagne, pour prendre une place au sein des écosystèmes fragiles dont les politiques publiques de préservation de la biodiversité se sont enfin emparées. La directive Habitats Faune Flore en particulier a mis en avant des types d'habitats hébergés dans les lacs de montagne (3130 – Eaux stagnantes, oligotrophes à mésotrophes avec végétation des *Littorelletea uniflorae* et/ou des *Isoeto-Nanojuncetea*; 3140 – Eaux oligo-mésotrophes calcaires avec végétation benthique à *Chara* spp.; 3150 – Lacs eutrophes

naturels avec végétation du *Magnopotamion* ou de l'*Hydrocharition*) et a attiré l'attention des acteurs de la protection de la nature eux-mêmes longtemps peu impliqués dans la connaissance et la conservation de ces biotopes.

C'est dans ce contexte de problématique émergente autour d'un écosystème charismatique que la présente étude s'inscrit. À l'interface entre le monde de la recherche et celui des naturalistes et des gestionnaires, des groupements d'acteurs de l'environnement lacustre se sont constitués (Groupement d'intérêt scientifique [GIS] Lacs sentinelles en 2013, GIS Lacs des Pyrénées en 2021). Le constat de ces consortiums d'acteurs de l'environnement impliqués dans les politiques publiques et les choix de gestion est qu'il est parfois difficile

de faire le clair entre ce qui relève d'une réalité scientifique et de ce qui relève d'une approximation médiatique sur ces écosystèmes charismatiques qui font beaucoup parler. Nous nous sommes donc saisis de cette situation pour répondre à l'attente des gestionnaires de disposer des références scientifiques nécessaires pour faire la part des choses dans les enjeux de conservation des lacs de montagne.

Notre volonté est donc ici de constituer une synthèse bibliographique scientifique adaptée à un lectorat de gestionnaires et de décideurs et aux contextes de mise en œuvre des politiques publiques de protection de la nature.

Ce contexte de travail justifie des parties généralistes et pédagogiques pour introduire chaque problématique. Il justifie aussi une approche nationale sur les deux massifs principaux hébergeant des lacs de montagne (législation nationale), l'attention portée à la macro-biodiversité (espèces protégées), le choix de définition des lacs de montagne (directive habitats) pour coller au mieux à la réalité des politiques publiques et des préoccupations des gestionnaires.

C'est aussi cette approche qui explique notre choix d'énumération de toutes les thématiques dont les gestionnaires d'espaces naturels peuvent entendre parler concernant leurs lacs pour à chaque fois, rappeler les enjeux et l'état de la bibliographie sur le sujet.

INTRODUCTION

Les milieux d'altitude ont longtemps été des entités considérées comme vierges d'impacts humains. Leur topographie escarpée, leur éloignement et leur climat favorisent la formation de masses d'eau très diversifiées et qui sont des « hotspots » écologiques, biogéochimiques et esthétiques. Rien qu'en Europe, il existe plus de 50 000 lacs de montagne isolés (Kernan *et al.* 2009). Cette situation géographique particulière, menant à de très faibles perturbations liées aux pratiques agricoles et forestières, a joué un rôle important dans la définition de cette perception illusoire d'immuabilité (Battarbee 2005). Dans les esprits, leur comblement et leur eutrophisation sont restés uniquement liés à des phénomènes naturels jusqu'à la deuxième moitié du ^{xx}e siècle (Sannié 1953) avant qu'apparaisse une prise de conscience collective sur les nombreuses pressions subies par ces écosystèmes.

Aujourd'hui, de plus en plus d'études démontrent la vulnérabilité des écosystèmes lacustres d'altitude au changement climatique (Battarbee *et al.* 2002; Catalan *et al.* 2002a; Kernan *et al.* 2009; Moser *et al.* 2019; Ribaudou *et al.* 2021). Des enregistrements paléolimnologiques confirment l'amplification du réchauffement climatique et son impact sur les écosystèmes lacustres d'altitude (Sommaruga-Wögrath *et al.* 1997; Catalan *et al.* 2013). À l'échelle mondiale, les lacs couverts de glaces ont déjà subi un réchauffement des eaux de surface plus important que les surfaces terrestres et les lacs non englacés (entre 0,07 et 0,05 °C/an de 1985 à 2009, contre une augmentation moyenne de la température de l'air de 0,034 °C/an; O'Reilly *et al.* 2015). De manière générale, le réchauffement est plus rapide en montagne qu'en plaine :

sur l'ensemble de l'arc alpin, l'augmentation des températures semble se dérouler à un rythme deux fois plus rapide que celui constaté à l'échelle mondiale. Entre 1900 et 2020, la tendance d'augmentation est supérieure à +2 °C à l'échelle des Alpes françaises (Chaix 2020).

Les forçages météorologiques sont directement visibles dans ces milieux peu exposés à des activités humaines majeures proches (Catalan *et al.* 2002b). Les lacs de haute montagne représentent donc des systèmes d'alerte précoce pour l'ensemble du système alpin et peuvent également fournir des informations précieuses sur les interactions entre les changements environnementaux globaux et les impacts anthropiques locaux. En revanche, il est important de noter que tous les lacs de montagne ne réagissent pas de la même manière ou en simultané aux signaux climatiques car ceux-ci seront modifiés par leurs processus physiques et biogéochimiques internes (Baron & Caine 2000).

Les lacs de montagne sont caractérisés par des températures et des concentrations en nutriments faibles, ces conditions extrêmes induisent un métabolisme ralenti des organismes vivants dans ces lacs et des réseaux trophiques relativement simples. Les communautés de ces milieux présentent un haut niveau de spécialisation écologique (Pörtner 2001; Diamond *et al.* 2023; Lamouille-Hébert *et al.* 2024). De légères modifications de température ou de concentrations en nutriments peuvent entraîner des réactions en chaîne induisant d'importants déséquilibres dans le fonctionnement de ces écosystèmes et leur biodiversité (Roche & Loye-Pilot 1989). L'augmentation des teneurs en azote contribue plus généralement à entretenir une eutrophisation à long terme dans ces milieux, avec des changements progressifs dans les cycles des nutriments et dans les communautés phytoplanctoniques (Heard & Sickman 2016). Des études soulignent l'importance des caractéristiques du bassin versant (par exemple, les conditions thermiques ou la couverture terrestre) fortement corrélées à l'altitude, pour mieux comprendre ces dynamiques biogéochimiques (Bartrons *et al.* 2010; Heard & Sickman 2016).

La sensibilité au climat des lacs de montagne et leurs réactions rapides aux changements, leur confèrent un statut de « sentinelles » pour la communauté scientifique, dans ce contexte de changement climatique actuel (Adrian *et al.* 2009).

DES ENJEUX DE PROTECTION DE LA NATURE

Les « plans d'eau oligotrophes d'eau douce », catégorie à laquelle appartient un grand nombre de lacs de montagne, sont protégés par la directive de l'Union européenne 92/43/CEE du 21 mai 1992, aussi appelée directive habitats. Définis comme habitats d'intérêts communautaires par la directive, les lacs de montagne sont ainsi désignés comme des enjeux de conservation par leur inclusion au sein du réseau européen de protection de la nature Natura 2000. Si les plans de gestion de ces sites (documents d'objectifs) utilisent les images de lacs pour leurs illustrations (sur 50 sites pyrénéens, près de la moitié possèdent un lac en couverture de leurs plans de gestion), aucun enjeu ni action de conservation de leur intégrité écologique globale n'y est identifiée ou portée.

Le constat de la vulnérabilité avérée des lacs de montagne face aux changements globaux et de la quasi-absence de mise en œuvre d'actions de gestion sur ces milieux a entraîné la rédaction de cet article. La littérature existante sur la biodiversité des lacs de montagne concerne en général les micro-organismes (planctonique et benthique), qui représentent la majorité des organismes vivant dans ces milieux. Il s'agit de phytoplancton, de zooplancton ou encore de bactéries. Or, le travail bibliographique effectué dans cet article souligne la pauvreté du nombre de productions scientifiques existant sur la macrofaune et la macroflore (Trachéophytes, Characées, Vertébrés et Macroinvertébrés) abritées par les lacs de montagne qui font pourtant également la richesse de ces milieux et constituent un patrimoine unique à préserver. L'impact du changement global sur les micro-organismes ne sera pas détaillé ici mais il s'agira bien de présenter un état des lieux des connaissances sur les pressions auxquelles sont soumises la macrofaune et la macroflore des écosystèmes lacustres de montagne en France.

En rassemblant, de la façon la plus exhaustive possible, les références qui documentent ces diverses pressions, l'objectif est d'offrir des pistes de réflexion aux gestionnaires de ces territoires d'altitude dans la mise en place de programmes de préservation de ces milieux. Ce travail répond à un besoin croissant d'une gestion adaptée à ces écosystèmes en prenant en compte le contexte local mais aussi global. Il met en avant les différents usages des lacs et la nécessité de faire des compromis pour préserver des milieux offrant des services écosystémiques forts sur le territoire. L'enjeu est bien d'aider à la décision les gestionnaires dans un contexte de développement de certaines activités humaines et de perspective de régulation de ces activités en fonction des différents contextes. Enfin, à l'échelle plus individuelle, il ouvre une réflexion sur le besoin sous-jacent de recréer du lien entre le milieu et les divers acteurs qui « pratiquent » les lacs : mieux comprendre les enjeux pour mieux adapter ses usages.

DES CONDITIONS ABIOTIQUES BOULEVERSEES PAR LE CHANGEMENT CLIMATIQUE AUX CONSÉQUENCES REDOUTÉES SUR LA MACROBIODIVERSITÉ

Le bouleversement des conditions abiotiques globales est à la source des déséquilibres biologiques observés ou redoutés. Sans forcément que tous les impacts ou trajectoires écologiques induits soient encore connus, les références scientifiques se multiplient pour décrire ces changements en cours.

En haute montagne, l'augmentation de la température de l'air liée au changement climatique a pour effet de raccourcir la période de couverture de neige du bassin versant et la fonte de la cryosphère (permafrost et glacier) modifiant les dynamiques hydrologiques.

La diminution du couvert de glace et de neige entraîne une perte de l'albedo accentuant localement le réchauffement climatique (Scherrer *et al.* 2012) pendant que l'augmentation de température modifie la stratification et les brassages de la colonne d'eau (Catalan *et al.* 2002b, Niedrist *et al.* 2018 ; Perga *et al.* 2023).

Ces effets pourraient être accentués par la modification du régime des précipitations identifiée dans certains modèles (Woolway *et al.* 2020, Stephan *et al.* 2021). Si la fonte des glaciers peut engendrer localement et temporairement une baisse de température de l'eau et une augmentation de sa turbidité par les farines glaciaires (Sommaruga 2015 ; Tiberti *et al.* 2020 ; Kleinteich *et al.* 2022), les lacs de montagne s'inscrivent plus globalement dans une dynamique délétère d'épisodes de sécheresse à répétition induisant du stress hydrique et l'augmentation de la température de l'eau (Peter & Sommaruga 2016 ; Tiberti *et al.* 2020).

Dans le même temps, les modèles prévoient l'évolution, tant en fréquence qu'en intensité, d'événements extrêmes tels que les crues (Wilhelm *et al.* 2013). Les fortes pluies, les orages, l'érosion des glaciers, la gélifraction, le surpâturage sont autant de facteurs favorisant l'augmentation de transport solide dans les lacs de montagne liés à de potentiels comblements (Arnaud *et al.* 2016 ; Perga *et al.* 2018). La sédimentologie lacustre dépend fortement de la relation entre le bassin versant et le lac. S'il est soumis à des événements de forte pluie, un lac possédant un grand bassin versant constitué de matériaux facilement érodables (moraines, schistes ou tills périglaciaires), présentera un taux de sédimentation très élevé avec des vitesses de sédimentation moyennes comprises entre 2 et 5 mm/an (Giguet-Covex *et al.* 2011 ; Wilhelm *et al.* 2013). Ce contexte de conditions globales bouleversées fragilise considérablement l'équilibre d'un écosystème hautement spécialisé. Des effets directs sont à craindre.

Si le changement climatique implique des bouleversements dans la dynamique des écosystèmes lacustres de montagne, d'autres pressions d'origine anthropique plus ou moins directes et en interaction entre elles, s'appliquent sur ces milieux. Le terme « changement global » ou « changements globaux » dans sa forme plurielle, usitée de façon croissante, est alors utilisé pour caractériser tous les changements appliqués aux écosystèmes par l'anthropisation. Il est apparu dans la décennie 1970 pour inviter à une approche systémique de ces changements multiples et éviter ainsi les raccourcis au seul changement climatique (Cossart 2018). Malgré leur position géographique isolée, les lacs de montagne présentent de manière croissante les marques du changement global, visibles sous forme de diverses dégradations (Battarbee 2005 ; Catalan *et al.* 2013). Les causes sont multiples, elles proviennent notamment de l'augmentation des températures, des apports atmosphériques, du pastoralisme, de l'alevinage, de l'utilisation récréative et de l'exploitation de la ressource en eau (Brunner *et al.* 2019 ; Senetra *et al.* 2020).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

LES LACS DE MONTAGNE

Les lacs de montagne constituent un objet dont il existe de multiples définitions, largement étudiées par les limnologues. Les critères pour les définir divergent en fonction des massifs car ils comportent des environnements très variables, dépendant de nombreux paramètres. Ces derniers sont généralement déterminés à partir de critères géographiques (surface,



Fig. 1. — Lac d'Anterne en hiver. Crédit photo : Asters-CEN74-J-Heuret.

altitude, relief, morphologie du bassin versant), mais aussi écologiques (profondeur du plan d'eau, type de végétation du bassin versant, couverture neigeuse, exposition, etc.), ce qui les rend difficiles à rassembler sous une typologie totalement représentative (Edouard 1994).

Dans cet article nous allons considérer les lacs de montagne comme des étendues d'eaux permanentes, de plus de 1000 mètres carrés et situées à plus de 1000 mètres d'altitude, avec une période de prise en glace allant de quelques semaines à dix mois (Fig. 1). Ce périmètre d'étude correspond à ce que les gestionnaires d'espaces naturels des Pyrénées ont choisi de façon consensuelle pour définir les sites concernés par les mêmes enjeux et les mêmes cadres de gestion dans le programme transfrontalier (France, Espagne, Andorre) GREEN (Prud'homme *et al.* 2020). L'altitude de 1000 m est en effet la limite inférieure de l'étage montagnard et la surface de 1000 m² écarte les mares au fonctionnement écologique et aux cortèges floristiques et faunistiques différents. Ce sont de plus des paramètres relativement simples à obtenir pour tout plan d'eau, quel que soit le massif montagneux français.

Il ne s'agit pas d'une proposition de définition du lac de montagne mais d'un choix permettant de caractériser le milieu

visé par un même cadre de gestion (gestionnaires d'espaces de montagne) et d'obtenir des critères pour la sélection de la littérature sur ce sujet. L'objectif de cet article est d'aborder de la façon la plus complète possible, toutes les pressions ayant un impact sur la macrobiodiversité de ce type de plans d'eau avec les nuances qu'elles comprennent suivant les caractéristiques et spécificités de chaque lac. Notre choix de lacs de montagne va donc au-delà des seuls lacs d'altitude mais les intègre. Ils y seront abordés de manière globale avec des exemples à l'échelle internationale mais aussi plus locale, avec une focalisation sur les Pyrénées et les Alpes françaises pour coller à notre préoccupation d'être au plus près des politiques publiques françaises de gestion de la biodiversité.

UNE APPARITION ANCIENNE

La plupart des lacs alpins et pyrénéens sont nés à l'issue du retrait glaciaire qui a fait suite à la dernière glaciation (–120 000 ans à –10 000 ans) aussi appelée glaciation de Würm (Edouard 1994). Ce retrait s'étant déroulé progressivement, l'âge de formation des lacs est très variable et difficile à déterminer. La grande majorité des lacs de montagne des Alpes s'est formée lors du Tardiglaciaire (fin de la dernière glaciation de –16 000

à –11 000 ans) lorsque les grands glaciers alpins ont progressivement été confinés dans les plus hauts secteurs alpins par le réchauffement global. Dans les Pyrénées, certains sont apparus il y a plus de 15 000 ans et d'autres ont une origine beaucoup plus récente (Galop 2017; Gréger & René 2020). Une instabilité de versant (éboulement, glissement de terrain) peut aussi former un lac en créant une retenue d'eau naturelle. Par exemple, au lac du Lauvitel dans le Parc national des Écrins, un éboulement, vieux de 4000 ans environ, s'est superposé à une moraine glaciaire déjà en place pour former un barrage naturel. Enfin, depuis les années 1900 de nouveaux lacs se forment suite au retrait des glaciers lié à l'accélération du réchauffement des températures (Bosson *et al.* 2023). C'est le cas, par exemple, du lac du Pays Baché dans la réserve naturelle nationale du Néouvielle, du lac du Pavé dans le Parc national des Écrins ou encore du lac de l'Arpont dans le Parc national de la Vanoise, apparus il y a quelques décennies.

QUEL FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE ?

Les lacs de montagne sont des milieux qui partagent de nombreuses caractéristiques similaires, telles que leur emplacement dans des bassins versants à forts gradients topographiques, des températures froides occasionnant une couverture de glace et de neige prolongée, ainsi que leur exposition à un rayonnement solaire et ultraviolet (UVR) élevé (Moser *et al.* 2019). Ces milieux sont caractérisés par des conditions de vie extrêmes, induites par un climat de haute altitude et une alimentation en eau pauvre en nutriments, en partie issue directement de la fonte des neiges (Balvay 1978; Chacornac 1986). Ils sont, pour la plupart, recouverts de glace et de neige une partie de l'année, les plongeant dans l'obscurité, ce qui entrave la photosynthèse réalisée par les organismes sous-jacents. Devenus des systèmes hétérotrophes jusqu'à la fonte des glaces, ils sont ensuite rapidement soumis à un rayonnement solaire élevé corrélé à l'altitude et à leur position au sein du bassin versant. Ils connaissent alors une forte variation de rayonnement UV, pouvant pénétrer en profondeur grâce à leurs eaux claires (Vinebrooke & Leavitt 1996). Durant cette période estivale aux conditions plus propices à la photosynthèse, les organismes aquatiques terminent leur cycle de vie avant la nouvelle saison hivernale. La biodiversité de ces écosystèmes est limitée par ces divers facteurs environnementaux. Les réseaux trophiques sont relativement simples, composés de peu d'espèces, de petite taille, spécialisées dans ces conditions de vie extrêmes. Certaines espèces sont endémiques de ces milieux, ce qui entraîne de forts enjeux de conservation (Ragué & Muller 2019; Miró & Ventura 2020; Lucati *et al.* 2020). La zone littorale est reconnue comme concentrant l'essentiel de la biodiversité sur les lacs de montagne même si elle ne représente qu'une fraction de la superficie totale du lac (Vadeboncoeur *et al.* 2011; Zaharescu *et al.* 2016). Les zones littorales et riveraines peu profondes de ces lacs sont à l'interface entre les mécanismes internes du lac et les flux de sédiments et de nutriments provenant de la zone terrestre environnante.

Elles fournissent un habitat et des ressources aux stades aquatiques et émergents de nombreux taxons aquatiques, tels que la plupart des insectes benthiques (Kopácöek *et al.* 2000; Jonsson & Wardle 2009).

MACROBIODIVERSITÉ DANS LES ALPES & PYRÉNÉES FRANÇAISES

La biodiversité que l'on observe sans faire appel à la microscopie est celle que visent les politiques publiques de protection de la nature de façon assez formelle, le plus souvent avec des listes d'espèces cibles (Directives habitats faune flore, textes de protection des espèces de faune et de flore, stratégie nationale pour les aires protégées, zones naturelles d'intérêt écologique faunistique et floristique, plans nationaux d'actions, listes rouges, etc.). C'est donc sur cette macrobiodiversité que nous avons concentré nos recherches, en espérant que notre synthèse soit une aide à la décision pour les acteurs de ces politiques publiques depuis l'État et ses collectivités jusqu'aux gestionnaires d'espaces naturels.

Elle regroupe les Trachéophytes, les Charophytes, les Bryophytes, les Vertébrés aquatiques ou semi-aquatiques, les macro-invertébrés aquatiques (principalement odonates, coléoptères et hétéroptères aquatiques).

Les lacs de montagne sont des habitats où des espèces spécialistes de cette macro-biodiversité cohabitent. Pour en donner quelques exemples, rappelons que les lacs de montagne sont des habitats privilégiés de reproduction pour les amphibiens, d'autant que les poissons, leurs prédateurs naturels, sont en principe absents de ces milieux. Diverses espèces autochtones (Fig. 2) sont présentes dans ces milieux, par exemple : la Grenouille rousse (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), le Crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans* (Laurenti, 1768)), le Crapaud commun (*Bufo spinosus* Daudin, 1803), le Calotriton des Pyrénées (*Calotriton asper* (Dugès, 1852)), le Triton palmé (*Lissotriton helveticus* (Razoumowsky, 1789)), le Triton alpestre (*Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768)), ou encore la Salamandre tachetée (*Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758)) (Miró & Ventura 2020; Pottier *et al.* 2021). Il est possible aussi d'y retrouver des mammifères endémiques des lacs de montagne comme, par exemple, le Desman des Pyrénées (*Galemys pyrenaicus* (É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1811)) endémique du quart nord-ouest de la péninsule ibérique (Charbonnel 2015).

Du côté de la flore, on y retrouve plusieurs espèces végétales reliques boréo-alpines particulièrement menacées, avec toutes les espèces d'Isoetes (protection nationale) telles qu'*Isoetes lacustris* L. (Fig. 3) et *Isoetes echinospora* Durieu, divers potamots comme *Potamogeton praelongus* Wulf., *Potamogeton gramineus* L., *Potamogeton alpinus* Balb. et la Subulaire aquatique (*Subularia aquatica* L.). Les lacs dépourvus de végétation situés les plus hauts en altitude, parfois au voisinage de névés, hébergent un faible nombre d'espèces animales mais celles-ci sont tout à fait originales. Il s'agit d'une faune spécifique marquée par la présence, là aussi, d'espèces boréo-alpines (Guignot 1947; Bertrand 1949). C'est le cas, par exemple, du coléoptère *Helophorus glacialis* (A. Villa & G.B. Villa, 1833), connu en France uniquement dans les lacs des Vosges, de Savoie, des Alpes et

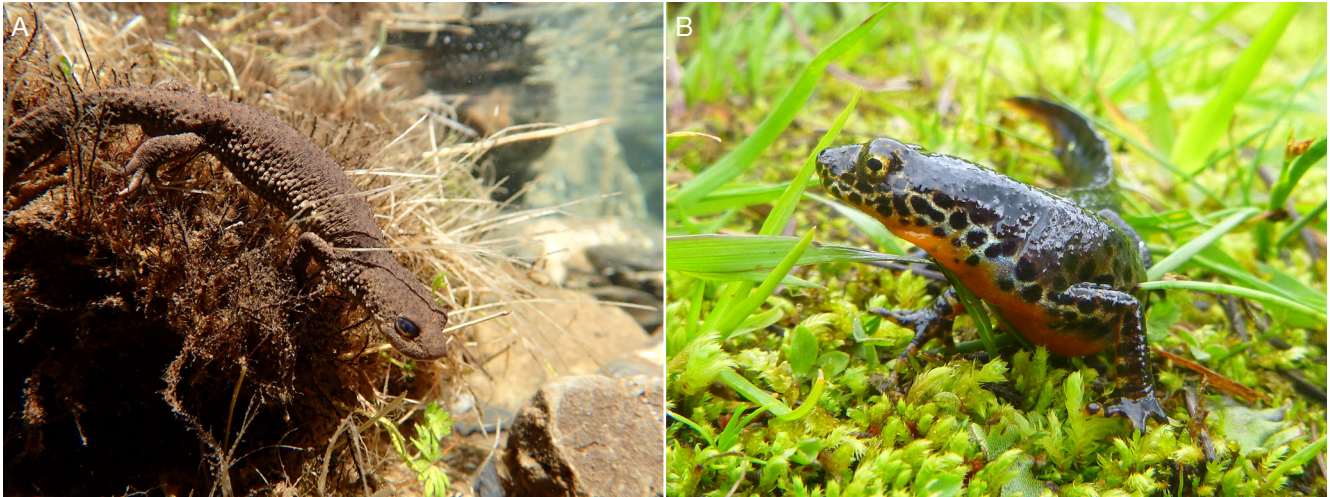


Fig. 2. — **A**, Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Duguès, 1852) dans un lac d'altitude pyrénéen ; **B**, Triton alpestre terrestre *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768). Crédits photos : Conservatoire botanique des Pyrénées et de Midi-Pyrénées – F. Prud'homme (**A**) ; Asters-CEN74 – J. Heuret (**B**).

des Pyrénées, à partir de l'étage subalpin (Queney 2004). Il est également observé dans les lacs de montagne catalans et aragonais en versant sud des Pyrénées (Millán *et al.* 2014). Cette espèce est décrite comme sténotherme, confinée aux eaux stagnantes très froides, souvent en bord de névé (Hansen 1987).

RECHERCHE BIBLIOGRAPHIQUE

Un travail de recherche bibliographique standardisé a été effectué avec la mise en forme d'une chaîne de recherche testée dans la base de données de littérature scientifique Web of Science Core Collection. La chaîne de recherche combine des termes exclusivement en anglais décrivant :

- l'entité étudiée, les lacs de montagne ;
- la localisation géographique, France, Alpes et Pyrénées ;
- les groupes biologiques macroscopiques d'intérêt ;
- les pressions qui s'appliquent sur l'objet d'étude.

La chaîne de recherche utilisée dans cette analyse est proposée ici afin de servir de point de départ à un travail bibliographique plus standardisé sur ce sujet. Chaîne de recherche (format Web of Science) :

TS = (« mountain lake\$ » OR « oligotroph lake\$ » OR alpin* lake\$) AND TS=(France OR french* OR Alps OR Pyrenees) AND TS=(ecolog* OR biodiversity OR ecosystem\$ OR "natural habitat\$" OR species OR vertebrate\$ OR mammal\$ OR amphibian\$ OR fish* OR salmon* OR minnow* OR invertebrate\$ OR arthropod\$ OR insect\$ OR plant*) AND TS=(« climate change » OR « climate-change » OR « environmental health » OR contamin* OR pollut* OR perturbation* OR toxicant\$ OR chemical\$ OR sewage OR eutrophication OR effluent\$ OR waste\$water OR waste-water OR biocide\$ OR « industrial product\$ » OR « biocidal product\$ » OR nutrient\$ OR oil OR metal\$ OR pesticide\$ OR herbicide\$ OR insecticide\$ OR fungicide\$ OR organochlorine\$ OR pharmaceutical\$ OR « personal care product\$ » OR cosmetic\$ OR PAH\$ OR petroleum OR hydrocarbon\$ OR microplastic\$ OR nanoparticle\$ OR nano-particle\$ OR « endocrine disrupt* » OR « organic compound\$ » OR solvent\$ OR petrochemical\$ OR hormone\$ OR sunscreen\$ OR « UV filter\$ » OR « ultraviolet filter\$ » OR antibiotic\$ OR phthalate\$ OR PCB\$ OR mercury OR « invasive species » OR « alien species » OR pathogen* OR parasite* OR ranavirus OR « chytridiomycosis » OR « chytrid » OR disease* OR pastoralism OR tourism OR tourist*)*

Des recherches bibliographiques ont été réalisées en parallèle en utilisant la documentation disponible en interne au sein des différentes structures gestionnaires collaborant au projet telles que le réseau « Lacs sentinelles », le Conservatoire d'Espaces naturels de Haute-Savoie, le Parc national des Pyrénées et le Conservatoire d'Espaces naturels d'Occitanie. Le catalogue en ligne du Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées (<https://biblio.cbnpmp.fr/>, dernière consultation le 15 décembre 2024) qui rassemble toutes les références historiques présentes dans le fond documentaire disponible sur site, a constitué un outil de recherche majeur pour effectuer ce travail. Ces recherches ont permis d'accéder à une mine d'informations supplémentaires issues de la littérature grise, la plupart n'étant pas des études publiées dans des articles scientifiques validés par les pairs.

RÉSULTATS

Cette recherche, tous portails documentaires confondus, a permis d'identifier 362 articles datant de 1992 à 2023. Un travail d'analyse a été réalisé pour évaluer la pertinence des références proposées par une requête à Web of Science par rapport à l'objectif de l'étude, c'est-à-dire rassembler les pressions s'exerçant sur la macrobiodiversité des lacs de montagne. Cent cinquante-six, soit pratiquement la moitié du corpus, ont été supprimés manuellement, ne correspondant pas aux objets d'étude. Les raisons de ces suppressions sont les suivantes : environ un tiers de ces références est composé d'études ne concernant pas les lacs de montagne mais plutôt des grands lacs subalpins (lacs du piémont des Alpes tels que le lac du Bourget par exemple), périalpins, de plaine, d'autres types de plans d'eau ou encore le milieu terrestre ; un autre tiers aborde l'écologie ou la distribution des micro-organismes dans les écosystèmes lacustres d'altitude ; un dernier tiers est composé d'études paléolimnologiques, considérant le sédiment



FIG. 3. — *Isoetes lacustris* L. dans un lac d'altitude pyrénéen. Crédit photo : Conservatoire botanique des Pyrénées et de Midi-Pyrénées – F. Prud'homme.

du lac comme un enregistrement des dynamiques du bassin versant sur des temps longs.

À cela s'ajoutent une dizaine de publications abordant purement la caractérisation des lacs sur le plan physico-chimique et quatre articles exposant les services écosystémiques rendus par les lacs de montagne et des perspectives pour une gestion raisonnée du tourisme sans focalisation particulière sur la macrobiodiversité.

Dans les 161 références conservées, quatre sous-thèmes bien représentés se démarquent :

- caractérisation et surveillance du comportement de divers polluants dans les lacs de montagne (52 références) ;
- suivi des impacts du changement climatique (48 références) ;
- effets de l'introduction de poissons sur les écosystèmes lacustres de montagne (28 références) ;
- distribution ou écologie d'une espèce de macrofaune ou de macroflore rassemblées sous l'intitulé « Biodiversité », l'article pouvant mentionner des perturbations directes ou indirectes (19 références).

Enfin quelques thématiques supplémentaires sont représentées de façon succincte : six articles intègrent la thématique du changement global sous ses formes diverses, six autres traitent de l'impact d'espèces exotiques envahissantes (hors poissons) et de nouveaux pathogènes (chitridiomycose et ranavirus) sur la biodiversité, deux écrits montrent l'impact du pastoralisme sur le milieu lacustre.

Deux cent deux références ont été ajoutées à la suite du dépouillement des bibliothèques des partenaires. Au total ce sont donc 363 références dont nous disposons pour documenter les pressions anthropiques sur les lacs de montagne. Ces références constituent un fond de ressources disponibles pour tout notre réseau d'acteurs de la gestion des lacs de montagne (centre documentaire du CBNPMP).

Parmi ces 363 références, nous en avons sélectionné 221 pour réaliser la présente synthèse bibliographique. Ce sont celles qui portaient une information originale ou significative sur la macrobiodiversité des lacs de montagne des Alpes ou des Pyrénées. Les autres étaient soit des redondances soit trop éloignées de notre thématique appliquée.

DES PRESSIONS GLOBALES CONTRE LESQUELLES LES GESTIONNAIRES NE PEUVENT PAS LUTTER

Impact direct du changement climatique sur la macrobiodiversité

Les conditions climatiques sévères caractérisant les régions de montagne ont favorisé, au cours de l'évolution, des espèces hautement spécialisées, très adaptées aux opportunités limitées de croissance et de survie dues en particulier au froid et à la pauvreté en nutriments (Körner 2003, Jacquemin *et al.* 2018 ; Jacquemin *et al.* 2019). Les organismes de ces régions, et plus particulièrement des zones de montagne européennes, seraient les plus vulnérables au changement climatique avec des espèces extrêmement sensibles aux anomalies thermiques. Selon certains scénarios, il pourrait y avoir dans les écosystèmes alpins un basculement brutal vers un état instable et une perte d'espèces terrestres (Khamis *et al.* 2014) qui pourrait atteindre jusqu'à 60 % (Thuiller *et al.* 2005), en particulier dans les écosystèmes lacustres où les fonctions écologiques sont directement menacées (Moser *et al.* 2019 ; Schmeller *et al.* 2022).

En premier lieu les modifications climatiques peuvent induire une élévation de la niche climatique de ces écosystèmes ou sa disparition, dans le cas où elle dépasserait les limites altitudinales de la région (Thuiller *et al.* 2005). L'augmentation des températures en altitude favorise la remontée d'espèces de plaines généralistes qui entraîne l'exclusion compétitive des espèces natives (Parmesan & Yohe 2003 ; Kelly & Goulден 2008). Les espèces actuelles adaptées aux lacs de montagne risquent ainsi de disparaître, face aux pressions conjointes du réchauffement climatique et de la potentielle compétition avec de nouvelles espèces à la recherche de refuges climatiques (Cauvy-Fraunié & Dangles 2019). Des espèces protégées, endémiques de ces régions se trouvent particulièrement menacées.

La compétition avec des espèces généralistes est aussi induite par une augmentation de la disponibilité en nutriments. Cette augmentation s'explique par des mécanismes d'altération des processus physico-chimiques dans les lacs, qui engendrent de nombreuses répercussions sur les cycles biologiques et les propriétés des habitats (Battarbee 2005). Les périodes de couverture de glace plus courtes associées à l'évolution des variables nutritives affectent, par exemple, la biomasse du zooplancton (Hampton *et al.* 2017). Le réchauffement de l'eau augmente de son côté la photosynthèse réalisée par le phytoplancton, par des procédés directs et indirects (Jacquemin *et al.* 2018, 2019). D'une part, le métabolisme des espèces augmente avec la température (jusqu'à un certain seuil). Et d'autre part, à température plus élevée l'oxydation de l'azote ammoniacal en nitrates est plus rapide, et donc la disponibilité en nutriments essentiels à la croissance des végétaux est supérieure. Ces conditions permettent l'accélération des processus de photosynthèse, entraînant une production primaire plus importante à l'échelle du lac. De tels changements de productivité auraient pour conséquences une production élevée de biomasse algale durant la période estivale, avec une diminution de la transparence de l'eau et une augmentation de la consommation d'oxygène dans les sédiments entraînant une hypoxie (diminution de la quantité d'oxygène) des eaux de fond (Weckström *et al.* 2016). La modification de la dis-

ponibilité de l'oxygène suite à une stratification estivale plus intense causée par le réchauffement de l'eau, peut entraîner des changements importants dans la composition des communautés aquatiques (Luoto & Nevalainen 2013).

Des interactions entre pollution anthropique et changement climatique

Déterminer la qualité des eaux des lacs de montagne est une préoccupation récente, notamment issue du constat d'une dégradation globale des grands écosystèmes lacustres dans le monde sous l'effet de leur exposition à de nombreux facteurs de stress anthropiques et climatiques (Jenny *et al.* 2020). Les lacs de montagne n'échappent pas à cette dynamique et plusieurs études montrent que leur taille et leur isolement géographique n'empêchent pas leur contamination par des polluants d'origine anthropique dont les effets sont encore mal connus sur ce milieu (Battarbee 2005 ; Galop 2017 ; Schmeller *et al.* 2022). Plusieurs causes sont en jeu. Elles s'établissent à l'échelle locale avec des polluants en provenance directe du bassin versant, résultant notamment d'un pastoralisme intensif et d'un tourisme accru, mais également à l'échelle plus globale avec le transport par voie atmosphérique de diverses particules telles que l'azote, le phosphore, les microplastiques ou encore les polluants organiques persistants (POPs) (Machate *et al.* 2023).

Leurs effets sont encore mal compris et peu étudiés mais il est très probable que la présence de ces polluants, certains à des concentrations létales pour les organismes aquatiques, entraînent des risques toxiques aigus ou chroniques avec des effets en cascade affectant potentiellement la qualité de l'eau et donc l'ensemble des écosystèmes d'altitude (Machate *et al.* 2023).

Les effets du changement climatique interagissent avec les processus de transfert des polluants et la réponse des organismes, ce qui offre peu de lisibilité à long terme sur les conséquences de ces diverses contaminations. Ils peuvent influencer de manière importante le comportement des polluants au sein des bassins versants et dans les lacs par la modification des processus météorologiques et, par conséquent, des processus biogéochimiques associés (Battarbee 2005 ; Perga *et al.* 2017). Par exemple, la fonte de la cryosphère et l'altération de son substratum peuvent entraîner la libération de polluants stockés dans les glaciers et une lixiviation accrue des sols (Tiberti *et al.* 2020). Ces phénomènes sont également à l'origine d'une augmentation de la teneur en solutés dans plusieurs lacs de haute altitude des Alpes occidentales, en Italie, en particulier pour le calcium et le magnésium (les valeurs maximales de conductivité sont passées de 45 à 70 $\mu\text{S}/\text{cm}$ sur la période 1984-2017) et les sulfates ont plus que doublé au cours de la même période (Rogora *et al.* 2020). Ces ions n'ont pas de conséquence notable sur la qualité du milieu lacustre mais sont à considérer dans le cadre de leur interaction avec diverses substances.

Ce lien entre changement climatique et comportement des polluants au sein des systèmes lacustres est donc à prendre en compte pour interpréter les changements écologiques significatifs qui pourraient advenir dans ces milieux.

Dégradation de la qualité de l'eau par les dépôts atmosphériques

Des recherches récentes démontrent que les lacs de montagne, notamment en France, bien qu'isolés, sont soumis à des apports de composés issus des activités humaines domestiques, agricoles ou industrielles locales ou plus lointaines, par voie atmosphérique (Battarbee 2005 ; Galop 2017 ; Schmeller *et al.* 2022). Les zones alpines agissent ainsi encore comme des puits pour de nombreux polluants atmosphériques, en raison de leur condensation lors du refroidissement des masses d'air en altitude ou de leur dépôt lié à des précipitations neigeuses abondantes (Nellier *et al.* 2015 ; Perga *et al.* 2018). Les lacs alpins sont particulièrement sensibles aux dépôts atmosphériques issus du transport éolien de particules d'azote et de phosphore (Burpee *et al.* 2022) en raison du caractère souvent ultra-oligotrophe de ces milieux aquatiques.

Déséquilibre des cycles trophiques

L'état trophique des lacs de montagne, naturellement pauvres, peut être bouleversé par des apports de nutriments, notamment d'azote et de phosphore, par voie atmosphérique. Ceux-ci s'avèrent être des éléments co-limitants au développement d'organismes dans de nombreux lacs de montagne (Jacquemin *et al.* 2018 ; Jacquemin *et al.* 2019).

La présence d'azote dans l'atmosphère a été largement accrue par le développement de l'agriculture intensive et l'utilisation de fertilisants chimiques. Sa concentration dans l'atmosphère a doublé, en particulier à cause de l'utilisation d'engrais à base de nitrate d'ammonium. Une étude réalisée dans plusieurs lacs de montagne en Amérique du Nord a montré qu'au moins 70 % des nitrates dans les systèmes aquatiques, étaient d'origine anthropique et issus du transport atmosphérique. Elle souligne, par ailleurs, l'importance d'une gestion prudente de l'application d'engrais dans les basses terres adjacentes pour protéger les écosystèmes alpins (Hundey *et al.* 2016). Combiné aux effets du changement climatique, l'apport d'azote et de phosphore provenant de dépôts atmosphériques est une des sources du verdissement (développement important d'algues planctoniques) de nombreux lacs de montagne (Oleksy *et al.* 2020). En effet, les cycles biochimiques des systèmes oligotrophes lacustres sont extrêmement sensibles aux fortes variations des apports en phosphore et en azote, qui peuvent perturber le développement des communautés phytoplanctoniques (Camarero & Catalan 2012 ; Jacquemin *et al.* 2019) et donc l'état trophique des lacs. La macrobiodiversité des lacs de montagne est étroitement liée et spécialisée à cette oligotrophie naturelle et toutes les améliorations trophiques constituent donc pour elle une source de vulnérabilité.

Polluants organiques persistants (POPs) et éléments traces métalliques (ETMM)

On peut retrouver divers produits chimiques dans les lacs de montagne comme des polluants organiques persistants (POPs) qui regroupent les pesticides organochlorés tels que le Dichlorodiphényltrichloroéthane (DDT) ou le Lindane, les produits industriels organochlorés comme les Polychlorobiphényles (PCBs) et organobromés comme les Polybromodiphényles (PBDEs) et enfin le groupe des hydrocarbures

aromatiques polycycliques (HAP) issus de la combustion de produits naturels ou pétroliers (Nellier *et al.* 2015 ; Marçais 2016 ; Galop 2017). Une étude récente a détecté la présence de 151 produits chimiques, comptant des polluants organiques persistants dans huit lacs de montagne pyrénéens (Machate *et al.* 2022). Ces produits sont persistants dans l'environnement, avec des temps de résidence élevés, dépassant plusieurs décennies pour certains (Catalan *et al.* 2004). La plupart sont toxiques pour les humains et la faune. Les plus lipophiles peuvent s'accumuler dans les espèces aquatiques telles que les poissons (Rognerud *et al.* 2002 ; Perga *et al.* 2017). La présence de ces composés, dits semi-volatils, dans les régions en altitude, s'explique par un processus de volatilisation depuis leurs sites d'émission, de transport atmosphérique, puis de piégeage par condensation en raison des températures plus froides (Grimalt *et al.* 2001). Les POPs rejetés dans l'atmosphère depuis les zones urbanisées ou industrialisées sont transportés à plus ou moins longue distance, selon les circulations des masses d'air et l'intensité des vents. Ils se déposent sur la végétation, les sols ou l'eau sous forme de dépôts secs (c'est-à-dire de poussières atmosphériques ayant adsorbées ces polluants) lorsque la vitesse des vents diminue, ou de dépôts humides (gouttes d'eau ou flocons de neige « captant » les polluants gazeux dans l'air) lors des précipitations (Battarbee 2005). Il en résulte une accumulation de composés les plus persistants dans des sites éloignés des lieux de fabrication ou d'utilisation, comme les écosystèmes lacustres de haute montagne (Vilanova *et al.* 2001 ; Carrera *et al.* 2002). La mesure des concentrations de ces POPs dans les sédiments lacustres permet de décrire l'historique de cette contamination : elle débute avec la révolution industrielle (1900 à 1950 selon les molécules) pour atteindre un maximum dans les années 1970 et diminuer depuis en raison du durcissement de la réglementation des émissions, de l'amélioration des procédés industriels dans nos régions et du déplacement des industries vers d'autres régions du monde.

Les lacs de montagne sont également soumis aux apports atmosphériques d'Éléments Traces métalliques (ETMM) composés des métaux, métalloïdes (Cu, Hg, Sb, Pb) et organométaux, persistants dans la nature et pouvant être toxiques pour la faune et la flore. Des études démontrent que la plupart des systèmes lacustres, de plaine ou de montagne, sont affectés par des contaminations métalliques, en particulier par le zinc, le plomb et le cadmium mais aussi par d'autres ETMM tels que le cuivre, le nickel ou le cobalt (Galop 2017). La présence de pollution par les métaux dans les lacs de montagne n'est pas uniquement contemporaine. En effet, en France, plusieurs campagnes de carottage de sédiments lacustres dans les Alpes et les Pyrénées ont démontré la présence d'activités minières dans ces massifs dès la fin du Néolithique se poursuivant durant la période Antique et le Moyen Âge avec des pics de pollutions significatifs, mettant en évidence la présence d'importantes sources ponctuelles et locales de métaux (Galop *et al.* 2001 ; Bacardit *et al.* 2012 ; Elbaz-Poulichet *et al.* 2020). Cette contamination historique est stockée dans les sédiments des lacs et les sols des bassins

versants. Les stocks présents dans les sols pourraient constituer un apport futur de polluants métalliques dans les lacs de montagne en cas d'érosion ou de lixiviation accrue en lien avec le changement climatique. La contamination par les ETMM est inégale dans les lacs de montagne et variable au cours du temps. Certains connaissent un taux d'accumulation de métaux très élevé durant la période de développement industriel (Galop 2017 ; Elbaz-Poulichet *et al.* 2020). Ces substances métalliques peuvent être ingérées par les animaux et rester présentes dans la chaîne alimentaire comme c'est le cas chez la truite dans les lacs de montagne (Rognerud *et al.* 2002 ; Hansson *et al.* 2017). Cependant, depuis les années 80, on remarque une diminution de la présence de ces composés dans les lacs. En effet, les industries qui produisaient ces polluants ont, pour la plupart, été délocalisées dans d'autres régions du monde (en Asie notamment) ou leurs rejets sont beaucoup plus filtrés.

Microplastiques

Depuis une dizaine d'années, l'étude du comportement des microplastiques dans l'environnement est devenue un domaine de recherche à part entière. Les résultats montrent leur omniprésence dans les écosystèmes terrestres et aquatiques et suggèrent des impacts écologiques connexes (Cox *et al.* 2019). Par ailleurs, ils constituent une source potentielle d'introduction de contaminants chimiques, d'espèces envahissantes microscopiques et de pathogènes dans les milieux naturels (Roex *et al.* 2013 ; Wu *et al.* 2019).

Avec la mise en lumière de la contamination des océans et des mers par les microplastiques (Sighicelli *et al.* 2018), plusieurs études se sont concentrées sur la contamination des écosystèmes d'eau douce, notamment les lacs (Bellasi *et al.* 2020 ; Dusaucy *et al.* 2021). Ils agiraient comme des puits de particules plastiques temporaires et à long terme mais aussi comme des sources pour les écosystèmes aquatiques en aval. Les sédiments sont des zones d'accumulation privilégiées des particules plastiques mais également un habitat essentiel pour les organismes aquatiques. Élément fondamental pour l'ensemble du réseau trophique, le milieu sédimentaire exige une prise en compte particulière sur ce sujet (Bellasi *et al.* 2020). Le tourisme est également un facteur important d'accumulation des microplastiques dans les systèmes lacustres. Le lac de Garde, l'une des destinations les plus touristiques du nord de l'Italie, présente, par exemple, une forte accumulation de particules de plastique pouvant être comparée à certaines situations préoccupantes en milieu marin (Imhof *et al.* 2013).

Les études soulignent en revanche le manque de données sur la pollution aux microplastiques dans les lacs éloignés des zones urbanisées tels que les lacs de montagne, qui restent presque totalement à investiguer. Les retombées atmosphériques seraient les principaux vecteurs de microplastiques dans ces milieux. Une étude réalisée à partir de l'observation de dépôts microplastiques atmosphériques dans un bassin versant reculé des Pyrénées démontre que les microplastiques sont soumis à un transport atmosphérique pouvant atteindre 95 kilomètres et donc contaminer des zones isolées tels que les milieux de haute montagne (Allen *et al.* 2019, 2021). Une

récente étude sur des lacs reculés des Alpes du Nord, dont le lac de la Muzelle (2105 m), le lac Vert (1266 m), le lac de Pormenaz (1 945 m) et le lac d'Anterne (2063 m) montre que même les lacs les plus éloignés des perturbations anthropiques présentent une contamination microplastique de l'ordre de une particule par mètre cube (Gateuille *et al.* 2020). En raison de l'éloignement des sources de pollution, les microplastiques retrouvés dans ces cas de figure étaient composés de fibres mais la présence de fragments ou de microbilles n'a pas été observée (Gateuille *et al.* 2020).

DES PRESSIONS LOCALES CONTRE LESQUELLES LES GESTIONNAIRES PEUVENT AGIR

Impacts de l'introduction de poissons sur la macrofaune et la macroflore

Isolés des cours d'eau par des barrières topographiques infranchissables, les lacs de montagne sont pour la plupart apiscicoles (Knapp *et al.* 2001a; Miró & Ventura 2013) mais une majorité a été empoisonnée artificiellement par l'Homme depuis des siècles (Miró & Ventura 2013, 2020; Aas *et al.* 2018; Galop 2020). Cette réalité n'est, pour beaucoup, pas si évidente car dans l'imaginaire collectif le bon état écologique des lacs est naturellement associé à leur richesse piscicole. Cette vision s'explique car l'alevinage des lacs de montagne est une pratique ancrée de manière historique dans l'appréhension de ces écosystèmes par les acteurs du territoire (Sannié 1953). Cependant, dès le début du ^{xx}e siècle, des naturalistes comme Henri Gadeau de Kerville mettent en avant l'impossibilité physique des poissons (ici des truites) d'investir les lacs de montagne et formulent des hypothèses plus ou moins réalistes sur l'origine de leur présence dans les lacs (Gadeau de Kerville 1928). De nombreuses études montrent aujourd'hui que les poissons exercent une forte pression sur le fonctionnement des lacs de montagne. Ils impactent les espèces aquatiques indigènes, tout en modifiant et déstabilisant les réseaux trophiques de ces écosystèmes. (Cucherousset & Olden 2011; Miró Pastó 2016; Ventura *et al.* 2017; Tiberti *et al.* 2019).

Historique de l'empoisonnement par les salmonidés

L'introduction des salmonidés dans les lacs de montagne est étroitement liée à la pratique de la pêche dans les chaînes de montagnes françaises (Ventura *et al.* 2017; Galop 2020). Dans les Pyrénées, d'importants travaux réalisés sur l'historique de l'empoisonnement des lacs mettent en lumière l'évolution et l'état de la ressource halieutique, exploitée depuis plusieurs siècles (Miró & Ventura 2013; Galop 2020). Les premières introductions de poissons dans cette zone remonteraient à la période médiévale, comme en témoigne la première preuve écrite de la présence de poissons datant des ^x^e et ^{xiii}^e siècles et relatives à l'exploitation halieutique de plusieurs étangs des Pyrénées orientales ainsi que certains lacs de montagne, propriétés d'abbayes pyrénéennes (Bille 2008; Galop 2020). Peu de synthèses existent sur l'histoire de l'alevinage dans les lacs des Alpes, mais les premières introductions documentées remontent à la fin du ^{xvi}^e siècle (Pechlaner 1984). Toutefois, ces actions d'empoisonnement restent ponctuelles et certaine-



FIG. 4. — Alevinage dans le lac d'Ayous. Crédit photo : Parc national des Pyrénées – E. Sailler.

ment limitées jusqu'au ^{xix}^e siècle, période durant laquelle se développe l'exploitation de cette ressource en lien avec l'essor du tourisme thermal (Galop 2020). À cette époque, la pêche dans les lacs de montagne devient une activité lucrative qui s'accompagne de la volonté d'accroître la ressource piscicole. Les exemples de translocations et de tentatives d'introductions de truites dans les lacs de montagne réalisées par les pêcheurs eux-mêmes se multiplient et sont souvent couronnés de réussite (Galop 2020). À partir des années 1920, les effets combinés du développement de la pêche récréative, des progrès de la pisciculture, de l'essor du tourisme et de politiques publiques incitatives donnent lieu à un alevinage systématique d'une majorité de lacs. Ainsi, dans les Pyrénées, à partir de 1930, une première phase d'alevinage intensif des lacs de montagne est entreprise à l'initiative des services forestiers sur de nombreux lacs dépourvus de poissons, afin de développer l'activité piscicole (Chimits 1970; Galop 2020).

Cette activité a perduré même après la création des espaces naturels protégés comme les Parcs nationaux. L'utilisation de l'hélicoptère dès 1957 (Fig. 4) et la création du Parc national des Pyrénées en 1967 contribuent à augmenter cette ressource et à gérer les introductions officielles notamment par la méthode d'empoisonnement aéroportés (Chimits 1960). La même dynamique semble être observée dans les Alpes, avec une augmentation progressive des alevinages à partir des années 1900 et plus massivement autour des années 1980 (Frossard *et al.* 2023).

Depuis la première moitié du ^{xx}^e siècle, six espèces de salmonidés ont été introduites dans les lacs de montagne en France (Martinot 1979; Ventura *et al.* 2017) : la Truite commune ou Truite fario (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758), la Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792), l'Omble (ou Saumon) de fontaine (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814)), l'Omble chevalier (*Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758)), le Cristivomer (*Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792)). Ces deux dernières sont capables de se reproduire directement dans les lacs de montagne et se sont naturalisées dans la majorité des lacs où elles ont été introduites. D'autres espèces comme



FIG. 5. — Vairons *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) dans un lac d'altitude des Pyrénées. Crédit photo : Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées – F. Prud'homme.

la Truite fario et le Saumon de fontaine ont besoin que le lac soit connecté à un cours d'eau (amont ou aval) pour s'y reproduire et former des populations viables (Chimits 1955 ; Delacoste *et al.* 1997).

Invasion par des poissons allochtones

Les lacs de montagne sont soumis à une invasion d'espèces piscicoles allochtones envahissantes telles que le Vairon (*Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) ; Fig. 5) (Ventura *et al.* 2017), dont l'introduction est provoquée par son utilisation en tant qu'appât vivant pour la pêche, souvent relâché dans les lacs lorsqu'il n'est pas utilisé (Miró & Ventura 2015). Bien qu'il soit impossible de connaître avec précision la date des premières introductions, elle semble remonter aux années 30 dans la haute vallée de Barèges (Pyrénées) (Chimits 1955) et la propagation du vairon s'est accélérée dans les années 1970-1980 sur tout le territoire français. En un demi-siècle, le Vairon s'est, par exemple, propagé dans plus de 30 % des lacs des Pyrénées méridionales (Ventura *et al.* 2017). Il n'existe aucun lac à ce jour dans lequel il ait disparu après s'être établi. D'autres espèces non indigènes également utilisées comme appâts vivants peuvent s'établir de manière pérenne dans les lacs de montagne. C'est le cas du Goujon (*Gobio gobio* (Linnaeus, 1758)), que l'on peut maintenant retrouver dans divers lacs du versant nord des Pyrénées comme par exemple dans les lacs

d'Er (64), d'Aumar ou Bareilles (65), du Rotengle (*Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)) (lac d'Arlet), du Chevesne (*Squalius cephalus* (Linnaeus, 1758)) (lac de Gentau, lac du Miey), de la Loche de rivière (*Cobitis taenia* Linnaeus, 1758) (lacs des Espézières, laquets de Port Bieilh), de la Perche (*Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758) (lac de l'Oule) ou encore du Brochet (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) (lac d'Estaing).

L'introduction d'espèces allochtones proliférantes ou envahissantes telles que le Vairon ou le Goujon représente un enjeu majeur dans la conservation des écosystèmes lacustres (Ventura *et al.* 2017) car elles peuvent considérablement dégrader leur état. L'impact écologique du Vairon est supérieur à celui des salmonidés dans les lacs de montagne en raison de sa prolifération rapide. Cette espèce qui s'acclimate aisément dans cet environnement, possède une forte résistance aux conditions extrêmes. Malgré sa petite taille, il se trouve dans la partie supérieure de la chaîne trophique ce qui entraîne de fortes pressions sur la faune indigène des écosystèmes aquatiques. Cependant, la prise de conscience des impacts qu'il peut avoir sur les écosystèmes ne s'est faite que tardivement. En 1955, la possibilité d'introduire du Vairon mais aussi de la Tanche (*Tinca tinca* (Linnaeus, 1758)), afin de servir de nourriture aux truites dans les lacs et favoriser leur croissance, est évoquée (Chimits 1955). Or des études plus récentes démontrent que le vairon possède un effet négatif sur la reproduction de la truite, car il consomme ses œufs. Par exemple, huit lacs des Pyrénées catalanes ont vu leur population de truites disparaître complètement après introduction du Vairon alors que certains possédaient une population établie depuis plusieurs siècles (Miró & Ventura 2015).

Les Vairons ont aussi un impact très important sur des espèces de crustacés qui ne semblent pas être affectées par la truite (Miró & Ventura 2015, 2020). Certains lacs empoisonnés ont vu leur population de crustacés, regroupant de nombreuses espèces d'herbivores, diminuer en taille et en quantité mais aussi totalement disparaître (Ventura *et al.* 2017 ; Miró & Ventura 2020). En contrepartie, la présence de poissons prédatant les grandes formes planctoniques, favorise le développement de petites espèces de zooplancton telles que les rotifères (Tiberti & Iacobuzio 2013 ; Tiberti *et al.* 2014a).

L'introduction du Vairon entraîne des répercussions sur la flore aquatique lacustre. Il constituerait une menace importante pour les isoétides boréales oligotrophes d'eau douce, contrairement à la truite qui n'affecte pas de manière significative ces populations (Gacia *et al.* 2018). L'effet du Vairon est indirect car sa présence en forte densité dans un lac entraîne une intensification de la prédation sur le zooplancton et le zoobenthos, la remise en suspension de sédiments et la libération de nutriments, ce qui a pour conséquence de favoriser la prolifération d'algues et de cyanobactéries dans la colonne d'eau (Schindler *et al.* 2001). Ce phénomène réduit la disponibilité de la lumière pour les isoètes. L'altération de l'environnement lumineux est responsable de l'augmentation des parties aériennes au détriment de l'appareil racinaire chez les isoètes (*Isoetes lacustris* (Linnaeus, 1753)) (Chappuis *et al.* 2015). L'absence de luminosité couplée à une diminution de la compacité des sédiments empêche l'enracinement de ces

macrophytes. Il en résulte une régression conséquente et une réduction par déracinement des prairies à isoètes, facteur clé de la production primaire permettant d'entretenir la clarté et la qualité de l'eau (Gacia *et al.* 2018).

Une forte pression sur les amphibiens

L'empoisonnement généralisé des lacs de montagne a entraîné une réduction drastique allant localement jusqu'à une élimination totale des animaux autochtones de grande taille tels que les amphibiens ou les grands macroinvertébrés (Roche & Mattei 1997; Knapp *et al.* 2001a; Tiberti *et al.* 2014a; Miró & Ventura 2020). Les amphibiens faisant partie des groupes d'animaux les plus menacés sur la planète, cette constatation est inquiétante (Knapp & Matthews 2000; Tiberti & Von Hardenberg 2012; Miró & Ventura 2020).

La pression de prédation outre la pression directe sur les populations prédatées induit chez certaines espèces des déplacements de population vers des habitats secondaires. L'introduction de poissons est donc une menace pour les espèces occupant de manière préférentielle les lacs de montagne. Elle affecte des phénotypes aquatiques rares de certaines espèces, par exemple les amphibiens pédomorphes qui conservent leurs branchies à la phase adulte. Une étude des Tritons alpins (*Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768)) réalisée dans les Alpes suisses a en effet montré que la seule population présentant des individus pédomorphes a disparu pour cause d'introduction de salmonidés au niveau des lacs qu'elle occupait (Denoël *et al.* 2016).

Le rôle de l'introduction de plusieurs espèces de truites dans le déclin de la Grenouille à pattes jaunes de montagne (*Rana muscosa* Camp, 1917), a été quantifié dans une étude se déroulant dans la Sierra Nevada en Californie. Des relevés sur 1700 sites dans deux zones protégées et historiquement sans présence de poissons ont montré l'effet négatif des poissons sur les populations de grenouilles à différentes échelles. À l'échelle du plan d'eau par exemple, les grenouilles étaient six fois plus abondantes dans les zones vierges de populations piscicoles que dans les plans d'eau avec poissons (Knapp & Matthews 2000).

Dans les lacs pyrénéens, l'introduction de salmonidés et de vairons semble avoir un effet négatif global sur les amphibiens, en particulier sur le Calotriton des Pyrénées, espèce protégée en France, classée vulnérable sur la Liste rouge des amphibiens de France métropolitaine (2015) (Ventura *et al.* 2017; Miró *et al.* 2018; Miró & Ventura 2020). Ce dernier est très affecté par leur compétition alimentaire et leur prédation sur ses larves (Montori 1997; Miró *et al.* 2018; Miró & Ventura 2020). Le Calotriton des Pyrénées aurait disparu de la plupart des lacs empoisonnés dans lesquels il a bien été observé par le passé, comme par exemple au lac d'Oncet qui a fait l'objet d'empoisonnements à répétition dès la fin des années 1930 (Pottier *et al.* 2021).

D'autres études montrent que les populations d'amphibiens ne sont pas présentes au niveau des lacs dans lesquels le Vairon s'est établi. En effet, sa petite taille lui permet d'accéder aux zones littorales du lac que les truites ne peuvent pas atteindre, empêchant les amphibiens de s'y abriter (Miró *et al.* 2018). La préservation d'habitats aquatiques variés vierges de pois-

sons en milieux de haute montagne constitue donc un enjeu important pour préserver des ressources adaptées à la survie des amphibiens (Denoël *et al.* 2016; Ventura *et al.* 2017).

À terme, la disparition des amphibiens entraîne un effet cascade sur l'ensemble de la chaîne trophique en modifiant la biomasse, la composition du phytoplancton et la distribution de certains organismes (bactéries et archées) ou en impactant leurs prédateurs directs tels que les reptiles (Eby *et al.* 2006; Ventura *et al.* 2016).

Des pressions sur les macroinvertébrés, les espèces insectivores, et autres mammifères aquatiques

D'autres conséquences qui résultent, là encore, d'effets cascades, ont été observées sur la répartition des populations d'oiseaux insectivores et de chauves-souris. Celles-ci peuvent être affectées par la prédation des poissons sur les insectes aquatiques qui constituent une grande partie de leur alimentation (Epanchin *et al.* 2010; Gruenstein 2014; Milardi *et al.* 2019; Frossard *et al.* 2023). Une étude réalisée dans les lacs de la Sierra Nevada (États-Unis) montre que les lacs empoisonnés présentaient 98 % moins d'éphémères que les lacs sans poissons. Elle suggère, par conséquent, que l'introduction de truites a pu réduire l'abondance du passereau Roselin à tête grise (*Leucosticte tephrocotis dawsoni* Grinnell, 1913) par rapport aux niveaux historiques (Epanchin *et al.* 2010).

L'impact des poissons a également été renseigné pour certaines espèces de macroinvertébrés qui sont strictement inféodées à ces lacs de montagne comme chez les coléoptères. Dans le cas d'espèces pouvant occuper plusieurs types de milieux, la pression de prédation des poissons peut limiter leur répartition à certains habitats. On retrouve, par exemple, le dysticide *Agabus bipustulatus* (Linnaeus, 1767) (coléoptère), une espèce généralement eurytherme plutôt dans les lacs froids car les poissons sont plus susceptibles d'être dans les lacs de températures plus élevées (De Mendoza *et al.* 2012; Vagnon *et al.* 2023).

De petits mammifères ont été signalés dans l'alimentation des poissons mais peu d'études existent à propos des impacts de cette prédation sur les mammifères semi-aquatiques. Des recherches ont montré que les Musaraignes d'eau (*Neomys fodiens* (Pennant, 1771)) peuvent être sensibles à la prédation par des poissons introduits dans leur habitat tels que la Truite fario (Tiberti & Mori 2016).

Perturbation des cycles trophiques et détérioration de la qualité de l'eau

Des analyses paléolimnologiques réalisées dans plusieurs lacs de montagne en Slovénie et au sud des Rocheuses canadiennes indiquent que l'introduction de poissons a engendré des perturbations sur la production primaire des lacs en induisant des changements dans le cycle du phosphore, voire favorisant l'eutrophisation du milieu (Anton *et al.* 2000; Schindler *et al.* 2001). Ces analyses montrent que les truites introduisent du phosphore dans le milieu par leur prédation sur des proies benthiques et terrestres puis par l'excrétion de ces nouveaux nutriments. Ce phénomène favorise l'eutrophisation des lacs et augmente considérablement la production d'algues.



FIG. 6. — *Elodea canadensis* Michx. dans un lac d'altitude pyrénéen. Crédit photo : Conservatoire botanique des Pyrénées et de Midi-Pyrénées– F. Prud'homme.

Cependant, dans les lacs où les populations piscicoles introduites sont naturalisées et dans lesquels les introductions sont interrompues, le phosphore est régénéré deux fois moins que dans les lacs qui sont affectés par un repeuplement continu (Schindler *et al.* 2001).

L'introduction de salmonidés pourrait représenter une source de pollution significative dans les lacs de montagne. Du mercure et divers pesticides ont ainsi été retrouvés dans les organismes de poissons de plusieurs lacs de montagne en France (Rognerud *et al.* 2002; Ahrens *et al.* 2011; Hansson *et al.* 2017). La pollution atmosphérique, l'apport sédimentaire et l'alimentation des alevins en pisciculture, composée de protéines d'origine marine, sont des sources de transfert de concentrations élevées de contaminants tels que le mercure et les polychlorobiphényles dans l'organisme des poissons (Rognerud *et al.* 2002; Hansson *et al.* 2017). Le mercure est un contaminant prioritaire au niveau international, il s'agit d'un puissant composé toxique affectant les systèmes nerveux et cardio-vasculaires. Les PCB sont quant à eux des polluants chimiques persistants dans l'environnement, dont la production et l'utilisation sont aujourd'hui interdites. Après introduction dans les systèmes naturels d'eau douce tels que les lacs, les poissons deviennent des biovecteurs induits par l'Homme, pouvant transférer ces contaminants susceptibles de se bioaccumuler et se bioamplifier dans la chaîne alimentaire du nouvel écosystème (Rognerud *et al.* 2002; Hansson *et al.* 2017). La signature isotopique du mercure chez la truite peut être observée jusqu'à cinq ans après son introduction. Dans plusieurs lacs des Pyrénées, des niveaux de mercure dépassant les directives de consommation sanitaire ont été retrouvés dans certains poissons (Blais *et al.* 2006). Dans cette étude, Blais *et al.* suggèrent que la rétention de ces contaminants pourrait augmenter avec l'altitude des lacs. Dans l'Union européenne, une moyenne de 132 millions de truites juvéniles sont élevées pour l'empoisonnement des écosystèmes d'eau douce, cependant les conséquences réelles du transfert de contaminants à médiation biologique induite sont encore inconnues à ce jour (Hansson *et al.* 2017).

Pression des espèces exotiques envahissantes et de nouveaux pathogènes

Les regards sont de plus en plus tournés vers le milieu montagnard, soumis de manière croissante à l'invasion d'espèces exotiques envahissantes, à la prolifération d'algues et à de nouveaux pathogènes au sein de ses écosystèmes. Jusqu'à présent, il était tenu pour acquis que son climat froid et son isolement le maintenaient à l'écart de ces menaces. Cependant, plusieurs études démontrent que le changement climatique en synergie avec une intervention anthropique croissante, notamment liée à la pression touristique, pourrait entraîner une augmentation rapide de la colonisation de ce milieu par des espèces végétales non indigènes, une prolifération d'algues autochtones et sa contamination massive par de nouveaux pathogènes émergents (Clare *et al.* 2016b; Lembrechts *et al.* 2016). Les apports en nutriments et en propagules (graines, spores, tubercules, etc.) issus des activités humaines constitueraient le facteur majeur favorisant l'invasion d'espèces exotiques dans les régions froides (Lembrechts *et al.* 2016). Les principales voies d'invasions végétales sont connues pour être les bords de route mais des études montrent que les sentiers de randonnées pourraient également devenir des vecteurs importants de propagation de plantes non indigènes (Liedtke *et al.* 2020). L'augmentation des températures dans les milieux d'altitude favorise l'établissement des plantes non indigènes. D'après une étude sur plus de 200 espèces végétales non indigènes recensées dans les milieux alpins du monde entier, seulement trois espèces étaient spécifiquement adaptées au froid (Alexander *et al.* 2016). La propagation des plantes non indigènes en montagne peut être liée à l'utilisation de micro-sites plus chauds, dus au réchauffement climatique, servant ainsi de corridors ou de « pas japonais » pour atteindre des régions froides (Lembrechts *et al.* 2018). Ces recherches suggèrent ainsi un risque croissant de ces invasions dans les écosystèmes alpins avec l'augmentation de ces micro-zones plus chaudes en synergie avec une utilisation récréative des zones de montagne en constante augmentation (Liedtke *et al.* 2020).

Invasions croissantes et potentielles d'espèces exotiques proliférantes

Les écosystèmes aquatiques sont des milieux largement soumis à l'invasion et à la prolifération d'espèces exotiques envahissantes (Peltre *et al.* 2002, 2008). Cette situation peut s'expliquer par les nuisances anthropiques importantes sur ces milieux ainsi que la mauvaise connaissance du fonctionnement écologique des végétaux invasifs qui freine la mise en place de programmes de gestion efficaces sur ces sites (Dutartre 2004; Dutartre *et al.* 2008).

Les lacs de montagne ne font pas exception à ces invasions. L'espèce végétale exotique *Elodea canadensis* Michx. (Fig. 6) a pu être observée dans certains lacs de montagne et notamment au niveau du lac de Bordères (1760 m) dans les Hautes-Pyrénées (Prud'homme *et al.* 2020) ou dans les massifs de l'Oisans et du Taillefer en Isère (Cunillera *et al.* 2016). L'Elodée du Canada est présente dans environ 5 % des lacs végétalisés des Pyrénées. Son impact n'est pas documenté mais l'espèce est apparue dans des lacs où des espèces patrimoniales autoch-

tones existent. La question de la concurrence avec une *Elodée* souvent proliférante (dynamique bien documentée en plaine) se pose et nous mobilisons les gestionnaires pour anticiper cet impact négatif.

Une étude réalisée à propos de l'invasion massive d'un grand lac norvégien par *Elodea canadensis* démontre que cette espèce a eu un impact majeur sur la diversité des macrophytes aquatiques présentes. Ainsi, la composition des espèces a changé de manière significative et la plupart des espèces de macrophytes natives ont vu leur population décroître fortement (Mjelde *et al.* 2012). La remontée des espèces de plaine vers les lacs de montagne constitue aussi un risque de banalisation des communautés. Exotiques ou pas, certaines espèces de faune ou de flore sont connues pour leur opportunisme et on peut imaginer qu'elles ne tardent pas à s'installer dans les lacs de montagne si les conditions deviennent favorables (exemples pour les plantes, on voit déjà à l'étage montagnard des espèces comme *Groenlandia densa* (L.) Fourr., ou *Myriophyllum spicatum* L.). Pour les libellules, *Trithemis annulata* (Palisot de Beauvois, 1807) a montré une vitesse impressionnante de colonisation de nouveaux espaces depuis sa répartition méditerranéenne initiale jusqu'au piémont pyrénéen aujourd'hui en quelques années.

L'amphipode exotique d'eau douce d'origine ponto-caspienne, *Dikerogammarus villosus* Sowinsky, 1894, également connu sous le nom de « crevette tueuse », représente désormais une menace pour les lacs alpins isolés. Reconnue comme l'une des espèces exotiques les plus envahissantes en Europe, elle a été signalée dans plusieurs lacs subalpins tels que le lac du Bourget (Grabowski 2007) ou le lac Léman par exemple, associée au transport par les activités récréatives. Capable de survivre jusqu'à trois jours et demi hors de l'eau, elle présente un risque élevé de propagation dans tous les milieux aquatiques. Des mesures simples telles que le nettoyage mécanique et le lavage des équipements récréatifs pourraient considérablement réduire ce risque (Bacela-Spychalska *et al.* 2013). La méduse d'eau douce *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880, représente aussi une menace potentielle. Elle a pu être observée dans un lac d'eau douce du sud-ouest de la France (Loeuillet *et al.* 2017) et en Europe (Lundberg *et al.* 2005). Avec un régime alimentaire très diversifié, peu de prédateurs et la possibilité de se développer dans des écosystèmes aquatiques très différents, elle représente une candidate privilégiée pour investir les milieux lacustres d'altitude. Aussi, la Diatomée *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) Mart.Schmidt 1899 est capable d'efflorescences algales spectaculaires pouvant obstruer les cours d'eau, son observation récente dans des cours d'eau pyrénéens (Marc Delacoste et François Prud'homme, comm. pers.) appelle à la vigilance sur sa possible prolifération.

Invasions de nouveaux pathogènes

Les écosystèmes des lacs de montagne sont menacés par l'émergence de maladies infectieuses corrélées au changement climatique. Les capacités de prédiction de la prolifération des agents pathogènes et d'identification des espèces et des habitats menacés en montagne sont actuellement limitées. Il est néces-



FIG. 7. — Grenouille rousse *Rana temporaria* Linnaeus, 1758. Crédit photo : Asters-CEN74 – F. Miramand.

saire de développer une meilleure compréhension des risques de prolifération de groupes microbiens et de champignons pathogènes notamment en lien avec l'apport de phosphore et d'azote via la dispersion atmosphérique (Schmeller *et al.* 2022).

La chytridiomycose, causée par le pathogène fongique *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier & D.K.Nichols, 1999 est responsable de l'extinction et du déclin alarmant de centaines d'espèces d'amphibiens à travers le monde (Vredenburg *et al.* 2010). Elle est notamment très virulente sur la population européenne de Crapauds accoucheurs (*Alytes obstetricans*) (Clare *et al.* 2016a). Cette espèce protégée se retrouve à toutes les altitudes et jusqu'à plus de 2500 mètres dans les lacs de montagne. Ce sont cependant les communautés de haute altitude qui, du fait de leur petite taille, sont les plus sensibles à la chytridiomycose et à toute modification du milieu. Ce pathogène est responsable de la perte de plus de 80 % des individus, en moins d'un an, dans certains secteurs des Pyrénées (Dejean *et al.* 2010). Pour l'instant, il ne semble pas avoir été observé dans les Alpes. Des études démontrent que les forçages climatiques en lien avec la modification de saisonnalité des milieux montagnards, dont les périodes de dégel printanier précoces, rendent plus sensibles ces communautés à la chytridiomycose. Ces résultats suggèrent que l'impact des maladies infectieuses fongiques sur la biodiversité devra être réévalué face au changement climatique (Clare *et al.* 2016b).

Les ranavirus sont des agents pathogènes affectant les vertébrés ectothermiques tels que les poissons, les reptiles et les amphibiens. Ils sont à l'origine de la mortalité massive de nombreuses espèces d'amphibiens à travers l'Europe, observée notamment dans des lacs des Alpes françaises depuis les années 2012 (Miaud *et al.* 2016). Dans le Parc national du Mercantour, 18 sites ont été répertoriés avec des cas de ranavirus de 2011 à 2016, ce qui a pu être associé à la forte mortalité de Grenouilles rouges (Fig. 7) observée (Miaud *et al.* 2016, 2017). La virulence du virus peut être expliquée par sa persistance dans les environnements aquatiques au travers d'hôtes tels que les poissons. Bien que ceux-ci puissent connaître une mortalité importante causée par cet agent infectieux, ils peuvent également survivre infectés et rester porteurs de certains types de ranavirus. Ils sont donc en mesure de diffuser largement



FIG. 8. — Mouton sur les berges d'un lac d'altitude. Crédit photo : Lacs Sentinelles.

la maladie aux populations d'amphibiens et d'aggraver leur déclin dans ces écosystèmes (Brenes *et al.* 2014; Price *et al.* 2017). Une étude de suivi de communautés d'amphibiens ayant subi une mortalité massive par le ranavirus, réalisée dans le Parc national des Picos de Europa en Espagne, suggère que l'introduction de ce pathogène est liée à l'intervention humaine. En effet, l'absence de diversité génétique du pathogène et la synchronicité temporelle des mortalités d'amphibiens observées dans le parc semblent indiquer que son introduction a pu être causée par un transfert de matières infectieuses *via* l'Homme avec du transport de matériel (Price *et al.* 2014).

Une méthode relativement récente de détection du ranavirus, basée par la persistance de l'ADN dans l'environnement, permet de déceler la présence de ranavirus, sans constat de décès, grâce à l'échantillonnage de tissus d'amphibiens et d'eau provenant du milieu étudié. Cette méthode permet une amélioration de la détection et de l'identification de ces micro-organismes pathogènes qui sont au cœur des recherches de développement de programmes de surveillance efficaces de l'état de la biodiversité (Miaud *et al.* 2019).

Prolifération d'algues filamenteuses

Les lacs de montagne voient de plus en plus apparaître dans leurs eaux des proliférations d'algues filamenteuses autochtones, souvent ponctuelles mais parfois pérennes (Dory *et al.* 2023; Hampton *et al.* 2024). Les plus fréquentes rencontrées dans les Pyrénées et les Alpes appartiennent au groupe des Zygnématales (algues vertes). On peut ainsi

retrouver *Spirogyra*, *Zygnema* et *Mougeotia*. Certaines de ces algues ont de faibles besoins en nutriments tels que l'azote ou le phosphore, ce qui leur permet de se maintenir dans les lacs de montagne qui sont généralement oligotrophes. Les causes de leur prolifération sont méconnues mais le changement climatique en cours et le pastoralisme sont suspectés dans l'apparition de blooms spectaculaires (Enjalbal & Prud'homme 2009). L'apport en nutriments ponctuel ou diffus, couplé à des épisodes de fortes chaleurs, favorise leur développement rapide pouvant former des tapis denses qui perdurent ensuite durant la saison estivale.

Pression pastorale

Le pastoralisme exerce une pression trophique significative sur certains lacs de montagne qui constituent un lieu de prédilection pour le bétail venant s'y abreuver, se reposer et pâturer sur leurs berges (Fig. 8). Dans la chaîne pyrénéenne, les données palynologiques attribuent l'apparition du pastoralisme et des activités de pâturage avec un probable impact sur les écosystèmes lacustres, au Néolithique moyen (3500-4500 av. J.-C.) (Galop *et al.* 2013).

Le pastoralisme a son empreinte ancrée dans les milieux montagnards depuis des milliers d'années, marqués par des changements environnementaux tels que la déforestation et l'apparition de céréales et de plantes en lien avec les activités agro-pastorales. Aujourd'hui, ces territoires font face à une dualité, comme dans le massif pyrénéen avec, d'une part, l'abandon de pâturages dans les Pyrénées-Orientales qui

entraîne une expansion de landes et de forêts et, d'autre part, la présence de zones de surpâturage dans les Pyrénées centrales et occidentales (Galop *et al.* 2011). Certains sites, notamment dans les Alpes, présentent une diminution des cheptels de moutons au début du *xx^e* siècle à l'échelle du bassin versant, mais sont associés à une occupation pastorale plus concentrée aux abords des lacs (Etienne *et al.* 2013). Cette intensification entraîne des conséquences écologiques importantes et visibles sur les milieux lacustres à proximité. Dans les secteurs où la pression de pâturage est forte, il y a une modification significative de l'état trophique des lacs induite par un apport rapide et important de nutriments (phosphate, azote) issus des déjections du bétail (Audoin 1991 ; Van Colen *et al.* 2018). Cela affecte plusieurs paramètres des écosystèmes lacustres tels que la transparence de l'eau, la teneur en éléments nutritifs, la charge bactérienne et l'abondance de phytoplancton (Derlet *et al.* 2012 ; Tiberti *et al.* 2014b). Cela peut donner lieu au développement de végétation nitrophile sur les berges comme par exemple dans les lacs d'Isaby (1589 m, Hautes-Pyrénées) et Gentau (1947 m, Pyrénées-Atlantiques) (observations CBNPMP). Le piétinement des troupeaux peut avoir un impact sur certaines espèces de plantes aquatiques comme la Subulaire aquatique. Dans le lac de Comte (1726 m, Ariège), de nombreux pieds de Subulaire aquatique ont été déchaussés par le piétinement de troupeaux de chevaux lorsque le niveau d'eau était relativement faible. Cependant, il n'y a pas eu d'incidence majeure s'agissant d'une population dense et importante d'un million de pieds environ (observations CBNPMP). Un faible niveau de pâturage du bétail engendre toutefois très peu d'impact sur les lacs. La conservation des écosystèmes lacustres de montagne est donc intimement liée au maintien d'une pratique pastorale équilibrée (Tiberti *et al.* 2014b). Les effets combinés des activités passées et récentes, ainsi que l'héritage des sols et des premières activités pastorales peuvent être à l'origine de processus d'eutrophisation dans certains lacs. Par exemple, selon certaines hypothèses, l'eutrophisation du Lac Bénit (1450 m, Alpes du Nord) ferait suite à l'augmentation artificielle de son niveau d'eau dans les années 1960, pour améliorer les activités de pêche (Bajard *et al.* 2018). Le phosphore contenu dans les sols, issu de mille ans de pratiques de pâturage, aurait été relargué dans l'eau suite à la rehausse du lac, provoquant une croissance algale importante.

Le pastoralisme est intimement lié à la question de la diffusion des produits pharmaceutiques dans l'environnement. Les antibiotiques et les composés antifongiques, présents dans les déjections du bétail, peuvent aussi contaminer les milieux lacustres (Bernardo-Cravo *et al.* 2020 ; Machate *et al.* 2022). Deux insecticides, le diazinon (considéré comme cancérigène probable pour l'Homme) et la perméthrine, ont été retrouvés dans plusieurs lacs des Pyrénées. Ils sont notamment utilisés pour lutter contre la fièvre catarrhale ovine. Ils représentent un risque toxique important pour les communautés de crustacés planctoniques dans les lacs de montagne. Une pollution chimique existe donc bien dans les lacs de montagne et présente des conséquences avérées sur les écosystèmes aquatiques (Machate *et al.* 2022).



FIG. 9. — Baignade dans le lac de la Muzelle. Crédit photo : Parc national des Écrins – C. Coursier.

Pression touristique

Avec leurs eaux claires et turquoise enserrées par des paysages grandioses, les lacs de montagne attirent de nombreux visiteurs, qui les exposent à des pressions croissantes. Les aménagements hydroélectriques ont d'ailleurs largement favorisé le développement touristique en montagne en rendant plus accessibles des zones reculées par la mise en place de chemins et de routes (Rodriguez 2012). Ainsi, depuis plus de cent ans, le tourisme de montagne ne cesse de croître et il est susceptible d'augmenter dans les régions en altitude en raison du réchauffement climatique (Pröbstl-Haider *et al.* 2021). Par conséquent, l'engouement pour les lacs de montagne a fortement augmenté ces dernières années ponctuées par de nombreux épisodes de canicule, devenant des lieux de récréation « fraîcheur » en période estivale, prisés par les habitants des plaines et des villes avoisinantes. Une augmentation de la fréquentation et de la baignade dans les lacs est déjà observée dans les Alpes et les Pyrénées, même au-dessus de 2000 mètres d'altitude en été.

Pression par la baignade

L'impact le plus important de cette fréquentation semble être le surpiétinement des zones littorales et la remise en suspension des sédiments qui participe localement à diminuer la transparence de l'eau et à mobiliser les nutriments, et pourrait provoquer la disparition des herbiers et la faune associée. La baignade dans les lacs de montagne, souvent non réglementée, même dans les zones à statut de protection tel que les Parcs nationaux, ainsi que divers sports aquatiques en vogue actuellement (paddle par exemple) participent à cette dégradation des berges (Fig. 9). De nombreux témoignages rapportent ces faits mais peu d'études existent sur les impacts de la baignade sur la biodiversité dans les lacs de montagne. Cependant, les plans d'eau de plaine montrent généralement une absence totale de végétation aquatique au niveau des zones de baignade, ce qui révèle l'influence de cette activité sur la flore aquatique (Bertrin *et al.* 2018). Il est difficile de quantifier avec exactitude le nombre de baigneurs dans les lacs de montagne des massifs français mais certains



FIG. 10. — Bivouac et refuge au bord du lac de Vallonpierre. Crédit photo : Parc national des Écrins – T. Blais.

chiffres permettent de supposer qu'il peut être très conséquent dans les sites les plus accessibles. Le Parc national des Pyrénées a reçu en 2016 plus de 800 000 visiteurs dont 70 000 ont emprunté le télésiège menant au lac de Gaube (1725 m), selon l'Observatoire du tourisme pyrénéen, le lac de Lauvitel (1500 m) dans le parc des Écrins reçoit depuis 2011 entre 23 000 et 37 000 visiteurs par an tandis que la réserve naturelle de Passy menant au lac de Pormenaz (1945 m) accueille entre 16 000 et 23 000 personnes par an. On pourrait citer aussi, comme lac emblématique des Alpes, le lac Achard (1917 m, Isère) avec ses 60 000 visiteurs en 2023.

Impact des refuges et des bivouacs

Les refuges ont un impact majeur sur les lacs et autres milieux naturels de montagne par le rejet de leurs eaux usées qui peut représenter un apport de nutriments et de matière organique contribuant à un enrichissement du milieu. Il y a, de manière générale, de vraies difficultés de traitement fonctionnel des eaux usées en montagne. Il est complexe du fait des faibles températures, des longues périodes d'inactivité (automne/hiver/printemps) et du redémarrage rapide nécessaire.

Les nombreux bivouacs s'établissant sur les berges des lacs sont également des pressions importantes à prendre en compte dans la dégradation de la qualité de l'eau des lacs de montagne (Fig. 10). Peu d'études documentent cet impact, cependant

Senetra *et al.* (2020) évoquent un enrichissement de l'eau en éléments biogéniques et une accélération de l'eutrophisation de plusieurs lacs alpins du parc national des Tatras en Pologne causés par la pression touristique. Ces lacs n'étant pas soumis à d'autres sources externes (le pâturage étant interdit par exemple), ces apports proviendraient uniquement des déchets organiques laissés par les randonneurs (restes de nourriture, bouteilles, cosmétiques, matières fécales, etc.). La présence de macro-déchets submergés, pas seulement organiques mais également issus de différentes activités (textiles, ferrailles, nylons, plombs, plastiques) a été constatée dans de nombreux lacs des Pyrénées et des Alpes, parfois en quantité importante comme par exemple dans le lac des Bouillouses (2017 m, Pyrénées-Orientales) ou de Pétarel (2090 m, Parc national des Écrins) (Observations CBNPMP et PNE).

Contamination de l'eau par les écrans solaires et autres produits pharmaceutiques

Des préoccupations existent concernant la libération de produits pharmaceutiques et de soins personnels (PPSP) par les baigneurs dans les eaux des lacs. Les PPSP sont un groupe de nombreuses substances chimiques divisées en deux catégories : d'une part on retrouve les produits pharmaceutiques d'usage humain ou animal (antibiotiques, anti-inflammatoires, hormones, etc.), et d'autre part les produits d'hygiène et de soins

personnels (écrans solaires, antimoustiques, désinfectants, parfums, etc.) (Haver 2016; Yang *et al.* 2017; Charuau *et al.* 2019). Depuis quelques dizaines d'années, une prise de conscience croissante des effets néfastes de l'exposition de la peau aux UV est apparue, entraînant une recrudescence de l'utilisation de produits de protection solaire. Ces produits ont ainsi été largement introduits dans les écosystèmes aquatiques marins mais aussi d'eau douce, principalement de manière directe par les activités récréatives incluant la baignade (Balmer *et al.* 2006). Les concentrations de ces composés et leurs effets dans les lacs de montagne n'est pas connue pour l'instant. Même si le temps d'exposition et la fréquentation est plus faible qu'en plaine, il semble nécessaire d'y apporter une vigilance afin d'éviter les problèmes rencontrés dans les écosystèmes de plaine ou marins. Les filtres UV contenus dans les écrans solaires peuvent avoir des conséquences écologiques potentielles sur l'écosystème marin côtier notamment sur le phytoplancton et les coraux. La dissolution des écrans solaires dans l'eau de mer libère également des nutriments inorganiques qui peuvent alimenter la croissance des algues (Tovar-Sánchez *et al.* 2013). Peu d'études ont été réalisées à propos de leur impact dans les environnements d'eau douce mais l'une d'elle suggère que l'exposition à l'oxybenzone du phytoplancton et du zooplancton d'eau douce, entraînerait un certain pourcentage de mortalité dans ces deux groupes (Martínez & Benevente 2016). Les écrans solaires peuvent également avoir un effet indirect sur les écosystèmes des milieux lacustres par leurs interactions avec d'autres contaminants chimiques. Par exemple, le benzotriazole, un produit chimique domestique et industriel courant peut persister plus longtemps dans le milieu aquatique en présence de certaines substances contenues dans les écrans solaires (Liu *et al.* 2011).

La question de la pollution environnementale par les hormones œstrogéniques est également une problématique importante. En effet, ces molécules agissent comme perturbateurs du système endocrinien des organismes présents dans les environnements contaminés. Une étude menée sur des échantillons de sédiments superficiels et de fond de 83 lacs d'altitude européens, en Norvège, en Europe de l'Est et dans les Pyrénées démontre la présence d'une activité œstrogénique dans les lacs éloignés des activités humaines. La présence des composés œstrogéniques est corrélée à la présence d'hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) et de composés organochlorés, d'origine anthropique. Ces informations mettent en lumière l'intervention humaine globale dans la contamination des lacs et suggèrent qu'elles pourraient affecter les organismes habitant ces écosystèmes (Garcia-Reyero *et al.* 2005).

Pression par l'aménagement touristique

La hausse de fréquentation observée en montagne ces dernières décennies a donné lieu à un fort développement des aménagements touristiques notamment dans les stations de ski. La création de nombreuses structures d'accueil a été accompagnée par la mise en place de réseaux routiers conséquents pour faciliter l'accès. Ces derniers nécessitent un entretien régulier durant la période hivernale qui se traduit

par l'épandage de sel de déneigement. Cette pratique a des conséquences sur les hydrosystèmes aquatiques présents à l'aval, particulièrement les lacs, formés par des dépressions dans lesquelles convergent généralement les eaux issues des épandages. Des études effectuées en Amérique du Nord montrent l'importance de ce phénomène et les conséquences physico-chimiques et écologiques néfastes sur les milieux aquatiques (Evans & Frick 2001). Au sein du massif de Belledonne, la tourbière lacustre du Luitel est un exemple frappant des perturbations engendrées par le salage routier dans les Alpes en période hivernale. Elle peut recevoir un afflux de sel allant jusqu'à plus de trois tonnes au total sur la saison dont une faible quantité seulement sort naturellement par l'exutoire. Depuis 1956, plusieurs études menées sur ce site ont mis en évidence la dégradation progressive du milieu avec une nette augmentation de la conductivité et la disparition de certaines espèces d'algues (Nedjaï *et al.* 2003).

Dégradations physiques

Les altérations anthropiques du régime hydrologique représentent une pression conséquente pour les écosystèmes aquatiques. Les aménagements auxquels ils sont confrontés pour répondre aux besoins de production énergétique et agricole produisent des changements dans les paramètres physico-chimiques encore peu étudiés mais qui impactent de manière significative la macrobiodiversité (Coops *et al.* 2003). Les opérations de pompage dans les lacs affectent par exemple, non seulement la dynamique thermique mais aussi la qualité de l'eau du lac lui-même, ainsi que de leur environnement aval (Guenand 2020).

Impact des aménagements hydroélectriques

Les aménagements hydroélectriques constituent une pression importante pour les lacs de montagne. Ces derniers possèdent les qualités nécessaires pour une production optimale, une profondeur assez conséquente leur permettant d'accumuler de grandes réserves d'eau et une position en haute altitude liée à une chute d'eau importante permettant d'engendrer beaucoup d'énergie (Jorré 1934). L'irrégularité saisonnière des débits fluviaux a conduit l'industrie hydroélectrique à se tourner vers les lacs afin d'assurer une production stable tout au long de l'année (Faucher 1940). En montagne, il existe des lacs artificiels créés par la mise en barrage de cours d'eau, comme par exemple, le lac de l'Oule (1819 m, Hautes-Pyrénées) ou encore le lac du Chevril (1790 m, Savoie), mais également d'anciens lacs naturels aménagés, comme le lac d'Arrouste (1997 m, Pyrénées-Atlantiques) ou le lac de Rabuons (2500 m, Alpes-Maritimes). Certains écosystèmes lacustres d'altitude sont soumis depuis plus de cent ans à des pressions d'origine mécaniques associées aux aménagements hydroélectriques (Jorré 1934). Le fonctionnement des lacs de barrages, ou lacs-réservoirs, diffère de celui des lacs naturels au niveau des exutoires et de l'hydrodynamique interne. Contrairement à un lac d'altitude qui évacue une eau réchauffée uniquement en surface, un barrage hydroélectrique rejette en profondeur, de manière préférentielle des eaux plus froides et moins oxygénées. D'autre part, les lacs de barrages présentent une

stratification thermique modifiée soumise au prélèvement de l'eau de fond (Ribaud *et al.* 2021).

L'aménagement d'un lac pour la production hydroélectrique est généralement accompagné par le rehaussement de son niveau d'eau avec la construction d'un barrage puis par la « percée » de l'ouvrage pour obtenir un flux avec un débit plus important en contrebas. Ces opérations provoquent des fluctuations des niveaux d'eau conséquentes dans les lacs mais aussi dans les écosystèmes aquatiques à l'aval avec une incidence sur la dynamique naturelle de tout le système lacustre (Tiberti *et al.* 2019 ; Félix-Faure *et al.* 2022). De plus, il faut également prendre en compte le lien existant entre la mise en place de barrages et l'introduction d'une faune piscicole dans le milieu. Il s'explique par la facilitation de l'accessibilité du milieu lors de l'aménagement des barrages (Ventura *et al.* 2017). La concomitance entre les fluctuations du niveau de l'eau issues des aménagements hydroélectriques et l'introduction de poissons est donc à considérer lors des études examinant l'altération de la biodiversité par les aménagements hydroélectriques (Miró Pastó 2016). Des recherches récentes menées dans le Parc national du Grand Paradis (Alpes italiennes) indiquent d'ailleurs que les fluctuations de niveau d'eau peuvent aggraver l'impact des poissons introduits sur les macroinvertébrés (Piacentini 2019).

Impact sur les communautés littorales : ennoyage et amplification du marnage

Plusieurs études suggèrent que ce mode de gestion des lacs en tant que réservoirs induit des changements écologiques à long terme et notamment une dégradation des habitats littoraux (Krolová *et al.* 2013). Les fluctuations artificielles de niveau d'eau affectent la biodiversité des lacs de montagne, en particulier les communautés littorales telles que les macroinvertébrés et la végétation aquatique (Gacia & Ballesteros 1998 ; Krolová *et al.* 2013 ; Sutela *et al.* 2013). La présence, la croissance et la composition d'espèces de macrophytes dans la zone littorale des lacs et réservoirs régulés sont fortement influencées par les fluctuations des niveaux d'eau (Keddy & Reznicek 1986 ; Hill *et al.* 1998 ; Wantzen *et al.* 2008). La durée et le moment de l'inondation, suivis par la limitation des éléments nutritifs et les conditions fortement réductrices dans les sédiments organiques inondés, sont les principaux facteurs jouant un rôle dans la distribution de ces espèces (Krolová *et al.* 2013). L'ennoyage de la zone littorale issue du rehaussement d'un lac peut aller jusqu'à provoquer la disparition de la flore présente. Cette situation est illustrée par un suivi des végétations durant la mise en place d'un barrage, au niveau du lac d'altitude de Baciver, dans les Pyrénées espagnoles, à la fin de l'été 1990. Après ennoyage du lac, une large partie des macrophytes ont été submergées, ce qui a conduit à une réduction importante de leurs populations. Les espèces *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. & Schult., 181, *Subularia aquatica* et *Isoetes setacea* Lam., 178 ont disparu l'été suivant la construction du barrage pour cause de faible exposition à la lumière. Après la construction du barrage la communauté entière d'*Isoetes lacustris* établie dans le lac a progressivement disparue en deux ans, d'abord suite à une faible exposition

lumineuse puis pour cause d'insuffisance d'apport en oxygène (anoxie) durant l'hiver (Gacia & Ballesteros 1996, 1998).

Les importantes variations de niveau d'eau peuvent éroder les nouveaux sols ennoyés et empêcher la sédimentation. La nouvelle zone littorale, constituée principalement de blocs rocheux, ne permet plus le développement de la végétation (Félix-Faure *et al.* 2022). Ces zones littorales dépourvues de sédiments sont notamment observées dans les retenues créées pour l'exploitation de la neige de culture. Le déclin ou l'absence de la végétation limite alors la présence de macrofaune aquatique. La remobilisation du matériel sédimentaire issu des berges contribue aussi, dans certains cas, à augmenter le niveau trophique des lacs et donc conjointement, la productivité algale et les taux d'accumulation (Simonneau *et al.* 2012).

Impact sur les écosystèmes en aval : suppression du marnage

Les retenues hydroélectriques peuvent avoir un fort impact sur les écosystèmes lacustres situés en aval, alors soumis à un débit réservé fixe. Le faible marnage naturellement présent auparavant est ainsi supprimé et cela peut avoir des conséquences néfastes sur les écosystèmes lacustres, en particulier pour les ceintures périphériques amphibies. La régulation des débits qui écrase les fluctuations saisonnières du niveau de l'eau conduit généralement à un appauvrissement de la biodiversité avec la régression de la végétation aquatique et une altération de la structure et la chimie des sols. Cette configuration peut être retrouvée dans le massif du Néouvielle avec la suite de petits lacs appelés « les Laquettes » situés en aval du barrage d'Aubert (2148 m, Hautes-Pyrénées). Ces derniers accueillent l'ultime station de Subulaire aquatique (*Subularia aquatica*) dans la partie occidentale des Pyrénées. Le caractère amphibie de la Subulaire aquatique lui confère la nécessité d'être émergée pour fleurir et introduire du brassage génétique dans sa population. L'absence de marnage instaurée par un barrage hydroélectrique en amont constitue l'une des hypothèses les plus vraisemblables quant à sa raréfaction (Durand *et al.* 2017). Les prélèvements d'eau peuvent également modifier les régimes hydrologiques dans les rivières en aval des lacs, avec des impacts négatifs possibles sur la biodiversité de ces cours d'eau (Tiberti *et al.* 2019).

ACTIONS DE CONSERVATION DÉVELOPPÉES ET/OU À DÉVELOPPER DANS LES ALPES & PYRÉNÉES FRANÇAISES

Cette partie offre un aperçu des quelques mesures de gestion déjà mises en œuvre sur les lacs de montagne mais aussi des lacunes dans les connaissances actuelles, identifiées pour certains sujets qu'il semble primordial d'étudier. Cet état des lieux pourra constituer un point de départ vers la mise en place de suivis et pour l'anticipation des moments charnières où ces pressions seront amenées à s'intensifier : augmentation de l'attractivité des lacs de montagne pour cause d'une meilleure accessibilité et de températures insupportables à plus faible altitude (période estivale), développement de pratiques de sports extrêmes avec un fort tropisme pour la montagne et les

lacs, augmentation des besoins en eau pour l'abreuvement du bétail en parallèle d'une raréfaction des points d'eau, pression sur la ressource en eau pour le développement des énergies renouvelables, etc.

CHANGEMENT CLIMATIQUE ET SÉCHERESSE EN MONTAGNE

Dans un contexte de changement climatique, les lacs de montagne représentent un enjeu majeur pour l'exploitation future de la ressource en eau à l'échelle locale à des fins de productions énergétique et agricole ou pour les activités de loisir. En France, ils sont déjà utilisés, entre autres, pour la production hydroélectrique et de neige de culture, l'approvisionnement en eau potable ainsi que pour l'abreuvement du bétail. Les conséquences des modifications de leur hydrologie issues de ces pratiques demeurent cependant peu étudiées. Les demandes en eau devraient augmenter dans le futur, d'une part pour les pays se tournant vers les énergies renouvelables (Guenand 2020), d'autre part dans le cas de pénuries d'eau. Dans les régions alpines, les changements futurs de la couverture glaciaire et neigeuse devraient modifier les régimes de ruissellement vers un débit hivernal plus élevé mais un débit estival plus faible (Addor *et al.* 2014). Le faible débit estival coïncidera avec la plus forte demande en eau pour l'irrigation, et les pénuries d'eau locales et régionales devraient devenir plus probables. Plusieurs études évaluent déjà le rôle potentiel des réservoirs et des lacs des régions alpines dans la réduction des pénuries d'eau (Brunner *et al.* 2019).

Prédire les impacts potentiels de la sécheresse sur les lacs et disposer du récit climatique des territoires est un besoin formulé par les gestionnaires d'espaces naturels afin d'avoir des clés pour mettre en place des modes de gestion adaptés face à des problématiques émergentes. Dans ce contexte de multi-usages avec une intensification des prélèvements d'eau, la baisse du niveau des lacs pourrait perturber bon nombre de leurs modalités de fonctionnement. La réduction du volume en eau peut aussi augmenter l'impact d'autres paramètres (augmentation de la température et de la concentration des polluants, eutrophisation) et ainsi contribuer à accélérer leur assèchement. Certains lacs pourraient devenir temporaires, devenant par la même inhospitaliers pour tout une partie des communautés aquatiques. Il est donc nécessaire de rester attentif à ce paramètre et les différents modèles prédictifs climatiques devront être évalués sous cet angle de vue également. Ce constat a donné lieu à la mise en place du programme LIFE, Natur'adapt (<https://naturadapt.com>, dernière consultation le 15 décembre 2024), qui propose aux gestionnaires une méthode pour identifier au mieux les modèles de changements globaux sur les espaces naturels avec pour ambition d'engager une réflexion d'anticipation et de gestion appropriée au changement climatique de leur patrimoine naturel. Ce programme peut être adapté aux lacs de montagne pour évaluer au cas par cas les problématiques qui s'appliquent sur chacun des territoires. Cette démarche a été mise en place dans les réserves naturelles régionales de St Barthélemy (09) avec les lacs des Truites (1857 m) et du Diable (1971 m), et du Montious (65) avec le lac de Bordères (1760 m) ou encore dans la réserve naturelle nationale de Passy en Haute-Savoie, notamment pour le lac de Pormenaz (1945 m). Voici des

exemples des thématiques étudiées sur ce dernier secteur dans l'ordre chronologique :

- actions de gestion actuelles : suivi de paramètres physico-chimiques et biologiques du lac, surveillance et entretien des sentiers, etc. ;
- paramètres climatiques principaux de 1976-2005 : température de l'air, précipitations, écoulement de surface, durée d'enneigement, vent ;
- évolution des paramètres climatiques d'ici 2100 : prédiction d'une augmentation de 2,3 à 4,5 °C en moyenne annuelle à 2100 m d'altitude (Lac de Pormenaz, 1945 m d'altitude), etc. ;
- action et moyens de gestion impliqués : poursuite du suivi du lac, veille au respect de la réglementation en vigueur, réflexion sur la réglementation des activités aquatiques dans le lac, sensibilisation du grand public, réhabilitation des berges, interdiction/limitation de l'accès des troupeaux au lac, engagement de la concertation pour aller vers un arrêt total de l'alevinage, etc.

RÉSISTANCE ET RÉSILIENCE DES LACS DE MONTAGNE

FACE À LA PRESSION PISCICOLE

Malgré une réponse négative importante de la faune aquatique lacustre à l'introduction de poissons, plusieurs expérimentations démontrent un potentiel de résilience élevée de la part de ces écosystèmes (Miró & Ventura 2015). Des études réalisées dans des lacs de la Sierra Nevada aux États-Unis montrent que des populations fortement impactées par la prédation des poissons, telles que la Grenouille à pattes jaunes des montagnes, les macro-invertébrés benthiques et les grands crustacés, ont retrouvé leur état d'origine après désempoisonnement des lacs (Knapp *et al.* 2001b). Des observations similaires ont pu être réalisées après désempoisonnement de quatre lacs du Parc national du Grand Paradis (Alpes italiennes occidentales) avec un retour à leur état d'avant empoisonnement. Le rétablissement des populations de grenouilles rousses sur une courte période (cinq ans) témoigne également de la résilience de la faune des écosystèmes lacustres européens (Tiberti *et al.* 2019). Toro *et al.* (2020) ont obtenu des observations similaires après trois années d'éradication des poissons dans le lac Grande de Peñalara, où le nombre d'espèces de macroinvertébrés a augmenté très rapidement de 13 à 27.

Plusieurs interventions ont été menées en Espagne pour désempoisonner des lacs de montagne, dans le cadre du projet LIFE LimnoPirineus (Buchaca *et al.* 2019). Huit lacs ont connu un retour à leur état d'équilibre d'avant leur empoisonnement dans les Pyrénées catalanes, dont cinq dans le Parc national d'Aiguës-tortes et trois dans le Parc naturel de l'Alt Pirineu. Les résultats ont montré la résilience de ces milieux avec un rétablissement rapide des communautés autochtones (Buchaca *et al.* 2019), en particulier les amphibiens, qui grâce à la présence de zones de refuge à proximité des lacs désempoisonnés, recolonisent progressivement (Miró & Ventura 2020). Les résultats obtenus en Espagne montrent que la préservation de zones refuges (sans poissons) joue un rôle majeur dans la conservation de la biodiversité autochtone (Miró *et al.* 2018).

L'impact des introductions de poissons dans les lacs peut donc être inversé très rapidement. Cependant plusieurs facteurs sont à prendre en compte, notamment les difficultés de mise



FIG. 11. — Désempoissonnement à la pêche électrique dans les lacs d'Araillé. Crédit photo : Parc national des Pyrénées.

en œuvre des méthodes d'éradication non chimiques (filets maillants et pêche électrique), la complexité de la détermination du succès de la méthode (Tiberti *et al.* 2019) ou la grande difficulté de désempoissonner un lac abritant des vairons.

La problématique du Vairon touche de manière générale de nombreux lacs empoisonnés à des fins de pêche récréative à travers le monde, notamment au Canada et dans de nombreux États américains (Knapp *et al.* 2001a). L'utilisation, la vente ou le transport d'appâts sont très restreints au sein de ces territoires affectés par l'introduction involontaire de nombreuses espèces envahissantes. Le versant sud des Pyrénées, mais aussi les Pyrénées orientales, suivent cette même dynamique vertueuse avec une réglementation conséquente interdisant la libération de tout organisme dans l'environnement sans autorisation du gouvernement. Aujourd'hui, la réglementation en France est variable suivant les départements, bien que tout alevinage ayant lieu dans un espace protégé soit soumis à autorisation des services de l'État. Le département des Hautes-Pyrénées, par exemple, interdit d'apporter des poissons vivants pour pêcher dans les lacs de montagne, mais il est cependant possible de pêcher avec des vifs (poissons vivants) s'ils sont prélevés sur place. Par conséquent, il est important de pouvoir mettre en place une gestion de la pratique de la pêche à la ligne avec des appâts vivants dans les lacs de montagne.

Dans le cas où serait envisagé le désempoissonnement de certains lacs, la question se pose sur la pièce d'eau à privilégier après une prise en compte de la présence de Vairon et/ou de salmonidés. Le Parc national des Pyrénées, dont la zone cœur comporte actuellement près de 110 lacs régulièrement empoisonnés, travaille depuis plusieurs années avec les acteurs halieutiques pour faire évoluer les pratiques d'alevinage. Dans les années 2000, une réflexion menée entre le Parc et la Fédération départementale de pêche des Hautes-Pyrénées avait abouti à l'arrêt des alevinages sur une trentaine de laquets de la zone cœur du parc compte tenu de leur faible enjeu halieutique et/ou du fort enjeu patrimonial qu'ils pouvaient représenter. Un retour sur certains de ces laquets plus de 15 ans après l'arrêt de l'alevinage a montré que certains d'entre eux présentaient toujours une population piscicole.

Entre 2019 et 2020, deux campagnes de désempoissonnement ont été expérimentées dans le Parc afin de retrouver un état d'équilibre sans poissons sur certains laquets. Les deux techniques utilisées, la pêche au filet maillant et la pêche électrique, montrent des résultats encourageants quant à un retour vers un état apiscicole de ces sites (Fig. 11). Cette expérimentation est une première à l'échelle de la France. Elle a permis d'appréhender ces techniques pour les déployer sur d'autres sites présentant des enjeux patrimoniaux importants, en concertation avec les acteurs de la pêche (Prud'homme *et al.* 2020).

Depuis 2014, le Parc national du Mercantour a mis en place un programme pluriannuel visant à stopper l'alevinage dans certains lacs de montagne du cœur du Parc (zone réglementée). Ces lacs ont été sélectionnés, après validation du conseil scientifique et une longue concertation avec les pêcheurs de 2012 à 2014. Les critères de choix ont été basés sur leur intérêt écologique, selon l'existence ou la possibilité de reproduction naturelle de salmonidés déjà présents suite à de l'alevinage, et enfin, en tenant compte de leur intérêt halieutique. Le plus important était de disposer d'une bonne représentativité des différents types de lacs (grands et petits lacs, environnement minéral ou forestier de basse altitude, etc.). Ce programme a été volontairement prévu jusqu'en 2024. Cette longue période de dix ans permet aux pratiques de pêche de s'adapter à ces évolutions et de réduire les autres pressions. La réflexion doit également porter sur les choix des espèces à aleviner en fonction des enjeux, comme cela a été le cas avec le Parc national de la Vanoise et la Fédération de Pêche de Savoie. L'introduction d'espèces pouvant se reproduire dans les lacs, comme le cristivomer, évite les opérations d'alevinage régulières et les contraintes associées (risque d'introduction de pathogène ou espèces invasives, dérangement par hélicoptère, coût, etc.). Cependant le choix d'espèces ne pouvant pas se naturaliser dans les lacs non connectés à des rivières (truites, etc.) permet de revenir plus facilement vers un état apiscicole s'il est choisi de mettre un terme à l'alevinage.

Ces deux opérations récentes (dans les Pyrénées et dans les Alpes) ont eu lieu sans que les suivis n'aient encore permis de faire un bilan des opérations.

L'impact conséquent de l'empoisonnement des lacs de montagne sur la faune et la flore en présence met en évidence l'importance de maintenir des sites exempts de pression piscicole ou encore de veiller à la conservation des petits plans d'eau annexes des lacs empoisonnés, en tant que zones refuges pour l'entomofaune aquatique et les amphibiens. La prise en compte de la faune terrestre ou amphibie, prédateurs d'espèces aquatiques, dans les plans de conservation et de restauration des écosystèmes avec des lacs alpins est également essentielle pour une bonne compréhension du milieu dans sa globalité.

Toutes ces observations sont à considérer dans un contexte sociologique complexe. Au cœur des Parcs nationaux des Alpes et Pyrénées, un très grand nombre de lacs sont affectés par l'introduction de poissons, malgré un statut de protection important. D'autre part, la pêche récréative qu'elle alimente constitue une question sociale sensible relevant d'une relation historique entretenue entre les hommes et les espaces de montagne. La question des introductions de poissons dans les lacs de montagne doit donc être abordée tout en considérant les influences idéologiques qui régissent les différentes approches de cette problématique (Loheac *et al.* 2019).

EFFET DU PÂTURAGE AU BORD DES LACS

Selon le niveau de pâturage et le nombre de bêtes autour du lac, les conséquences sont très différentes. Le pâturage engendre de faibles impacts sur les lacs mais le surpâturage a de nombreuses conséquences car il modifie la dynamique des nutriments du bassin versant et peut faciliter les transferts supplémentaires d'azote dans le lac.

Dans le Parc national du Mercantour, le vallon du Lauzanier est historiquement pâturé depuis des siècles. Depuis 2017, le pastoralisme s'est arrêté dans le haut du vallon, sur l'alpage, en amont et autour du lac. Ce changement d'usage devrait sûrement avoir des répercussions sur l'état chimique de l'eau du lac d'ici quelques années, notamment au niveau des concentrations en azote et en phosphore. Les observations de terrain montrent que les pelouses autour du lac changent peu à peu d'état, notamment au niveau des zones de couchade des troupeaux. D'autre part, le Parc a construit un plan de restauration et de suivi pour l'ensemble des zones humides (lacs, torrents, sources, bas-marais, etc.) situées dans les alpages, soit 45 sites. Après un important temps de discussion avec les éleveurs et les bergers, des zones humides protégées en priorité par une mise en défens ont été choisies en fonction de leur état de conservation, de l'origine et du type de dégradation (piétinement, eutrophisation, apports diffus liés à une couchade ou apports directs, etc.), de la présence d'espèces remarquables et de la faisabilité pour l'éleveur et le berger. Dix-huit sites ont été progressivement mis en défens sur environ 16 hectares. Selon le contexte, diverses solutions ont été mises en œuvre (clôture tout bois, piquets bois et ruban, fils, filets électrifiés ou non, etc.). L'inscription de l'ensemble de ces défens dans différents documents de gestion est l'un des objectifs qui permettra de rendre ce dispositif pérenne sur le long terme. Dix sites de suivi ont été sélectionnés parmi les habitats les plus vulnérables aux changements globaux (*a priori*), les plus remarquables et sur certaines zones humides présentant une modification des pratiques de gestion.

EFFLUENT DES ATELIERS FROMAGERS D'ESTIVE

Un programme du Parc national des Pyrénées aborde la question du traitement des effluents estivaux sur deux cabanes fromagères : la cabane de la Hosse en vallée d'Ossau (Bious ; Fig. 12) et la cabane de Lurbe en vallée d'Aspe (Banasse). Cet effluent très chargé ne fait aujourd'hui l'objet d'aucun traitement en estive, il est au mieux épandu sur le sol, ou alors rejeté directement dans un cours d'eau, dans le pire des cas. Dans le cadre du programme de financement européen Life+ Desman (www.desman-life.fr, dernière consultation le 15 décembre 2024), une expérimentation par traitement du lactosérum et des eaux blanches par filtration sur compost a été mise en place sur la cabane de la Hosse, permettant de traiter plus de 95 % de la charge polluante. Pour l'instant sans enjeux connus sur les lacs de montagne, le cas pourrait cependant se produire à proximité et demande donc une certaine vigilance.

EXPLOITATION HYDROÉLECTRIQUE

Plusieurs études soulignent l'importance écologique de la zone littorale dans les lacs-réservoirs à niveaux d'eau fluctuants où la croissance des macrophytes peut être soutenue par une gestion ciblée du niveau d'eau afin de préserver le potentiel écologique de ces milieux (Gacia & Ballesteros 1998 ; Hill *et al.* 1998 ; Krolová *et al.* 2013).

La question de la quantification des débits réservés sur les ouvrages hydroélectriques et de leur impact sur les zones



FIG. 12. — Cabane de la Hosse (Ossau). Crédit photo : Parc national des Pyrénées.

humides et milieux aquatiques en aval, notamment en sein d'espaces protégés fait l'objet d'études et de programmes de conservation (Plan national d'actions en faveur du Desman des Pyrénées, par exemple). En 2018, le Parc national du Mercantour et EDF, liés par une convention de partenariat, ont réalisé une tournée des ouvrages hydroélectriques afin d'obtenir une expertise technique des résultats des études prévues par les arrêtés préfectoraux « débits réservés » de 2014 sur les lacs de montagne du Parc (https://www.mercantour-parcnational.fr/sites/mercantour-parcnational.fr/files/documents/downloads/20200606_rapport_activites_2019_parc_mercantour.pdf, dernière consultation le 15 décembre 2024). Pour le Parc national du Mercantour, l'enjeu est de préserver voire d'améliorer la qualité fonctionnelle des milieux aquatiques et des zones humides pour répondre aux objectifs de sa charte, mais également de conserver une cohérence avec les objectifs du SDAGE. Cette étude a mis en avant le manque de données existant pour comprendre comment les zones humides en aval des ouvrages sont alimentées en eau et le rôle des ouvrages (vanne de fond, fuites sur le parement, etc.) à ce sujet, mais aussi celui des sources ou écoulements diffus indépendants des ouvrages. Plusieurs propositions de méthodes d'amélioration des connaissances ont été évoquées telles que la prospection des modes d'alimentation de la zone humide par traçage

à la fluorescéine, l'observation de l'évolution de la zone humide dans le temps avec des photo-aériennes, l'utilisation de LIDAR topo-bathymétrique pour une topographie fine et l'analyse d'une possible relation entre la valeur des fuites sur le parement et la cote du lac. La nécessité d'inscrire ces suivis dans une temporalité longue a été soulignée car l'évolution des zones humides est souvent très lente. Des zones humides témoins, non impactées (en situation comparable), doivent également faire l'objet de suivi.

L'impact des vidanges régulières (pour travaux sur les aménagements) des retenues hydroélectriques hébergeant de la flore aquatique se pose aussi. Peu documenté, l'impact d'une telle vidange de plusieurs mois sur les végétations aquatiques d'Isoetes et de Subulaires est en cours d'étude sur le lac d'Escalès (1594 m, Ariège) par l'association des Naturalistes de l'Ariège, le CBNPMP et EDF.

LA SURFRÉQUENTATION DES LACS DE MONTAGNE : CONSÉQUENCES DE LA BAIGNADE POUR LES ÉCOSYSTÈMES AQUATIQUES

Les écosystèmes lacustres sont fortement valorisés pour leurs services écosystémiques culturels mais ils font rarement l'objet de plans de gestion durable. De plus en plus fréquentés, il est important de considérer les valeurs sociétales attribuées aux lacs de montagne par les expériences individuelles des



FIG. 13. — Bouteille retrouvée dans le lac de Consaterre sud (2344 m, Hautes-Pyrénées). Crédit photo : Conservatoire botanique des Pyrénées et de Midi-Pyrénées – B. Durand.



FIG. 14. — Extension du système d'assainissement du refuge d'Ayous (64). Crédit photo : Parc national des Pyrénées.

visiteurs. Plusieurs enquêtes révèlent que les valeurs symboliques, esthétiques et spirituelles sont perçues comme les plus importantes. Le lac de montagne serait donc associé majoritairement, par les visiteurs, à des expériences telles que la connexion à la nature, la relaxation et la liberté (Schirpke *et al.* 2022). Il est toutefois essentiel de rester vigilant face à la construction d'installations touristiques près des lacs de montagne car elles sont susceptibles d'entraîner une modification du nombre de visiteurs, privilégiant une population axée sur les loisirs, souvent peu sensibilisée aux enjeux de protection des milieux naturels, avec des conséquences potentiellement négatives sur le milieu (pollution, perturbation des habitats). En revanche, la présence de ces milieux pourrait être maintenue en préservant le caractère naturel des lacs éloignés et en n'améliorant pas leur accessibilité (Schirpke *et al.* 2021).

La dégradation des zones littorales des lacs, cruciales pour la biodiversité, par le piétinement et la baignade donne lieu à des préconisations allant dans le sens d'une sensibilisation des randonneurs afin de les encourager à limiter leur pratique de baignade ou de favoriser les dalles rocheuses et zones profondes s'ils souhaitent vraiment se rafraîchir.

D'avantage d'études sont également nécessaires afin de déterminer si les pollutions aux écrans solaires peuvent réellement avoir un impact sur ces milieux.

La quantification de la pollution des lacs par les macro-déchets constitue également un manque à combler. Malgré les constatations de nombreux gestionnaires, il n'existe pas de références sur le sujet notamment dans le chiffrage de cet impact (Fig. 13).

Finalement, il semble également essentiel d'identifier le manque de données de quantification des pressions (fréquentation, activités récréatives, activité piscicole, etc.) comme une perspective à combler. Elle représente autant d'études nécessaires pour mesurer scientifiquement les pressions mais aussi pour fournir le support d'un dialogue nécessaire avec les praticiens.

EFFLUENTS DE REFUGE

Le Parc national des Pyrénées met actuellement en œuvre deux programmes prenant en charge la question de l'assainissement en site isolé avec des enjeux potentiels sur la conservation des lacs de montagne et plus généralement sur la qualité de l'eau en montagne (Fig. 14).

L'un des programmes traite de la problématique des systèmes d'assainissement conventionnel mis en place sur une majorité de refuge. Ils comprennent une fosse toutes eaux et un système de traitement (filtre à sable/infiltration dans le sol). Le problème associé aux fosses toutes eaux est la gestion des boues en fin de saison qui sont presque toujours épandues sur site avec un grand risque de pollution. C'est le cas du refuge d'Ayous (64) où ces boues ruisselaient jusqu'à un laquet situé derrière le refuge. Il a été proposé de passer en tout toilettes sèches (réduction de la consommation d'eau et ségrégation à la source) et de remplacer le traitement existant par un dispositif pour traiter les seules eaux ménagères sans fosse toutes eaux, composé d'un premier filtre vertical et de filtres à broyat de bois avant infiltration dans le sol. Cette expérimentation fait l'objet d'un suivi car il est très important de disposer d'un retour d'expérience pour pouvoir améliorer ou généraliser ce type d'infrastructure. Dans le Parc national des Écrins, le changement du système d'assainissement du refuge de la Muzelle a permis de réduire la pollution organique qui arrivait dans le lac. En 1982, deux fosses avaient été installées. Jusqu'en 2006, ces fosses septiques étaient le point noir polluant du lac. En 2006, le système évolue avec deux fosses, deux bacs de décantation et un filtre à charbon, ce qui a considérablement réduit la pollution organique dans le lac, liée aux rejets du refuge.

POLLUTION DES LACS DE MONTAGNE

Actuellement, des études rapportent que les lacs de montagne, aussi isolés soient-ils, sont exposés à un mélange complexe de composés chimiques, résultant des activités locales et des dépôts atmosphériques. Des risques toxiques existent sur la qualité de l'eau, avec des conséquences toxiques notam-

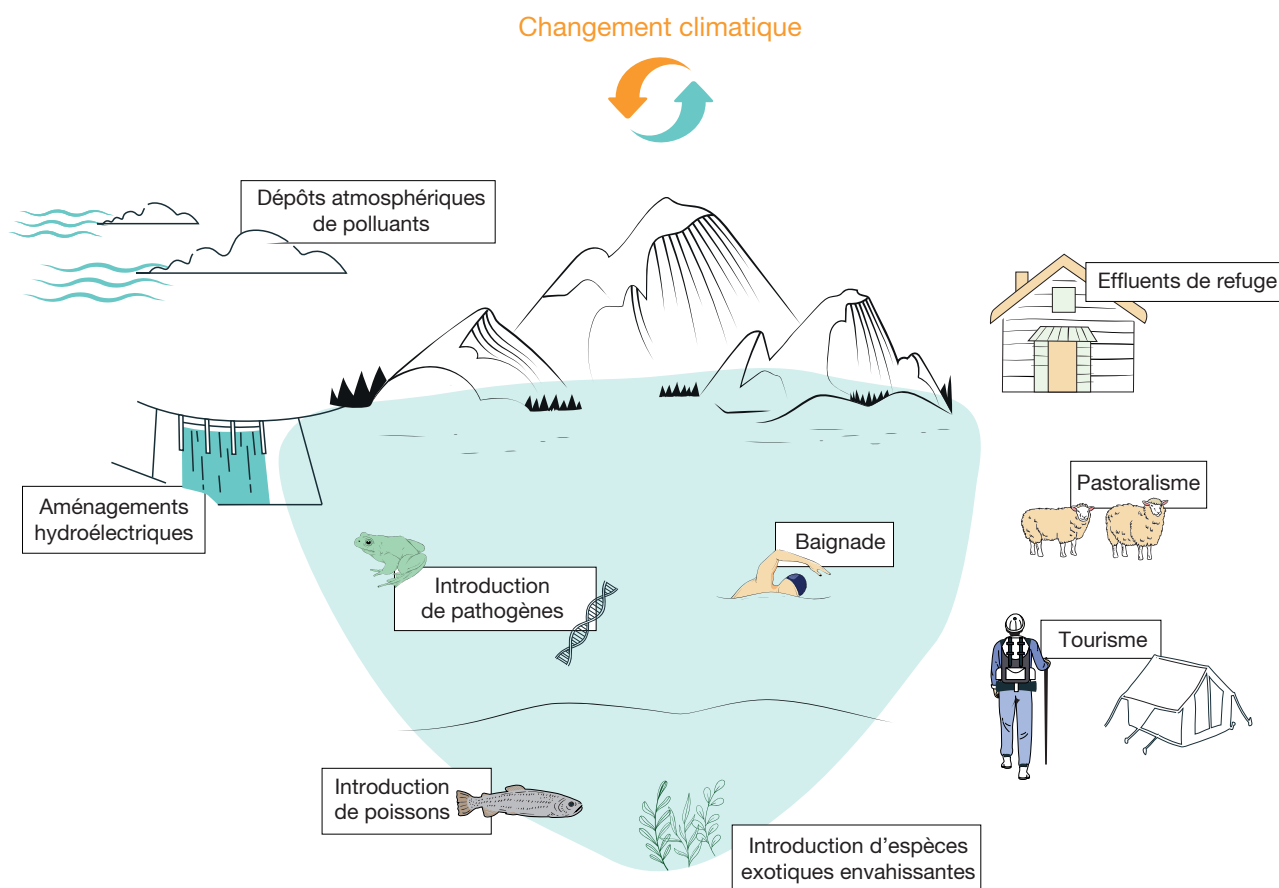


FIG. 15. — Schéma des pressions s'exerçant sur les lacs de montagne en France. Crédit : Conservatoire botanique des Pyrénées et de Midi-Pyrénées – Y. Peytavin.

ment sur les organismes aquatiques. La vulnérabilité de ces derniers aux changements écologiques tels que la mise en contact avec diverses substances chimiques est accrue par les conditions extrêmes des habitats de montagne qu'ils doivent déjà supporter.

Or, les connaissances actuelles sur l'exposition et la sensibilité de la biodiversité des lacs de montagne sont limitées, il est donc nécessaire de les élargir afin de mieux déterminer le réel impact de cette pollution sur ces écosystèmes fragiles. La mise en place de nouvelles études écotoxicologiques combinant une approche plus holistique de la pollution avec des modèles simulant processus hydrochimiques et réponses biologiques de la faune et de la flore est souhaitable.

Comprendre comment le changement climatique influence les écosystèmes lacustres de montagne de manière directe ou indirecte en modifiant le comportement des polluants au sein des bassins versants et les processus biogéochimiques associés est également essentiel. Divers risques liés au changement climatique sont déjà identifiés tels que l'accélération du transfert de composés organochlorés vers les régions froides de montagne ou l'érosion accrue des sols qui pourrait remobiliser les polluants précédemment enfouis. Il est donc capital de maintenir un réseau de surveillance de haute qualité, associé à des modes de gestion adaptés pour prévenir de façon précoce les changements à venir.

MICROPLASTIQUES

Malgré le manque de données sur la pollution aux microplastiques dans les lacs de montagne, plusieurs études ont montré sa présence dans ce milieu. Elles soulignent la nécessité de compléter le jeu de données et insistent sur l'importance d'identifier les sources des microplastiques (fragmentation des macroplastiques, rejets d'eaux usées ou pluviales, ruissellement agricole et routier, affluents et retombées atmosphériques) mais également de quantifier leurs flux respectifs vers les lacs afin de pouvoir aboutir à la mise en place de mesures précises pour réduire la pollution plastique (Gateuille *et al.* 2020 ; Dusaucy *et al.* 2021).

CONCLUSION

Le lac de montagne est associé à des valeurs récréatives et esthétiques élevées (Schirpke *et al.* 2021). Il est souvent le point d'arrivée d'une randonnée, le lieu du pique-nique et des pauses photographiques. Parfois, il est aussi une zone où la pêche de loisir est pratiquée. Pour beaucoup, les lacs de montagne sont considérés comme des emblèmes des paysages de montagne : la plupart des documents sur les activités estivales que l'on retrouve dans les offices de tourisme des villages de montagne montrent des lacs d'altitude. On peut ainsi lire sur le site de l'office de Tourisme Porte de Maurienne : « Besoin

de fraîcheur? Inutile d'être un grand marcheur pour partir à la découverte de très beaux lacs de montagne. Admire le reflet des cimes dans une eau si pure, la beauté de l'instant vaut le déplacement, vous oublierez très vite votre fatigue et vos ampoules!».

Loin de l'immuabilité que nous inspirent ces espaces charismatiques, les lacs sont soumis à de nombreuses pressions.

La macrobiodiversité des lacs de montagne pyrénéens et alpins français est tout à fait remarquable par son originalité biogéographique (espèces boréo-alpines) et écologique (espèces oligotrophiles). Ces spécificités sont autant de facteurs de vulnérabilité dans un contexte de changements globaux, de perturbations climatiques et de pressions anthropiques diverses (Fig. 15).

Malgré une prise de conscience de la fragilité de ces écosystèmes et l'accroissement des études scientifiques autour de ces milieux, à la fois à l'échelle de sites particuliers mais aussi au niveau plus régional, beaucoup d'inconnues subsistent. L'état de la connaissance actuelle montre que nous ne disposons souvent que de données ponctuelles et nous n'avons que peu d'idées sur les dynamiques de communautés (flore, faune). Elle nous dit aussi l'importance de réaliser des études d'impacts croisés du climat et des activités humaines locales, deux thématiques finalement intrinsèquement liées.

Cette synthèse bibliographique doit permettre de donner aux gestionnaires les éléments scientifiques disponibles et les pistes de gestion et d'études à engager. Espèces protégées, rares, endémiques, habitats d'intérêt communautaire et vulnérables : la valeur patrimoniale de ces écosystèmes, associée à leur valeur symbolique et d'usage, mérite toute notre attention.

Remerciements

Cet article est le fruit d'un travail de dépouillement et de synthèse bibliographique initié dans le cadre du programme GREEN, maîtrise d'ouvrage du GEIE Forespir, cofinancé par le Fonds européen de développement régional (FEDER POCTEFA), l'État français (DREAL/CGET), la Région Occitanie Pyrénées/Méditerranée et la Région Nouvelle-Aquitaine (<https://www.green-biodiv.eu/>, dernière consultation le 15 décembre 2024). Il a été finalisé grâce aux financements du commissariat de massif des Pyrénées (FNADT) et à la collaboration financière du réseau Lacs sentinelles (animé par le CEN Haute-Savoie, Asters). Nous adressons nos remerciements à l'ensemble de ces financeurs.

Nous tenons également à remercier Emmanuel Naffrechoux pour sa relecture attentive de la partie portant la pollution du milieu, et pour ses commentaires constructifs qui ont permis d'améliorer le présent document.

Lucile Nivelet et François Prud'homme adressent leurs remerciements à leurs collègues du Conservatoire botanique, en particulier Bruno Durand pour son implication technique, Anne Gaultier et Nicolas Soubies pour leur aide bibliographique, Yasmine Peytavin pour son appui graphique, Jocelyne Cambecedes pour sa relecture, Gilles Corriol, Gérard Largier et Michael Douette pour leur soutien dans leurs travaux.

Les auteurs remercient également les rapporteurs anonymes dont les remarques et compléments ont enrichi le manuscrit original.

RÉFÉRENCES

- AAS Ø., CUCHEROUSSET J., FLEMING I. A., WOLTER C., HÖJESJÖ J., BUORO M., SANTOUL F., JOHNSON J. I., HINDAR K. & ARLINGHAUS R. 2018. — Salmonid stocking in five North Atlantic jurisdictions: identifying drivers and barriers to policy change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 28 (6): 1451-1464. <https://doi.org/10.1002/aqc.2984>
- ADDOR N., RÖSSLER O., KÖPLIN N., HUSS M., WEINGARTNER R. & SEIBERT J. 2014. — Robust changes and sources of uncertainty in the projected hydrological regimes of Swiss catchments. *Water Resources Research* 50 (10): 7541-7562. <https://doi.org/10.1002/2014WR015549>
- ADRIAN R., O'REILLY C. M., ZAGARESE H., BAINES S. B., HESSEN D. O., KELLER W., LIVINGSTONE D. M., SOMMARUGA R., STRAILE D., VAN DONK E., WEYHENMEYER G. A. & WINDER M. 2009. — Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography* 54 (6 part 2): 2283-2297. https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2283
- AHRENS L., MARUSZAK N., JANNE R., DOMMERGUE A., NEDJAI R., CHRISTOPHE F. & EBINGHAUS R. 2011. — Distribution of perfluoroalkyl compounds and mercury in fish liver from high-mountain lakes in France originating from atmospheric deposition. *Environmental Chemistry Letters* 7 (5): 422-428. <https://doi.org/10.1071/EN10025>
- ALEXANDER J. M., LEMBRECHTS J. J., CAVIERES L. A., DAEHLER C., HAIDER S., KUEFFER C., LIU G., MCDUGALL K., MILBAU A., PAUCHARD A., REW L. J. & SEIPEL T. 2016. — Plant invasions into mountains and alpine ecosystems: current status and future challenges. *Alpine Botany* 126 (2): 89-103. <https://doi.org/10.1007/s00035-016-0172-8>
- ALLEN S., ALLEN D., PHOENIX V., LE ROUX G., JIMÉNEZ P. D., SIMONNEAU A., BINET S. & GALOP D. 2019. — Atmospheric transport and deposition of microplastics in a remote mountain catchment. *Nature Geoscience* 12: 339-344. <https://doi.org/10.1038/s41561-019-0335-5>
- ALLEN D., ALLEN S., LE ROUX G., SIMONNEAU A., GALOP D. & PHOENIX V. R. 2021. — Temporal archive of atmospheric microplastic deposition presented in ombrotrophic peat. *Environmental Science & Technology Letters* 8 (11): 954-960. <https://doi.org/10.1021/acs.estlett.1c00697>
- ANTON B., ŠIŠKO M., BRANCELJ I. R., JERAN Z. & JAČIMOVIĆ R. 2000. — Effects of land use and fish stocking on a mountain lake – Evidence from the sediment. *Periodicum Biologorum* 102 (3): 259-268.
- ARNAUD F., POULENARD J., GIGUET-COVEX C., WILHELM B., RÉVILLON S., JENNY J.-P., REVEL M., ENTERS D., BAJARD M., FOUINAT L., DOYEN E., SIMONNEAU A., PIGNOL C., CHAPRON E., VANNIÈRE B. & SABATIER P. 2016. — Erosion under climate and human pressures: an alpine lake sediment perspective. *Quaternary Science Reviews* 152: 1-18. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.09.018>
- AUDOIN L. 1991. — Rôle de l'azote et du phosphore dans la pollution animale. *Revue scientifique et technique de l'OIE* 10 (3): 629-654. <https://doi.org/10.20506/rst.10.3.575>
- BACARDIT M., KRACHLER M. & CAMARERO L. 2012. — Whole-catchment inventories of trace metals in soils and sediments in mountain lake catchments in the Central Pyrenees: apportioning the anthropogenic and natural contributions, environmental records of anthropogenic impacts. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 82: 52-67. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.10.030>
- BACELA-SPYCHALSKA K., GRABOWSKI M., REWICZ T., KONOPACKA A. & WATTIER R. 2013. — The 'killer shrimp' *Dikerogammarus vil-*

- losus* (Crustacea, Amphipoda) invading Alpine lakes: overland transport by recreational boats and scuba-diving gear as potential entry vectors? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 23 (4): 606-618. <https://doi.org/10.1002/aqc.2329>
- BAJARD M., ETIENNE D., QUINSAC S., DAMBRINE E., SABATIER P., FROSSARD V., GAILLARD J., DEVELLE A.-L., POULENARD J., ARNAUD F. & DORIOZ J.-M. 2018. — Legacy of early anthropogenic effects on recent lake eutrophication (Lake Bénit, northern French Alps). *Anthropocene* 24: 72-87. <https://doi.org/10.1016/j.ancene.2018.11.005>
- BALMER M. E., BUSER H.-R. & POIGER T. 2006. — Entry pathways of UV filters from sunscreens to Swiss Lakes. *CHIMIA International Journal for Chemistry* 60 (1): 95. <https://doi.org/10.2533/00094290677675119>
- BALVAY G. 1978. — Un lac oligotrophe de haute montagne: le Lac Cornu (Haute-Savoie). *Revue de géographie alpine* 66 (1): 31-41. <https://doi.org/10.3406/rga.1978.2111>
- BARON J. I. L. S. & CAINE N. E. L. 2000. — Temporal coherence of two alpine lake basins of the Colorado Front Range, U.S.A. *Freshwater Biology* 43 (3): 463-476. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00517.x>
- BARTONS M., CAMARERO L. & CATALAN J. 2010. — Isotopic composition of dissolved inorganic nitrogen in high mountain lakes: variation with altitude in the Pyrenees. *Biogeosciences* 7 (5): 1469-1479. <https://doi.org/10.5194/bg-7-1469-2010>
- BATTARBEE R. W. 2005. — Mountain lakes, pristine or polluted? *Limnetica* 24 (1-2): 1-8. <https://doi.org/10.23818/limn.24.01>
- BATTARBEE R. W., THOMPSON R., CATALAN J., GRYTNES J. & BIRKS H. J. B. 2002. — Climate variability and ecosystem dynamics of remote alpine and arctic lakes: the MOLAR project. *Journal of Paleolimnology* 28: 1-6. <https://doi.org/10.1023/A:1020342316326>
- BELLASI A., BINDA G., POZZI A., GALAFASSI S., VOLTA P. & BETTINETTI R. 2020. — Microplastic contamination in freshwater environments: a review, focusing on interactions with sediments and benthic organisms. *Environments* 7 (4): 30. <https://doi.org/10.3390/environments7040030>
- BERNARDO-CRAVO A. P., SCHMELLER D. S., CHATZINOTAS A., VREDENBURG V. T. & LOYAU A. 2020. — Environmental factors and host microbiomes shape host-pathogen dynamics. *Trends in Parasitology* 36 (7): 616-633. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2020.04.010>
- BERTRAND H. 1949. — Récoltes de Coléoptères aquatiques (Hydrocanthares) dans les Pyrénées; observations écologiques. *Bulletin de la Société zoologique de France* 74 (1-2): 24-38.
- BERTRIN V., BOUTRY S., ALARD D., HAURY J., JAN G., MOREIRA S. & RIBAUDO C. 2018. — Prediction of macrophyte distribution: the role of natural versus anthropogenic physical disturbances. *Applied Vegetation Science* 21 (3): 395-410. <https://doi.org/10.1111/avsc.12378>
- BILLE É. 2008. — Pêcher dans les étangs du Roussillon et de Cerdagne au Moyen Âge. *Les Cahiers de Framespa* (4). <https://doi.org/10.4000/framespa.329>
- BLAIS J. M., CHARPENTIER S., PICK F., KIMPE L. E., AMAND A. ST. & REGNAULT-ROGER C. 2006. — Mercury, polybrominated diphenyl ether, organochlorine pesticide, and polychlorinated biphenyl concentrations in fish from lakes along an elevation transect in the French Pyrénées. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 63 (1): 91-99. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2005.08.008>
- BOSSON J.-B., HUSS M., CAUVY-FRAUNIE S., CLÉMENT J.-C., COSTES G., FISCHER M., POULENARD J. & ARTHAUD F. 2023. — Future emergence of new ecosystems caused by glacial retreat. *Nature* 620: 562-569. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06302-2>
- BRENES R., GRAY M. J., WALTZEK T. B., WILKES R. P. & MILLER D. L. 2014. — Transmission of Ranavirus between ectothermic vertebrate hosts. *PLoS ONE* 9 (3): e92476. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092476>
- BRUNNER M. I., BJÖRNSÉN GURUNG A., ZAPPA M., ZEKOLLARI H., FARINOTTI D. & STÄHLI M. 2019. — Present and future water scarcity in Switzerland: potential for alleviation through reservoirs and lakes. *Science of the Total Environment* 666: 1033-1047. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.169>
- BUCHACA T., SABAS I., OSORIO V., POU-ROVIRA Q., MIRO A., PUIG M., CRUSET E., FONT B., BALLESTEROS E., LUCATI F., SUH J. & VENTURA M. 2019. — Changes in lakes after the reduction of fish densities, in CARRILLO E., NINOT J., BUCHACA T. & VENTURA M. (éds), *Life+ Limnopirineus: Conservation of Aquatic Habitats and Species in High Mountains of the Pyrenees, Technical report*. CSIC-Centro de Estudios Avanzados de Blanes, Blanes: 29-40.
- BURPEE B. T., SAROS J. E., NANUS L., BARON J., BRAHNEY J., CHRISTIANSON K. R., GANZ T., HEARD A., HUNDEY B., KOINIG K. A., KOPÁČEK J., MOSER K., NYDICK K., OLEKSY I., SADRÓ S., SOMMARUGA R., VINEBROOKE R. & WILLIAMS J. 2022. — Identifying factors that affect mountain lake sensitivity to atmospheric nitrogen deposition across multiple scales. *Water Research* 209: 117883. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2021.117883>
- CAMARERO L. & CATALAN J. 2012. — Atmospheric phosphorus deposition may cause lakes to revert from phosphorus limitation back to nitrogen limitation. *Nature Communications* 3 (1118): 1-5. <https://doi.org/10.1038/ncomms2125>
- CARRERA G., FERNÁNDEZ P., GRIMALT J. O., VENTURA M., CAMARERO L., CATALAN J., NICKUS U., THIES H. & PENNER R. 2002. — Atmospheric deposition of organochlorine compounds to remote high mountain lakes of Europe. *Environmental Science & Technology* 36 (12): 2581-2588. <https://doi.org/10.1021/es0102585>
- CATALAN J., PLA S., RIERADEVALL M., FELIP M., VENTURA M., BUCHACA T., CAMARERO L., BRANCELJ A., APPLEBY P. G., LAMI A., GRYTNES J. A., AGUSTI-PANAREDA A. & THOMPSON R. 2002a. — Lake Redó ecosystem response to an increasing warming in the Pyrenees during the twentieth century. *Journal of Paleolimnology* 28 (1): 129-145. <https://doi.org/10.1023/A:1020380104031>
- CATALAN J., VENTURA M., BRANCELJ A., GRANADOS I., THIES H., NICKUS U., KORHOLA A., LOTTER A. F., BARBIERI A., STUHLÍK E., LIEN L., BITUŠÍK P., BUCHACA T., CAMARERO L., GOUDSMIT G. H., KOPÁČEK J., LEMCKE G., LIVINGSTONE D. M., MÜLLER B., RAUTIO M., ŠÍŠKO M., SORVARI S., ŠPORKA F., STRUNECKÝ O. & TORO M. 2002b. — Seasonal ecosystem variability in remote mountain lakes: implications for detecting climatic signals in sediment records. *Journal of Paleolimnology* 28 (1): 25-46. <https://doi.org/10.1023/A:1020315817235>
- CATALAN J., VENTURA M., VIVES I. & GRIMALT J. O. 2004. — The roles of food and water in the bioaccumulation of organochlorine compounds in high mountain lake fish. *Environmental Science & Technology* 38 (16): 4269-4275. <https://doi.org/10.1021/es040035p>
- CATALAN J., PLA-RABÉS S., WOLFE A. P., SMOL J. P., RÜHLAND K. M., ANDERSON N. J., KOPÁČEK J., STUHLÍK E., SCHMIDT R., KOINIG K. A., CAMARERO L., FLOWER R. J., HEIRI O., KAMENIK C., KORHOLA A., LEAVITT P. R., PENNER R. & RENBERG I. 2013. — Global change revealed by palaeolimnological records from remote lakes: a review. *Journal of Paleolimnology* 49 (3): 513-535. <https://doi.org/10.1007/s10933-013-9681-2>
- CAUVY-FRAUNIE S. & DANGLES O. 2019. — A global synthesis of biodiversity responses to glacier retreat. *Nature Ecology & Evolution* 3 (12): 1675-1685. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1042-8>
- CHACORNAC J.-M. 1986. — *Lacs d'altitude: métabolisme oligotrophe et approche typologique des écosystèmes*. Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, 213 p.
- CHAIX C. 2020. — *Observatoire du changement climatique dans les Alpes du nord*. Agate Territoires, Chambéry, 15 p.
- CHAPPUIS E., LUMBRERAS A., BALLESTEROS E. & GACIA E. 2015. — Deleterious interaction of light impairment and organic matter enrichment on *Isoetes lacustris* (Lycopodiophyta, Isoetales). *Hydrobiologia* 760 (1): 145-158. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2321-2>

- CHARBONNEL A. 2015. — *Influence multi-échelle des facteurs environnementaux dans la répartition du Desman des Pyrénées (Galemys pyrenaicus) en France*. Institut National Polytechnique de Toulouse, 260 p.
- CHARUAUD L., JARDÉ E., JAFFREZIC A., LIOTAUD M., GOYAT Q., MERCIER F. & LE BOT B. 2019. — Veterinary pharmaceutical residues in water resources and tap water in an intensive husbandry area in France. *Science of the Total Environment* 664: 605-615. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.303>
- CHIMITS P. 1955. — Repeuplement des lacs de montagne des Hautes et Basses Pyrénées. *Bulletin français de Pisciculture* 177: 141-147. <https://doi.org/10.1051/kmae:1955005>
- CHIMITS P. 1960. — Inventaire piscicole, en 1960, des lacs de montagne des Basses et Hautes-Pyrénées. *Bulletin français de Pisciculture* 197: 136-148. <https://doi.org/10.1051/kmae:1960008>
- CHIMITS P. 1970. — La pêche sportive dans le Parc national des Pyrénées. *Bulletin français de Pisciculture* 237: 113-136. <https://doi.org/10.1051/kmae:1970006>
- CLARE F. C., HALDER J. B., DANIEL O., BIELBY J., SEMENOV M. A., JOMBART T., LOYAU A., SCHMELLER D. S., CUNNINGHAM A. A., ROWCLIFFE M., GARNER T. W. J., BOSCH J. & FISHER M. C. 2016a. — Climate forcing of an emerging pathogenic fungus across a montane multi-host community. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, Biological Sciences* 371 (1709): 20150454. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0454>
- CLARE F., DANIEL O., GARNER T. & FISHER M. 2016b. — Assessing the ability of swab data to determine the true burden of infection for the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *EcoHealth* 13 (2): 360-367. <https://doi.org/10.1007/s10393-016-1114-z>
- COOPS H., BEKLOGLU M. & CRISMAN T. L. 2003. — The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506 (1): 23-27. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008595.14393.77>
- COSSART É. 2018. — Le changement global: un champ scientifique fécond pour le géographe. *Géoconfluences* 1-11.
- COX K. D., COVERNTON G. A., DAVIES H. L., DOWER J. F., JUANES F. & DUDAS S. E. 2019. — Human consumption of microplastics. *Environmental Science & Technology* 53 (12): 7068-7074. <https://doi.org/10.1021/acs.est.9b01517>
- CUCHEROUSSET J. & OLDEN J. D. 2011. — Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries* 36 (5): 215-230. <https://doi.org/10.1080/03632415.2011.574578>
- CUNILLERA G., TOURY J., MILLERY A., AVRILLIER J.-N. & ARTHAUD F. 2016. — *Étude des plantes aquatiques des lacs d'altitude du département de l'Isère*. Conseil Général de l'Isère, Grenoble, 98 p.
- DEJEAN T., MIAUD C. & OUELLET M. 2010. — La chytridiomycose – une maladie émergente des amphibiens. *Bulletin de la Société herpétologique de France* 134: 27-46
- DE MENDOZA G., RICO E. & CATALAN J. 2012. — Predation by introduced fish constrains the thermal distribution of aquatic Coleoptera in mountain lakes. *Freshwater Biology* 57 (4): 803-814.
- DELACOSTE M., BARAN P., LASCAUX J. M., ABAD N. & BESSON J. P. 1997. — Bilan des introductions de salmonidés dans les lacs et ruisseaux d'altitude des Hautes-Pyrénées. *Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture* 344-345: 205-219. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997023>
- DENOËL M., SCIMÉ P. & ZAMBELLI N. 2016. — Newt life after fish introduction: extirpation of paedomorphosis in a mountain fish lake and newt use of satellite pools. *Current Zoology* 62 (1): 61-69. <https://doi.org/10.1093/cz/zov003>
- DERLET R. W., RICHARDS J. R., TANAKA L. L., HAYDEN C., GER K. A. & GOLDMAN C. R. 2012. — Impact of summer cattle grazing on the Sierra Nevada watershed: aquatic algae and bacteria. *Journal of Environmental and Public Health* 2012: e760108. <https://doi.org/10.1155/2012/760108>
- DIAMOND D., RELYEA R. A. & MCCAUL M. 2023. — Understanding and mitigating global change with aquatic sensors: current challenges and future prospects. *Frontiers in Sensors* 4: 1-9. <https://doi.org/10.3389/fsens.2023.1284043>
- DORY F., CAVALLI L., FRANQUET E., MOUNIER S., HÖHENER P., MISSION B., MARTIN M., ARNAULT Q., TATONI T. & BERTRAND C. 2023. — Phytoplankton assemblage shifts with dissolved organic matter properties: a functional perspective for sentinel lakes. *Journal of Ecology* 111 (1): 45-61. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14013>
- DURAND B., GIRE L. & CAMBECEDES J. 2017. — *La Subulaire aquatique (Subularia aquatica) dans les lacs à régime hydrologique modifié par un ouvrage dans les Pyrénées*. Conservatoire botanique national Pyrénées et Midi-Pyrénées, Bagnères-de-Bigorre, 42 p.
- DUSAUCY J., GATEUILLE D., PERRETTE Y. & NAFFRECHOUX E. 2021. — Microplastic pollution of worldwide lakes. *Environmental Pollution* 284: 117075. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117075>
- DUTARTRE A. 2004. — De la régulation des plantes aquatiques envahissantes à la gestion des hydrosystèmes. *Ingénieries-EAT* N. S. Ingénierie écologique: 87-100.
- DUTARTRE A., PELTRE M.-C., PIPIET N., FOURNIER L. & MENOZZI M. 2008. — Régulation des développements de plantes aquatiques. *Sciences Eaux & Territoires* Numéro Spécial Ingénieries-EAT-25: 135-154.
- EBY L. A., ROACH W. J., CROWDER L. B. & STANFORD J. A. 2006. — Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology & Evolution* 21 (10): 576-584. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.016>
- EDOUARD J.-L. 1994. — *Les lacs d'altitude dans les Alpes françaises: contribution à la connaissance des lacs d'altitude et à l'histoire des milieux montagnards depuis la fin du Tardiglaciaire*. Université Joseph Fourier, Grenoble, 75 p.
- ELBAZ-POULICHET F., GUÉDRON S., ANNE-LISE D., FREYDIER R., PERROT V., ROSSI M., PIOT C., DELPOUX S. & SABATIER P. 2020. — A 10,000-year record of trace metal and metalloid (Cu, Hg, Sb, Pb) deposition in a western Alpine lake (Lake Robert, France): deciphering local and regional mining contamination. *Quaternary Science Reviews* 228: 106076. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.106076>
- ENJALBAL M. & PRUD'HOMME F. 2009. — *Programme « Algues filamenteuses » dans les lacs pyrénéens de haute montagne*. Conservatoire botanique national des Pyrénées et Midi-Pyrénées, Bagnères-de-Bigorre, 20 p.
- EPANCHIN P. N., KNAPP R. A. & LAWLER S. P. 2010. — Nonnative trout impact an alpine-nesting bird by altering aquatic-insect subsidies. *Ecology* 91 (8): 2406-2415. <https://doi.org/10.1890/09-1974.1>
- ETIENNE D., WILHELM B., SABATIER P., REYSS J.-L. & ARNAUD F. 2013. — Influence of sample location and livestock numbers on *Sporormiella* concentrations and accumulation rates in surface sediments of Lake Allos, French Alps. *Journal of Paleolimnology* 49: 117-127. <https://doi.org/10.1007/s10933-012-9646-x>
- EVANS M. & FRICK C. 2001. — *The Effects of Road Salts on Aquatic Ecosystems (research report)*. Environment Canada, Saskatoon, 287 p. (National Water Research Institute Contribution Series; 02-308).
- FAUCHER D. 1940. — L'aménagement hydro-électrique des Pyrénées françaises. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest* 11 (1): 72-78. <https://doi.org/10.3406/rgps.1940.1145>
- FÉLIX-FAURE J., RAMON M., HATTÉ C., RIMET F., GAILLARD J., CHANUDET V., DEVELLE A.-L., GARCIA-ORELLANA J. & DAMBRINE E. 2022. — Effects of hydropower management on the sediment composition and metabolism of a small Alpine lake. *Hydroécologie appliquée* 22 (1): 1-26. <https://doi.org/10.1051/hydro/2021003>
- FROSSARD V., SABATIER P., BRUEL R., VAGNON C., TISSOT N., CURT-GRAND-GAUDIN N. & PERGA M.-E. 2023. — Intense tourist activities exceed climate change to shape aquatic communities in a mountain lake. *Aquatic Sciences* 85 (3): 1-71. <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00968-6>

- GACIA E. & BALLESTEROS E. 1996. — The effect of increased water level on *Isoetes lacustris* L. in Lake Baciver, Spain. *Journal of Aquatic Plant Management* 34: 57-59.
- GACIA E. & BALLESTEROS E. 1998. — Effects of building up a dam in a shallow mountain lake (Baciver, Central Pyrenees). *Oecologia aquatica* 11: 55-66.
- GACIA E., BUCHACA T., BERNAL-MENDOZA N., SABÁS I., BALLESTEROS E. & VENTURA M. 2018. — Non-native minnows threaten quillwort populations in high mountain shallow lakes. *Frontiers in Plant Science* 9 (329): 1-11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00329>
- GADEAU DE KERVILLE H. 1928. — Recherches botaniques et zoologiques effectuées en 1926 et 1927 dans le cirque d'Espingo et la partie supérieure du val du port de Vénasque (canton de Bagnères-de-Luchon (Haute-Garonne)). *Bulletin de la société des amis des sciences naturelles de Rouen* 1: 139-203.
- GALOP D. 2017. — *Observation et rétro-observation des lacs d'altitude pyrénéens*. Rapport ROCEPAL, PNP & Agence de Bassin Adour Garonne, Toulouse, 20 p.
- GALOP D. 2020. — Aux origines du peuplement piscicole des lacs d'altitude des Pyrénées. *Magazine truite & Cie* 1-19.
- GALOP D., TUAL M., MONNA F., DOMINIK J., BEYRIE A. & MAREMBERT F. 2001. — Cinq millénaires de métallurgie en montagne basque. Les apports d'une démarche intégrée alliant palynologie et géochimie isotopique du plomb, in GALOP D. & MÉTALIE J. P. (éds), Environnement et anthropisation. *Sud-Ouest européen* 11: 3-15.
- GALOP D., HOUET T., MAZIER F., LEROUX G. & RIUS D. 2011. — Grazing activities and biodiversity history in the Pyrenees: new insights on high altitude ecosystems in the framework of a Human-Environment Observatory. *PAGES news* 19 (2): 53-55. <https://doi.org/10.22498/pages.19.2.53>
- GALOP D., RIUS D., CUGNY C. & MAZIER F. 2013. — A history of long-term human-environment interactions in the french pyrenees inferred from the pollen data, in LOZNY L. R. (éd.), *Continuity and Change in Cultural Adaptation to Mountain Environments*. Springer, New York: 19-30. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-5702-2_3
- GARCIA-REYERO N., PIÑA B., GRIMALT J. O., FERNANDEZ P., FONTS R., POLVILLO O. & MARTRAT B. 2005. — Estrogenic activity in sediments from European mountain lakes. *Environmental Science & Technology* 39 (6): 1427-1435. <https://doi.org/10.1021/es0400685>
- GATEUILLE D., DUSAUCY J., GILLET F., GASPERI J., DRIS R., TOUREAU G. & NAFFRECHOUX E. 2020. — *Microplastic Contamination in Remote Alpine Lakes*. EGU general assembly 2020, Vienne, 1 p. <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu2020-12924>
- GIGUET-COVEX C., ARNAUD F., POULENARD J., DISNAR J.-R., DELHON C., FRANCUS P., DAVID F., ENTERS D., REY P.-J. & DELANNOY J.-J. 2011. — Changes in erosion patterns during the Holocene in a currently treeless subalpine catchment inferred from lake sediment geochemistry (Lake Anterne, 2063 m a.s.l., NW French Alps): the role of climate and human activities. *The Holocene* 21 (4): 651-665. <https://doi.org/10.1177/0959683610391320>
- GRABOWSKI M. 2007. — *Dikergammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda) colonizes next alpine lake – Lac du Bourget, France. *Aquatic Invasions* 2 (3): 268-271. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.3.13>
- GRÉGER A. & RENÉ P. 2020. — Les nouveaux lacs des Pyrénées. *Pyrénées* (284): 5-27.
- GRIMALT J. O., FERNANDEZ P., BERTIE L., VILANOVA R. M., CATALAN J., PSENNER R., HOFER R., APPLEBY P. G., ROSSELAND B. O., LIEN L., MASSABUAU J. C. & BATTARBEE R. W. 2001. — Selective trapping of organochlorine compounds in mountain lakes of temperate areas. *Environmental Science & Technology* 35 (13): 2690-2697. <https://doi.org/10.1021/es000278r>
- GRUENSTEIN E. 2014. — *The Response of Bats to Introduced Trout in Naturally Fishless Lakes Sierra Nevada, California*. San Jose State University, San Jose, 46 p. <https://doi.org/10.31979/etd.85md-hecd>
- GUENAND Y. 2020. — *Rôle de l'hydrologie sur la variabilité saisonnière hydro-biogéochimique d'un lac alpin: cas des lacs alpins naturels ou équipés pour la production hydroélectrique*. Université Savoie Mont Blanc, Chambéry, 176 p.
- GUIGNOT F. 1947. — *Coléoptères hydrocanthares*. Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, Paris, 296 p.
- HAMPTON S. E., GALLOWAY A. W. E., POWERS S. M., OZERSKY T., WOO K. H., BATT R. D., LABOU S. G., O'REILLY C. M., SHARMA S., LOTTIG N. R., STANLEY E. H., NORTH R. L., STOCKWELL J. D., ADRIAN R., WEYHENMEYER G. A., ARVOLA L., BAULCH H. M., BERTANI I., BOWMAN L. L., CAREY C. C., CATALAN J., COLOM-MONTERO W., DOMINE L. M., FELIP M., GRANADOS I., GRIES C., GROSSART H.-P., HABERMAN J., HALDNA M., HAYDEN B., HIGGINS S. N., JOLLEY J. C., KAHILAINEN K. K., KAUP E., KEHOE M. J., MACINTYRE S., MACKAY A. W., MARIASH H. L., MCKAY R. M., NIXDORF B., NÖGES P., NÖGES T., PALMER M., PIERSON D. C., POST D. M., PRUETT M. J., RAUTIO M., READ J. S., ROBERTS S. L., RÜCKER J., SADRÓ S., SILOW E. A., SMITH D. E., STERNER R. W., SWANN G. E. A., TIMOFEEV M. A., TORO M., TWISS M. R., VOGT R. J., WATSON S. B., WHITEFORD E. J. & XENOPOULOS M. A. 2017. — Ecology under lake ice. *Ecology Letters* 20 (1): 98-111. <https://doi.org/10.1111/ele.12699>
- HAMPTON S. E., BARON J. S., LADWIG R., MCCLURE R. P., MEYER M. F., OLEKSY I. A. & SHAMPAIN A. 2024. — Warming-induced changes in benthic redox as a potential driver of increasing benthic algal blooms in high-elevation lakes. *Limnology and Oceanography Letters* 9 (1): 1-6. <https://doi.org/10.1002/lol2.10357>
- HANSEN M. 1987. — *The Hydrophiloidea (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark*. Brill Academic Publishing, Copenhagen, 258 p. (Fauna Entomologica Scandinavica ; 18).
- HANSSON S. V., SONKE J., GALOP D., BAREILLE G., JEAN S. & LE ROUX G. 2017. — Transfer of marine mercury to mountain lakes. *Scientific Reports* 7 (12719): 1-12. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13001-2>
- HAYER S. 2016. — *Pharmaceutical and Personal Care Products Concentrations in the Belgrade Lakes: a Possible Threat to Aquatic Ecosystems and Human Health*. Honors thesis, Colby College, Waterville, 88 p.
- HEARD A. M. & SICKMAN J. O. 2016. — Nitrogen assessment points: development and application to high-elevation lakes in the Sierra Nevada, California. *Ecosphere* 7 (11): e01586. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1586>
- HILL N. M., KEDDY P. A. & WISHEU I. C. 1998. — A hydrological model for predicting the effects of dams on the shoreline vegetation of lakes and reservoir. *Environmental Management* 22 (5): 723-736. <https://doi.org/10.1007/s002679900142>
- HUNDEY E. J., RUSSELL S. D., LONGSTAFFE F. J. & MOSER K. A. 2016. — Agriculture causes nitrate fertilization of remote alpine lakes. *Nature Communications* 7 (10571): 1-9. <https://doi.org/10.1038/ncomms10571>
- IMHOF H. K., IVLEVA N. P., SCHMID J., NIESSNER R. & LAFORSCH C. 2013. — Contamination of beach sediments of a subalpine lake with microplastic particles. *Current Biology* 23 (19): R867-R868. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.09.001>
- JACQUEMIN C., BERTRAND C., OURSEL B., THOREL M., FRANQUET E. & CAVALLI L. 2018. — Growth rate of alpine phytoplankton assemblages from contrasting watersheds and N-deposition regimes exposed to nitrogen and phosphorus enrichments. *Freshwater Biology* 63 (10): 1326-1339. <https://doi.org/10.1111/fwb.13160>
- JACQUEMIN C., BERTRAND C., FRANQUET E., MOUNIER S., MISSION B., OURSEL B. & CAVALLI L. 2019. — Effects of catchment area and nutrient deposition regime on phytoplankton functionality in alpine lakes. *Science of the Total Environment* 15 (674): 114-127. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.117>
- JENNY J.-P., ANNEVILLE O., ARNAUD F., BAULAZ Y., BOUFFARD D., DOMAIZON I., BOCANIOV S. A., CHÈVRE N., DITTRICH M., DORIOZ J.-M., DUNLOP E. S., DUR G., GUILLARD J., GUINALDO T.,

- JACQUET S., JAMONEAU A., JAWED Z., JEPPESEN E., KRANTZBERG G., LENTERS J., LEONI B., MEYBECK M., NAVA V., NÖGES T., NÖGES P., PATELLI M., PEBBLES V., PERGA M.-E., RASCONI S., RUETZ C. R., RUDSTAM L., SALMASO N., SAPNA S., STRAILE D., TAMMEORG O., TWISS M. R., UZARSKI D. G., VENTELÄ A.-M., VINCENT W. F., WILHELM S. W., WÄNGBERG S.-Å. & WEYHENMEYER G. A. 2020. — Scientists' warning to humanity: rapid degradation of the world's large lakes. *Journal of Great Lakes Research* 46 (4): 686-702. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.05.006>
- JONSSON M. & WARDLE D. A. 2009. — The influence of freshwater-lake subsidies on invertebrates occupying terrestrial vegetation. *Acta Oecologica* 35 (5): 698-704. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.06.011>
- JORRÉ G. 1934. — L'Aménagement hydroélectrique des lacs pyrénéens français. *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest* 5 (1): 5-28. <https://doi.org/10.3406/rgpso.1934.4125>
- KEDDY P. A. & REZNICEK A. A. 1986. — Great lakes vegetation dynamics: the role of fluctuating water levels and buried seeds. *Journal of Great Lakes Research* 12 (1): 25-36. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(86\)71697-3](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(86)71697-3)
- KELLY A. E. & GOULDEN M. L. 2008. — Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (33): 11823-11826. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802891105>
- KERNAN M., VENTURA M., BITUŠK P., BRANCELJ A., CLARKE G., VELLE G., RADDUM G. G., STUCHLÍK E. & CATALAN J. 2009. — Regionalisation of remote European mountain lake ecosystems according to their biota: environmental versus geographical patterns. *Freshwater Biology* 54 (12): 2470-2493. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02284.x>
- KHAMIS K., HANNAH D. M., BROWN L. E., TIBERTI R. & MILLNER A. M. 2014. — The use of invertebrates as indicators of environmental change in alpine rivers and lakes. *Science of the Total Environment* 493: 1242-1254. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.02.126>
- KLEINTEICH J., HANSELMANN K., HILDEBRAND F., KAPPLER A. & ZARFL C. 2022. — Glacier melt-down changes habitat characteristics and unique microbial community composition and physiology in alpine lake sediments. *FEMS Microbiology Ecology* 98 (7): 1-11. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiac075>
- KNAPP R. A. & MATTHEWS K. R. 2000. — Non-native fish introductions and the decline of the mountain yellow-legged frog from within protected areas. *Conservation Biology* 14 (2): 428-438. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99099.x>
- KNAPP R. A., CORN P. S. & SCHINDLER D. E. 2001a. — The introduction of nonnative fish into wilderness lakes: good intentions, conflicting mandates, and unintended consequences. *Ecosystems* 4: 275-278. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0009-0>
- KNAPP R. A., MATTHEWS K. R. & SARNELLE O. 2001b. — Resistance and resilience of alpine lake fauna to fish introductions. *Ecological Monographs* 71 (3): 401-421. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2001\)071\[0401:RAROAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2001)071[0401:RAROAL]2.0.CO;2)
- KOPÁČEK JIR. ŌA, STUCHLÁK EVŽ. E. N., DAGGER, STRASÖKRAB VEÖRA & PSÖENÁK P. 2000. — Factors governing nutrient status of mountain lakes in the Tatra Mountains. *Freshwater Biology* 43 (3): 369-383. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00569.x>
- KÖRNER C. 2003. — Plant ecology at high elevations, in KÖRNER C. (ed.), *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer Berlin, Heidelberg: 1-7. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8_1
- KROLOVÁ M., ČÍŽKOVÁ H., HEJZLAR J. & POLÁKOVÁ S. 2013. — Response of littoral macrophytes to water level fluctuations in a storage reservoir. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 408 (7): 1-21. <https://doi.org/10.1051/kmae/2013042>
- LAMOUILLE-HÉBERT M., ARTHAUD F. & DATRY T. 2024. — Climate change and the biodiversity of alpine ponds: challenges and perspectives. *Ecology and Evolution* 14 (2): e10883. <https://doi.org/10.1002/ece3.10883>
- LEMBRECHTS J. J., PAUCHARD A., LENOIR J., NUÑEZ M. A., GERON C., VEN A., BRAVO-MONASTERIO P., TENEB E., NIJS I. & MILBAU A. 2016. — Disturbance is the key to plant invasions in cold environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113 (49): 14061-14066. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608980113>
- LEMBRECHTS J. J., LENOIR J., NUÑEZ M. A., PAUCHARD A., GERON C., BUSSÉ G., MILBAU A. & NIJS I. 2018. — Microclimate variability in alpine ecosystems as stepping stones for non-native plant establishment above their current elevational limit. *Ecography* 41 (6): 900-909. <https://doi.org/10.1111/ecog.03263>
- LIEDTKE R., BARROS A., ESSL F., LEMBRECHTS J. J., WEDEGÄRTNER R. E. M., PAUCHARD A. & DULLINGER S. 2020. — Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biological Invasions* 22 (3): 1121-1134. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02165-9>
- LIU Y.-S., YING G.-G., SHAREEF A. & KOOKANA R. S. 2011. — Photostability of the UV filter benzophenone-3 and its effect on the photodegradation of benzotriazole in water. *Environmental Chemistry* 8 (6): 581-588. <https://doi.org/10.1071/EN11068>
- LOEUILLET E., NOWACZYK A., FAUCHER A.-C., DUHAMELLE A. & LABADIE M. 2017. — Envenimation par une méduse d'eau douce (*Craspedacusta sowerbii*) en France métropolitaine. *Toxicologie Analytique et Clinique* 29 (3): 325-330. <https://doi.org/10.1016/j.toxac.2017.05.005>
- LOHEAC B., CAUDRON A. & GUILLARD J. 2019. — Communautés piscicoles introduites des lacs d'altitude: approches scientifiques et influences idéologiques. *Revue des sciences de l'eau* 32 (1): 39-50. <https://doi.org/10.7202/1059879ar>
- LUCATI F., MIRÓ A. & VENTURA M. 2020. — Conservation of the endemic Pyrenean newt (*Calotriton asper*) in the age of invasive species: interlake dispersal and colonisation dynamics. *Amphibia-Reptilia* 41 (2): 281-282. <https://doi.org/10.1163/15685381-2020SEH1>
- LUNDBERG S., SVENSSON J.-E. & PETRUSEK A. 2005. — *Craspedacusta* invasions in Sweden. *SIL Proceedings, 1922-2010* 29 (2): 899-902. <https://doi.org/10.1080/03680770.2005.11902812>
- LUOTO T. P. & NEVALAINEN L. 2013. — Climate-driven limnological changes determine ecological thresholds in an alpine lake. *Aquatic Biology* 18 (1): 47-58. <https://doi.org/10.3354/ab00487>
- MACHATE O., SCHMELLER D. S., LOYAU A., PASCHKE A., KRAUSS M., CARMONA E., SCHULZE T., MOYER A., LUTZ K. & BRACK W. 2022. — Complex chemical cocktail, containing insecticides diazinon and permethrin, drives acute toxicity to crustaceans in mountain lakes. *Science of the Total Environment* 828: 154456. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154456>
- MACHATE O., SCHMELLER D. S., SCHULZE T. & BRACK W. 2023. — Review: mountain lakes as freshwater resources at risk from chemical pollution. *Environmental Sciences Europe* 35 (1): 3. <https://doi.org/10.1186/s12302-022-00710-3>
- MARÇAIS J. 2016. — *Transferts des polluants organiques persistants de l'atmosphère aux milieux aquatiques de montagne*. Université Grenoble Alpes, Grenoble, 240 p.
- MARTÍNEZ E. T. & BENEVENTE S. 2016. — Effects of oxybenzone (Benzophenone-3) on phytoplankton growth and zooplankton mortality in a fresh water environment. *Environmental Science* 1-13.
- MARTINOT J.-P. 1979. — *Écologie et gestion piscicole des lacs de Haute altitude du Parc national de la Vanoise*. Université Scientifique et Médicale de Grenoble, Grenoble, 127 p.
- MAUD C., POZET F., GAUDIN N. C. G., MARTEL A., PASMANS F. & LABRUT S. 2016. — Ranavirus causes mass die-offs of alpine amphibians in the southwestern Alps, France. *Journal of Wildlife Diseases* 52 (2): 242-252. <https://doi.org/10.7589/2015-05-113>
- MAUD C., ARNAL V. & LECCIA M.-F. 2017. — *Analyse de la dynamique épidémique du Ranavirus impliqué dans les mortalités d'amphibiens observées dans le Parc national du Mercantour*. UMR 5175 CEFÉ Montpellier, École Pratique des Hautes Études, Parc national du Mercantour, Montpellier, 17 p.

- MIAUD C., ARNAL V., POULAIN M., VALENTINI A. & DEJEAN T. 2019. — eDNA increases the detectability of ranavirus infection in an alpine amphibian population. *Viruses* 11 (6): 526. <https://doi.org/10.3390/v11060526>
- MILARDI M., PETÄJÄ T. & WECKSTRÖM J. 2019. — Should we further investigate the cascading effects of introduced fish on insectivorous birds? *Boreal Environment Research* 24: 51-62.
- MILLÁN A., SANCHEZ-FERNANDEZ D., ABELLAN P., PICAZO F., CARBONELL J. A., LOBO J. M. & RIBERA I. 2014. — *Atlas de los coleópteros acuáticos de España peninsular*. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Madrid, 820 p.
- MIRÓ PASTÓ A. & VENTURA M. 2013. — Historical use, fishing management and lake characteristics explain the presence of non-native trout in Pyrenean lakes: implications for conservation. *Biological Conservation* 167: 17-24. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.07.016>
- MIRÓ PASTÓ A. & VENTURA M. 2015. — Evidence of exotic trout mediated minnow invasion in Pyrenean high mountain lakes. *Biological Invasions* 17 (2): 791-803. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0769-z>
- MIRÓ PASTÓ A. & VENTURA M. 2020. — Introduced fish in Pyrenean high mountain lakes: impact on amphibians and other organisms, and conservation implications. *Limnetica* 39 (1): 283-297. <https://doi.org/10.23818/limn.39.19>
- MIRÓ PASTÓ A., SABÁS I. & VENTURA M. 2018. — Large negative effect of non-native trout and minnows on Pyrenean lake amphibians. *Biological Conservation* 218: 144-153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.030>
- MIRÓ PASTÓ A. 2016. — *Fish as Local Stressors of Pyrenean high Mountain Lakes: Arrival Process and Impact on Amphibians and Other Organisms*. Universitat de Barcelona, Barcelona, 272 p.
- MJELDE M., LOMBARDO P., BERGE D. & JOHANSEN S. W. 2012. — Mass invasion of non-native *Elodea canadensis* Michx. in a large, clear-water, species-rich Norwegian lake – impact on macrophyte biodiversity. *International Journal of Limnology* 48 (2): 225-240. <https://doi.org/10.1051/limn/2012016>
- MONTORI A. 1997. — Trophic segregation between the Pyrenean Newt (*Euproctus asper*) and the Brown Trout (*Salmo trutta fario*), in BOHME W., BISCHOFF W. & ZIEGLER T. (éds), *Herpetologia Bonnensis: proceedings of the 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica*. Societas Europaea Herpetologica, Bonn: 273-278.
- MOSER K. A., BARON J. S., BRAHNEY J., OLEKSY I. A., SAROS J. E., HUNDEY E. J., SADRO S. A., KOPÁČEK J., SOMMARUGA R., KAINZ M. J., STRECKER A. L., CHANDRA S., WALTERS D. M., PRESTON D. L., MICHELUTTI N., LEPORI F., SPAULDING S. A., CHRISTIANSON K. R., MELACK J. M. & SMOL J. P. 2019. — Mountain lakes: eyes on global environmental change. *Global and Planetary Change* 178: 77-95. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2019.04.001>
- NEDJAI R., ROVERA G. & BONNET M.-P. 2003. — Les effets des épandages de sel sur la tourbière lacustre du Luitel (massif de Belledonne, France) : la dérivation des eaux du ruisseau du Rambert comme remède à la pollution. *Revue de Géographie alpine* 91 (1): 51-66. <https://doi.org/10.3406/rga.2003.2230>
- NELLIER Y.-M., PERGA M.-E., COTTIN N., FANGET P., MALET E. & NAFFRECHOUX E. 2015. — Mass budget in two high altitude lakes reveals their role as atmospheric PCB sinks. *Science of the Total Environment* 511: 203-213. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.12.052>
- NIEDRIST G. H., PSENNER R. & SOMMARUGA R. 2018. — Climate warming increases vertical and seasonal water temperature differences and inter-annual variability in a mountain lake. *Climatic Change* 151 (3-4): 473-490. <https://doi.org/10.1007/s10584-018-2328-6>
- O'REILLY C. M., SHARMA S., GRAY D. K., HAMPTON S. E., READ J. S., ROWLEY R. J., SCHNEIDER P., LENTERS J. D., MCINTYRE P. B., KRAEMER B. M., WEYHENMEYER G. A., STRAILE D., DONG B., ADRIAN R., ALLAN M. G., ANNEVILLE O., ARVOLA L., AUSTIN J., BAILEY J. L., BARON J. S., BROOKES J. D., DE EYTO E., DOKULIL M. T., HAMILTON D. P., HAVENS K., HETHERINGTON A. L., HIGGINS S. N., HOOK S., IZMEST'EVA L. R., JOEHNK K. D., KANGUR K., KASPRZAK P., KUMAGAI M., KUUSISTO E., LESHKEVICH G., LIVINGSTONE D. M., MACINTYRE S., MAY L., MELACK J. M., MUELLER-NAVARRA D. C., NAUMENKO M., NOGES P., NOGES T., NORTH R. P., PLISNIER P.-D., RIGOSI A., RIMMER A., ROGORA M., RUDSTAM L. G., RUSAK J. A., SALMASO N., SAMAL N. R., SCHINDLER D. E., SCHLADOW S. G., SCHMID M., SCHMIDT S. R., SILOW E., SOYLU M. E., TEUBNER K., VERBURG P., VOUTILAINEN A., WATKINSON A., WILLIAMSON C. E. & ZHANG G. 2015. — Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. *Geophysical Research Letters* 42 (24): 10773-10781. <https://doi.org/10.1002/2015GL066235>
- OLEKSY I. A., BARON J. S., LEAVITT P. R. & SPAULDING S. A. 2020. — Nutrients and warming interact to force mountain lakes into unprecedented ecological states. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1930): 20200304. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0304>
- PARMESAN C. & YOHE G. 2003 — A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37-42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- PECHLANER R. 1984. — Historical Evidence for the introduction of Arctic Charr into High-mountain Lakes of the Alps by man, in JOHNSON J. & BURNS B. L. (éds), *Proceedings of the International Symposium on Arctic Charr*. University of Manitoba Press, Winnipeg: 449-557.
- PELTRE M. C., DUTARTRE A., BARBE J., HAURY J., MULLER S. & OLLIVIER M. 2002. — Les proliférations végétales aquatiques en France: caractères biologiques et écologiques des principales espèces et milieux propices. II. Impact sur les écosystèmes et intérêt pour le contrôle des proliférations. *Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture* 365-366: 259-280. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002035>
- PELTRE M.-C., DUTARTRE A. & BARRAT-SEGRETAIN M.-H. 2008. — Biologie des macrophytes à potentiel proliférant. *Ingénieries-EAT*, N. S.: 109-123.
- PERGA M.-E., NELLIER Y.-M., COTTIN N., FANGET P. & NAFFRECHOUX E. 2017. — Bioconcentration may be favoured over biomagnification for fish PCB contamination in high altitude lakes. *Inland Waters* 7 (1): 14-26. <https://doi.org/10.1080/20442041.2017.1294320>
- PERGA M.-E., BRUEL R., RODRIGUEZ L., GUÉNAND Y. & BOUFFARD D. 2018 — Storm impacts on alpine lakes: antecedent weather conditions matter more than the event intensity. *Global Change Biology* 24 (10): 5004-5016. <https://doi.org/10.1111/gcb.14384>
- PERGA M.-E., MINAUDO C., DODA T., ARTHAUD F., BERIA H., CHMIEL H. E., ESCOFFIER N., LAMBERT T., NAPOLLEONI R., OBRADOR B., PEROLO P., RÜEGG J., ULLOA H. & BOUFFARD D. 2023. — Near-bed stratification controls bottom hypoxia in ice-covered alpine lakes. *Limnology and Oceanography* 68 (6): 1232-1246. <https://doi.org/10.1002/lno.12341>
- PETER H. & SOMMARUGA R. 2016. — Shifts in diversity and function of lake bacterial communities upon glacier retreat. *The ISME Journal* 10 (7): 1545-1554. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.245>
- PIACENTINI E. 2019. — *Analisi dell'impatto dei bacini idroelettrici sulle comunità di macroinvertebrati bentonici degli ecosistemi acquatici montani*. BSc thesis, University of Pavia, 202 p.
- PÖRTNER H. 2001. — Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften* 88 (4): 137-146. <https://doi.org/10.1007/s001140100216>
- POTTIER G., DALIBARD M., LAFFAILLE P., BAILLAT B., BARBE F., BERRONEAU M., CALVEZ O., CAMPREDON F., DELMAS C., MASSARY J.-C. DE, GOUEDRANCHE K., LAPIERRE D., ROUX B. L.,

- MARTIN M., MURATET J., ROLLET S. & BARTHE L. 2021. — Systématique, biologie, écologie, répartition et statut de conservation du Calotriton des Pyrénées *Calotriton asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Urodela, Salamandridae) en France : vers un Plan national d'Actions. *Société herpétologique de France* 3: 1-124
- PRICE S. J., GARNER T. W. J., NICHOLS R. A., BALLOUX F., AYRES C., MORA-CABELLO DE ALBA A. & BOSCH J. 2014. — Collapse of amphibian communities due to an introduced ranavirus. *Current Biology* 24 (21): 2586-2591. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.09.028>
- PRICE S. J., ARIEL E., MACLAINE A., ROSA G. M., GRAY M. J., BRUNNER J. L. & GARNER T. W. J. 2017. — From fish to frogs and beyond: impact and host range of emergent ranaviruses. *Virology* 511: 272-279. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2017.08.001>
- PRÖBSTL-HAIDER U., HÖDL C., GINER K. & BORGWARDT F. 2021. — Climate change: Impacts on outdoor activities in the summer and shoulder seasons. *Journal of Outdoor Recreation and Tourism* 34: 100344. <https://doi.org/10.1016/j.jort.2020.100344>
- PRUD'HOMME F., BLANC F., GOUX N., OSORIO V., ROLLET S., VENTURA M. & JUPILLE O. 2020. — Biodiversité des lacs des Pyrénées: améliorer les connaissances pour une gestion conservatoire. *Dynamiques environnementales, Journal international de géosciences et de l'environnement* (45): 35-55. <https://doi.org/10.4000/dynenviron.3835>
- QUENEY P. 2004. — Liste taxonomique des Coléoptères « aquatiques » de la faune de France (avec leur répartition sommaire). *Le Coléoptériste* 7 (3) suppl.: 1-39. Mise à jour électronique 2011.
- RAGUÉ J.-C. & MULLER S. 2019. — Les herbiers amphibiens vivaces à Isoètes dans les lacs oligotrophes montagnards du Massif vosgien, état de conservation, observations et expérimentations récentes. *Naturae* 2019 (2): 59-79. <http://revuenaturae.fr/2019/2>
- RIBAUDO C., ANSCHUTZ P., ARTHAUD F., BARTOUT P., BERTRIN V., BOURGUETOU G., CABARET Y., CAILL-MILLY N., CASSOU C., DOUEZ O., DUPUY A., DUTARTRE A., FOURNIER L., GILLES-BON A., GUIBAUD G., HOFFMANN F., JAMONEAU A., LABAT F., LAPLACE-TREYTURE C., LEGUBE B., LETREUT H., MORIN S., PRUD'HOMME F., PRYET A., QUENAULT F., SOUBEYROUX J.-M., TAABNI M., THIEBAUT G., TISON-ROSEBERY J., TOUCHART L. & ZUAZO A. 2021. — *Les plans d'eau face aux changements climatiques*. AclimaTerra, Bordeaux, 56 p. (Cahier thématique ; 1).
- ROCHE B. & LOYE-PILOT M. D. 1989. — Eutrophisation récente d'un lac de montagne sans occupation humaine (lac de Bastiani, Corse): conséquence d'agents atmosphériques? *Revue des sciences de l'eau / Journal of Water Science* 2 (4): 681-707. <https://doi.org/10.7202/705049ar>
- ROCHE B. & MATTEI J. 1997. — Les espèces animales introduites dans les eaux douces de Corse. *Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture* 344-345: 233-239. <https://doi.org/10.1051/kmae:1997025>
- RODRIGUEZ J.-F. 2012. — Paysages de l'hydroélectricité et développement touristique dans les Pyrénées: de la ressource naturelle au patrimoine culturel. *Revue de géographie alpine* 100 (2): 1-17. <https://doi.org/10.4000/rga.1805>
- ROEX E., VETHAAK D., LESLIE H. & DE KREUK M. 2013. — *Potential Risk of Microplastics in the Fresh Water Environment*. STOWA Technical Report, Amersfoort, 9 p.
- ROGNERUD S., GRIMALT J. O., ROSSELAND B. O., FERNANDEZ P., HOFER R., LACKNER R., LAURITZEN B., LIEN L., MASSABUAU J. C. & RIBES A. 2002. — Mercury and Organochlorine Contamination in Brown Trout (*Salmo trutta*) and Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) from High Mountain Lakes in Europe and the Svalbard Archipelago. *Water, Air and Soil Pollution: Focus* 2 (2): 209-232. <https://doi.org/10.1023/A:1020110810195>
- ROGORA M., SOMASCHINI L., MARCHETTO A., MOSELLO R., TARTARI G. A. & PARO L. 2020. — Decadal trends in water chemistry of Alpine lakes in calcareous catchments driven by climate change. *Science of the Total Environment* 708: 135180. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135180>
- SANNIÉ C. 1953. — Les lacs des Pyrénées. *Bulletin Français de Pisciculture* 169: 133-149. <https://doi.org/10.1051/kmae:1953004>
- SCHERRER S. C., CEPPI P., CROCI-MASPOLI M. & APPENZELLER C. 2012. — Snow-albedo feedback and Swiss spring temperature trends. *Theoretical and Applied Climatology* 110 (4): 509-516. <https://doi.org/10.1007/s00704-012-0712-0>
- SCHINDLER D. E., KNAPP R. A. & LEAVITT P. R. 2001. — Alteration of nutrient cycles and algal production resulting from fish introductions intomountain lakes. *Ecosystems* 4 (4): 308-321. <https://doi.org/10.1007/s10021-001-0013-4>
- SCHIRPKE U., SCOLOZZI R., KIESSLING A. & TAPPEINER U. 2021. — Recreational ecosystem services of mountain lakes in the European Alps: preferences, visitor groups and management implications. *Journal of Outdoor Recreation and Tourism* 35: 100421. <https://doi.org/10.1016/j.jort.2021.100421>
- SCHIRPKE U., SCOLOZZI R. & TAPPEINER U. 2022. — Not too small to benefit society: insights into perceived cultural ecosystem services of mountain lakes in the European Alps. *Ecology and Society* 27 (6): 1-23. <https://doi.org/10.5751/ES-12987-270106>
- SCHMELLER D. S., URBACH D., BATES K., CATALAN J., COGĂLNICEANU D., FISHER M. C., FRIESEN J., FÜREDER L., GAUBE V., HAVER M., JACOBSEN D., LE ROUX G., LIN Y.-P., LOYAU A., MACHATE O., MAYER A., PALOMO I., PLUTZAR C., SENTENAC H., SOMMARUGA R., TIBERTI R. & RIPPLE W. J. 2022. — Scientists' warning of threats to mountains. *Science of the Total Environment* 853: 158611. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.158611>
- SENETRA A., DYNOWSKI P., CIEŚLAK I. & ŻRÓBEK-SOKOLNIK A. 2020. — An evaluation of the impact of hiking tourism on the ecological status of alpine lakes. A case study of the valley of Dolina Pięciu Stawów polskich in the Tatra mountains. *Sustainability* 12 (7): 2963. <https://doi.org/10.3390/su12072963>
- SIGHICELLI M., PIETRELLI L., LECCE F., IANNILLI V., FALCONIERI M., COSCIA L., DI VITO S., NUGLIO S. & ZAMPETTI G. 2018. — Microplastic pollution in the surface waters of Italian subalpine lakes. *Environmental Pollution* 236: 645-651. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.02.008>
- SIMONNEAU A., CHAPRON E., COURP T., TACHIKAWA K., LE ROUX G., GALOP D., GARCIA M., DESMET M. & BARD E. 2012. — Archives lacustres de l'évolution du climat et des activités humaines récentes dans les Pyrénées ariégeoises au cours de l'Holocène (Étang Majeur, vallée du Haut-Videssos, Pyrénées, France). *Sud-Ouest européen Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest* 33: 101-116. <https://doi.org/10.4000/soe.309>
- SOMMARUGA R. 2015. — When glaciers and ice sheets melt: consequences for planktonic organisms. *Journal of Plankton Research* 37 (3): 509-518. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv027>
- SOMMARUGA R., WÖGRATH S., KOINIG K. A., SCHMIDT R., SOMMARUGA R., TESSADRI R. & PSENNER R. 1997. — Temperature effects on the acidity of remote alpine lakes. *Nature* 387 (6628): 64-67. <https://doi.org/10.1038/387064a0>
- STEPHAN R., ERFURT M., TERZI S., ŽUN M., KRISTAN B., HASLINGER K. & STAHL K. 2021. — An inventory of Alpine drought impact reports to explore past droughts in a mountain region. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 21 (8): 2485-2501. <https://doi.org/10.5194/nhess-21-2485-2021>
- SUTELA T., ÄROVIITA J. & KETO A. 2013. — Assessing ecological status of regulated lakes with littoral macrophyte, macroinvertebrate and fish assemblages. *Ecological Indicators* 24: 185-192. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.06.015>
- THUILLER W., LAVOREL S., ARAÚJO M. B., SYKES M. T. & PRENTICE I. C. 2005. — Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (23): 8245-8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- TIBERTI R. & HARDENBERG A. VON 2012. — Impact of introduced fish on Common frog (*Rana temporaria*) close to its altitudinal limit in alpine lakes. *Amphibia-Reptilia* 33 (2): 303-307. <https://doi.org/10.1163/156853812X634044>

- TIBERTI R. & IACOBUIO R. 2013. — Does the fish presence influence the diurnal vertical distribution of zooplankton in high transparency lakes? *Hydrobiologia* 709 (1): 27-39. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1405-5>
- TIBERTI R. & MORI E. 2016. — Considerations on the vulnerability of the Eurasian water shrew *Neomys fodiens* to the presence of introduced brown trout *Salmo trutta*. *Biologia* 71 (6): 721-725. <https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0080>
- TIBERTI R., ROGORA M., TARTARI G. & CALLIERI C. 2014a. — Ecological impact of transhumance on the trophic state of alpine lakes in Gran Paradiso National Park. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 415 (5): 1-17. <https://doi.org/10.1051/kmae/2014030>
- TIBERTI R., HARDENBERG A. VON & BOGLIANI G. 2014b. — Ecological impact of introduced fish in high altitude lakes: a case of study from the European Alps. *Hydrobiologia* 724 (1): 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1696-1>
- TIBERTI R., BOGLIANI G., BRIGHENTI S., IACOBUIO R., LIAUTAUD K., ROLLA M., HARDENBERG A. VON & BASSANO B. 2019. — Recovery of high mountain Alpine lakes after the eradication of introduced brook trout *Salvelinus fontinalis* using non-chemical methods. *Biological Invasions* 21 (3): 875-894. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1867-0>
- TIBERTI R., BUSCAGLIA F., CALLIERI C., ROGORA M., TARTARI G. & SOMMARUGA R. 2020. — Food web complexity of high mountain lakes is largely affected by glacial retreat. *Ecosystems* 23 (5): 1093-1106. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00457-8>
- TORO M., GRANADOS I., RUBIO Á., CAMACHO A., SABAS I., VENTURA M. & MONTES C. 2020. — Response of the aquatic invertebrate community to the eradication of an exotic invasive fish 30 years after its introduction into an Iberian alpine lake. *Aquatic Sciences* 82 (55): 1-21. <https://doi.org/10.1007/s00027-020-00728-w>
- TOVAR-SÁNCHEZ A., SÁNCHEZ-QUILES D., BASTERRETxea G., BENEDE J. L., CHISVERT A., SALVADOR A., MORENO-GARRIDO I. & BLASCO J. 2013. — Sunscreen products as emerging pollutants to coastal waters. *PLoS ONE* 8 (6): e65451. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065451>
- VADEBONCOEUR Y., MCINTYRE P. B. & VANDER ZANDEN M. J. 2011. — Borders of biodiversity: life at the edge of the world's large lakes. *BioScience* 61 (7): 526-537. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.7.7>
- VAGNON C., POMERANZ J., LOHEAC B., VALLAT M., GUILLARD J., RAYMOND J.-C., SENTIS A. & FROSSARD V. 2023. — Changes in vertical and horizontal diversities mediated by the size structure of introduced fish collectively shape food-web stability. *Ecology Letters* 26 (10): 1752-1764. <https://doi.org/10.1111/ele.14290>
- VAN COLEN W., MOSQUERA P. V., HAMPEL H. & MUYLAERT K. 2018. — Link between cattle and the trophic status of tropical high mountain lakes in páramo grasslands in Ecuador. *Lakes & Reservoirs: Science, Policy and Management for Sustainable Use* 23 (4): 303-311. <https://doi.org/10.1111/lre.12237>
- VENTURA M., BUCHACA T., BUÑAY D., LARSEN T., PLA-RABES S., SABAS I., VILA-COSTA M. & MIRO A. 2016. — Efecto de la introducción de peces en la conservación de anfibios y crustáceos de lagos de alta montaña, in MINISTERIO DE MEDIO AMBIENTE Y MEDIO RURAL Y MARINO & ORGANISMO AUTÓNOMO PARQUES NACIONALES (ESPAÑA) (éds), *Proyectos de investigación en parques nacionales: convocatoria 2011-2014*. OAPN, Madrid: 215-230.
- VENTURA M., TIBERTI R., BUCHACA T., BUÑAY D., SABAS I. & MIRÓ A. 2017. — Why should we preserve fishless high mountain lakes?, in CATALAN J., NINOT J. & ANIZ M. (éds), *High mountain conservation in a changing world*. Springer, Cham: 181-205. https://doi.org/10.1007/978-3-319-55982-7_8
- VILANOVA R., FERNÁNDEZ P., MARTÍNEZ C. & GRIMALT J. O. 2001. — Organochlorine pollutants in remote mountain lake waters. *Journal of Environmental Quality* 30 (4): 1286-1295. <https://doi.org/10.2134/jeq2001.3041286x>
- VINEBROOKE R. D. & LEAVITT P. R. 1996. — Effects of ultraviolet radiation on periphyton in an alpine lake. *Limnology and Oceanography* 41 (5): 1035-1040. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.5.1035>
- VREDENBURG V. T., KNAPP R. A., TUNSTALL T. S. & BRIGGS C. J. 2010. — Dynamics of an emerging disease drive large-scale amphibian population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (21): 9689-9694. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914111107>
- WANTZEN K. M., ROTHHAUPT K.-O., MÖRTL M., CANTONATI M., TÓTH L. G. & FISCHER P. 2008. — Ecological effects of water-level fluctuations in lakes: an urgent issue, in WANTZEN K. M., ROTHHAUPT K.-O., MÖRTL M., CANTONATI M., TÓTH L. G. & FISCHER P. (éds.), *Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes*. Springer, Dordrecht: 1-4. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9192-6_1
- WECKSTRÖM K., WECKSTRÖM J., HUBER K., KAMENIK C., SCHMIDT R., SALVENMOSSER W., RIERADEVALL M., WEISSE T., PSENNER R. & KURMAYER R. 2016. — Impacts of climate warming on Alpine Lake Biota over the past decade. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 48 (2): 361-376. <https://doi.org/10.1657/AAAR0015-058>
- WILHELM B., ARNAUD F., SABATIER P., MAGAND O., CHAPRON E., COURP T., TACHIKAWA K., FANGET B., MALET E., PIGNOL C., BARD E. & DELANNOY J. J. 2013. — Palaeoflood activity and climate change over the last 1400 years recorded by lake sediments in the north-west European Alps. *Journal of Quaternary Science* 28 (2): 189-199. <https://doi.org/10.1002/jqs.2609>
- WOOLWAY R., KRAEMER B., LENTERS J., MERCHANT C., O'REILLY C. & SHARMA S. 2020. — Global lake responses to climate change. *Nature Reviews Earth & Environment* 1: 388-403. <https://doi.org/10.1038/s43017-020-0067-5>
- WU X., PAN J., LI M., LI Y., BARTLAM M. & WANG Y. 2019. — Selective enrichment of bacterial pathogens by microplastic biofilm. *Water Research* 165: 114979. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.114979>
- YANG Y., OK Y. S., KIM K.-H., KWON E. E., TSANG Y. F. 2017. — Occurrences and removal of pharmaceuticals and personal care products (PPCPs) in drinking water and water/sewage treatment plants: a review. *Science of the Total Environment* 596-597: 303-320. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.102>
- ZAHARESCU D. G., BURGHELEA C. I., HOODA P. S., LESTER R. N. & PALANCA-SOLER A. 2016. — Small lakes in big landscape: multi-scale drivers of littoral ecosystem in alpine lakes. *Science of the Total Environment* 551-552: 496-505. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.02.066>

Soumis le 16 octobre 2023;
 accepté le 8 avril 2025;
 publié le 26 novembre 2025.