

Inventaire des mollusques aquatiques dans les étangs et décapages de la Grande Cariçaie

Campagne 2025



Echantillonnage en cours dans le décapage Ost_07 de la réserve des Grèves d'Ostende, le 24 septembre 2025.



Association de la Grande Cariçaie
Chemin de la Cariçaie 3
1400 Cheseaux-Noréaz
Suisse

T +41 24 425 18 88
info@grande-caricaie.ch
www.grande-caricaie.ch

Rédaction

Sophie Marti, collaboratrice scientifique

Version 4 du 22 octobre 2026

Résumé

En 2025, l'Association de la Grande Cariçaie s'est attelée à inventorier les mollusques aquatiques parmi 28 plans d'eau répartis dans les différentes réserves naturelles qui composent la rive sud du lac de Neuchâtel. Ces 6 étangs naturels et 22 décapages ont été échantillonnés entre août et octobre 2025, totalisant plus de 4000 spécimens. Au total, ce sont 42 espèces de mollusques aquatiques (gastéropodes et bivalves) qui ont été recensées, dont 37 concernaient des individus vivants et cinq ont uniquement trouvés à l'état de coquilles anciennes. Quatre espèces sont nouvelles pour l'inventaire des mollusques de la Grande Cariçaie. Il s'agit de trois espèces menacées *Anisus vortex* (VU), *Bithynia leachii* (EN) et *Pisidium pseudosphaerium* (EN) et d'une espèce non-indigène, *Ferrissia californica*.

Les analyses de communautés effectuées ont révélé une différence de composition entre les plans d'eau permanents et les temporaires, sujets à un assèchement estival, pas de différence significative entre les étangs naturels et les décapages d'origine anthropique, et pas de différence selon les âges des décapages lorsque ceux-ci sont répartis en deux groupes d'âge. Les analyses de richesse et de diversité mettent en évidence trois variables environnementales, la surface de l'étang, le développement des rives, et le nombre de types de végétation présents. Elles ont toutes une influence positive à la fois sur la richesse spécifique et sur la diversité taxonomique. La variable d'âge des décapages ne ressort pas dans les meilleurs modèles statistiques lorsque toutes les espèces sont considérées. La répartition des espèces menacées montre cependant que celles-ci sont plus présentes dans les étangs naturels et les décapages de plus d'une quinzaine d'années, un signal intéressant qui indique que les creuses d'étangs permettent de créer des habitats complémentaires appropriés pour ces espèces, pour autant qu'elles aient le temps de les coloniser. Ces résultats esquissent ainsi quelques caractéristiques des plans d'eau favorables à ce groupe taxonomique et soulignent également l'importance des décapages, non seulement comme mesure de renouvellement des roselières, mais également pour leur création de milieux d'eaux libres, ce qui en fait un outil précieux pour les gestionnaires de zones humides.

Table des matières

1	Introduction	4
1.1	Les mollusques aquatiques	4
1.2	Contexte et état des connaissances	4
1.3	Espèces prioritaires	6
1.4	Objectifs	7
2	Méthodologie	7
2.1	Milieus échantillonnés	7
2.2	Unité d'échantillonnage	8
2.3	Plan d'échantillonnage	8
2.4	Protocole de terrain	9
2.5	Variables environnementales	11
2.6	Détermination des coquilles	12
2.7	Analyses statistiques	12
3	Résultats	14
3.1	Prélèvements	14
3.2	Liste d'espèces	15
3.3	Espèces menacées	18
3.4	Analyses des communautés	19
3.5	Analyse de la richesse et diversité	21
4	Discussion	23
4.1	Inventaire des espèces	23
4.2	Des étangs favorables aux mollusques	26
4.3	Perspectives de gestion	27
5	Conclusion	28

Annexes

ANNEXE 1	Liste, coordonnées et carte générale des stations
ANNEXE 2	Liste des individus frais
ANNEXE 3	Meilleurs modèles pour la richesse et diversité

1 INTRODUCTION

1.1 LES MOLLUSQUES AQUATIQUES

Les mollusques représentent l'un des embranchements les plus diversifiés du règne animal. Ils jouent un rôle discret mais essentiel dans les écosystèmes, comme maillon de la chaîne alimentaire mais également en tant qu'organisme décomposeur de matière organique. Présents dans presque tous les habitats, leur mobilité réduite en fait de très bons indicateurs de la qualité des milieux (Ruetschi et al. 2012). Séparés fonctionnellement entre terrestres et aquatiques, le niveau de connaissances varie considérablement entre ces deux groupes, et même d'une espèce à l'autre. La Suisse abrite 211 espèces terrestres, (gastéropodes : 176 escargots et 35 limaces) et 82 espèces aquatiques (47 gastéropodes et 35 bivalves) selon un état de juin 2025 (info fauna 2026). Les espèces aquatiques colonisent une grande variété de milieux puisqu'on les retrouve dans les sources et nappes souterraines, dans les cours d'eau et dans les eaux stagnantes tels que les lacs et les étangs (Ruetschi et al. 2012).

Au niveau continental, la situation s'avère critique pour de nombreuses espèces aquatiques puisque ce sont près de 21 % des bivalves d'eau douce et 45 % des gastéropodes aquatiques qui sont considérés comme menacés selon la Liste rouge européenne des mollusques non-marins (Cuttelod et al. 2011). Selon la mise à jour en cours de cette liste, la situation semble même avoir empiré, avec jusqu'à 47% des bivalves d'eau douce et 45% des gastéropodes d'eau douce qui sont dorénavant en danger (E. Neubert comm. pers.). Ces résultats font des mollusques aquatiques l'un des groupes les plus sensibles et menacés en Europe, soulignant ainsi le mauvais état des écosystèmes aquatiques du continent.

En Suisse, la dernière révision de la Liste rouge des mollusques (Ruetschi et al. 2012) a établi à 101 (41 %) le nombre d'espèces menacées parmi les 249 évaluées (terrestres et aquatiques), dont 29 (43 %) sur les 68 espèces évaluées d'escargots aquatiques et bivalves, ce qui rejoint le constat établi à l'échelle européenne. La majorité de ces espèces occupent les lacs et petits plans d'eau, dont l'état a empiré en Suisse lors des dernières décennies, particulièrement suite au drainage des surfaces marécageuses et au pic d'eutrophisation des années 1970 à 1980, qui a vu se dégrader grand nombre d'écosystèmes aquatiques de notre pays (Ruetschi et al. 2012). Ces dernières années, la situation actuelle est encore empirée par la concurrence des espèces invasives et les sécheresses à répétition (P. Stucki comm. pers.).

1.2 CONTEXTE ET ÉTAT DES CONNAISSANCES

1.2.1 La Grande Cariçaie

La Grande Cariçaie occupe l'ensemble de la Rive sud du lac de Neuchâtel et compte 9 réserves naturelles et zone protégées réparties sur les cantons de Vaud, Fribourg et Neuchâtel. C'est un écosystème jeune, né à la fin du XIX^{ème} siècle et gagné sur le lac à la suite de l'abaissement du niveau des trois lacs subjurassiens de près de 3 mètres. Cette première correction des eaux des trois lacs (1868-1891) visait principalement l'assèchement du Grand marais, vaste surface comprise entre les lacs de Bienne, Morat et Neuchâtel, au potentiel agricole évident. La colonisation de ces nouvelles surfaces riveraines par la végétation a principalement été conditionnée par les fluctuations du lac, par la nature et la topographie du substrat exondé.

Les 18 km² de zones alluviales terrestres, constituant actuellement les plus vastes surfaces de bas-marais de Suisse, s'étendent sur 40 km le long de la Rive sud du Lac de Neuchâtel en un long

cordon paysager relativement homogène, tant au niveau de sa géomorphologie qu'au niveau de l'organisation spatiale de ses milieux. Cet écosystème marécageux est limité vers l'arrière-pays par des forêts de pentes. Sur les parties les plus « basses », les prairies marécageuses peuvent être ordonnées grossièrement en trois grands groupes, discriminés en grande partie par les caractéristiques de leur régime hydrique : les prairies soumises à de courtes ou sporadiques inondations essentiellement hivernales et printanières (les prairies à petites laiches, à choin et à molinie), les prairies soumises à un battement de nappe privilégiant les inondations (les magnocariçaies), et les prairies soumises à une inondation permanente (les roselières). Ces différentes prairies sont parsemées d'une mosaïque de plans d'eau à divers stades de végétalisation.

La gestion de ce périmètre est assurée par l'Association de la Grande Cariçaie (AGC), qui s'assure de l'atteinte des objectifs conservatoires fixés pour les milieux et les espèces, planifie les travaux d'entretien nécessaires à la réalisation de ces objectifs et réalise les suivis floristiques et faunistiques permettant d'évaluer les effets des mesures réalisées. Le plan de gestion de la Grande Cariçaie est le document faîtier des activités de l'AGC qui lui permet de suivre et réaliser ses différents objectifs (Baudraz et al. 2024). L'un de ses cinq domaines, la « Connaissance du site » accueille le thème « C-BI – Inventaire des espèces » qui se découpe en plusieurs actions, dont celle qui est d'intérêt pour ce rapport, « C-BI-MOL – Inventaire des mollusques » (Baudraz et al. in prep).

1.2.2 Historique des recherches sur les mollusques aquatiques

Les gastéropodes aquatiques des étangs intérieurs de la Grande Cariçaie ont été étudiés à l'occasion de plusieurs campagnes d'échantillonnage en 1997, 2006 et 2010. Les bivalves et micro-bivalves n'ont quant à eux pas fait l'objet d'étude spécifique à ce jour.

Thèse de doctorat de Céline Antoine (1997-2002)

Dans le cadre de cette thèse, neuf plans d'eau ont été échantillonnés en juillet 1997 : trois dans les Grèves de Cheseaux et six dans la Baie d'Yvonand (Antoine 2002). Pour chaque étang, entre 6 et 15 prélèvements ont été effectués, selon une formule relative à la surface, qui a été reprise par la méthode PLOCH (Oertli et al. 2000). Ces échantillons ont été effectués à l'aide d'un filet de 50x50cm et ont été fixés en alcool sur le terrain, avant que les coquilles n'en soient extraites lors d'un tri effectué au laboratoire. Les prélèvements ont été stratifiés selon 3 catégories d'habitat : hélophytes, hydrophytes et sédiments sans végétation. Aucun individu vivant n'a été trouvé dans les sédiments sans végétation, ce qui milite en faveur d'un échantillonnage sélectif vers les secteurs de plan d'eau végétalisés. Dans ces prélèvements, 18 espèces d'aquatiques ainsi que 3 espèces terrestres abondantes et fortement hygrophiles (*Vertigo antivertigo*, *V. moulinsiana* et *Carychium minimum*) ont été recensées. Malgré plusieurs sollicitations effectuées à l'époque, certaines coquilles d'espèces rares et prioritaires n'ont jamais été transmises à info fauna pour vérification et ne sont donc à ce jour toujours pas considérées comme validées.

Travail de bachelor d'Emilie Sandoz (2006)

Dans le cadre de ce travail de diplôme, une comparaison entre la méthode PLOCH et la méthode NPS (méthode britannique) a été effectuée (Sandoz 2006). En juillet 2006, des prélèvements ont été réalisés selon les deux méthodes dans un même plan d'eau de la réserve de Cheyres durant la même journée. Au total 8 espèces ont été inventoriées à cette occasion, 7 par chacune des deux méthodes (6 espèces en commun, ainsi qu'*Acroloxus lacustris* qui n'a été trouvé que par la méthode PLOCH et *Bathyomphylus contortus* que par la méthode NPS). Aucune espèce prioritaire n'a été trouvée. Une abondance légèrement plus élevée avec la méthode NPS a été trouvée, bien que l'écart ne fût pas significatif. Malgré quelques différences méthodologiques (nombre et

emplacements des prélèvements au sein du plan d'eau, taille du cadre et des mailles du filet, tri réalisé sur place sur du matériel vivant pour l'une des méthodes ou en laboratoire sur du matériel fixé dans l'alcool pour l'autre), les deux méthodes semblent satisfaisantes et équivalentes pour échantillonner de manière représentative la richesse spécifique des gastéropodes aquatiques.

Pointages complémentaires (2010)

Quelques pointages ont été effectués dans 5 décapages répartis sur la Rive sud entre le printemps et l'été 2010. Au total, 17 espèces de gastéropodes aquatiques ont été trouvées, entre 6 et 10 espèces par plan d'eau, dont plusieurs espèces menacées telles que *Gyraulus acronicus*, *Segmentina nitida*, *Valvata macrostoma* et *V. studeri*. La méthodologie utilisée était une variante combinant les méthodes susmentionnées, où l'échantillonnage a été effectué avec un système de passoire renforcée, de la même manière qu'un troubleau, et le tri a eu lieu sur place sur du matériel vivant.

1.3 ESPÈCES PRIORITAIRES

Grâce aux différents travaux menés au fil des années et aux visites de terrain successives de malacologues, l'inventaire des mollusques aquatiques de la Grande Cariçaie a pu s'étoffer de diverses observations, dont un certain nombre concernant des espèces menacées et presque menacées selon Ruetschi et al. (2012), qui sont pour certaines également des espèces prioritaires au niveau national selon l'OFEV (2025). Elles sont rassemblées dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Espèces menacées et presque menacées présentes dans les réserves naturelles de la Grande Cariçaie, avec leur statut Liste rouge (Ruetschi et al. 2012), le niveau d'action pour la Suisse selon OFEV 2025 (LF = conservation des habitats, GL = Utilisation respectueuse de la biodiversité sur l'ensemble du territoire), leur priorité AGC selon Baudraz et al. (in prep), ainsi que l'année de la dernière donnée.

Groupe	Espèce	Statut LR	Niveau d'action CH	Priorité AGC	Dernière donnée Grande Cariçaie:
Gastéropode	<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	NT			2023
Gastéropode	<i>Gyraulus acronicus</i> (A.Férussac, 1807)	EN	GL	0	2010
Gastéropode	<i>Gyraulus crista</i> (Linnaeus, 1758)	NT			2021
Gastéropode	<i>Gyraulus laevis</i> (Alder, 1838)	VU	GL	0	1999
Gastéropode	<i>Segmentina nitida</i> (O.F. Müller, 1774)	VU	GL	3	2010
Gastéropode	<i>Valvata macrostoma</i> Mörch, 1864	EN		2	2017
Gastéropode	<i>Valvata studeri</i> Boeters & Falkner, 1998	EN		0	2010
Bivalve	<i>Anodonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)	VU	GL	3	2023
Bivalve	<i>Pisidium amnicum</i> (O.F.Müller, 1774)	NT			2010
Bivalve	<i>Pisidium obtusale</i> (Lamarck, 1818)	NT			2010
Bivalve	<i>Pisidium supinum</i> A. Schmidt, 1851	NT			1999
Bivalve	<i>Pisidium tenuilineatum</i> Stelfox, 1918	VU	LF	3	2004

Selon l'action « C-BI-MOL - Inventaire des mollusques » du Plan de gestion de la Grande Cariçaie (Baudraz et al. in prep), des actions d'inventaire sont répétées tous les 10 à 12 ans pour compléter les connaissances des mollusques terrestres et aquatiques, de manière coordonnée avec les efforts nationaux d'acquisition de connaissance comme la révision des Listes rouges.

1.4 OBJECTIFS

Inventaire et faunistique

Les connaissances de la distribution sur la Rive sud de la majeure partie des espèces prioritaires sont très lacunaires. Pour plusieurs d'entre elles, les échantillons de 2010 constituent les dernières données disponibles. Il s'avère donc nécessaire de réaliser une campagne d'envergure pour compléter et mettre à jour les connaissances de ces espèces discrètes. De plus, ces données s'inscrivent temporellement dans la phase terminale d'acquisition de données pour la mise à jour de la liste rouge nationale, dont le travail de terrain a eu lieu dans toute la Suisse entre 2021 et 2025, et seront ainsi prises en compte pour la révision des statuts de menace.

- ⇒ Objectif 1 : Compléter la liste des espèces de mollusques aquatiques présentes dans les plans d'eau intérieurs de la Grande Cariçaie, ainsi que leur distribution globale sur la Rive sud.

Gestion et entretien

L'échantillonnage a été pensé de manière à pouvoir analyser les communautés de mollusques en fonction de l'âge des plans d'eau d'origine anthropique. Cette méthode d'entretien consiste à retirer la couche organique des roselières terrestres, ce qui crée à la fois un nouveau plan d'eau et permet de favoriser le renouvellement des roselières. Au fil des ans et des essais, elle n'est actuellement appliquée qu'aux roselières monospécifiques, bien que des décapages aient pu être creusés de façon ciblée dans d'autres types de prairies humides par le passé (Baudraz et al. 2024). Plusieurs autres groupes, notamment les coléoptères aquatiques, ont déjà fait l'objet d'études similaires et montrent une différence de composition des communautés d'espèces selon la maturité du plan d'eau (Knoblauch & Gander 2019). Qu'en est-il pour les mollusques ?

- ⇒ Objectif 2 : Comparer la richesse, la diversité et les assemblages d'espèces en fonction de l'âge des décapages et du type de plan d'eau (décapage ou étang naturel), dans le but d'évaluer le rythme de création et de recommander d'éventuelles adaptations futures.

2 MÉTHODOLOGIE

Les principaux éléments méthodologiques présentés à la suite ont été repris du protocole rédigé préalablement à la saison de terrain (Marti 2025).

2.1 MILIEUX ÉCHANTILLONNÉS

Les plans d'eau prospectés dans le cadre de cet inventaire se trouvent dans l'ensemble des prairies humides de la Grande Cariçaie et sont soit d'origine naturelle (Figure 1), soit anthropique. Dans ce dernier cas, ils ont été créés par décapage de l'horizon organique dans un but de régénération des roselières terrestres. Ces interventions ont eu lieu dans la Grande Cariçaie depuis les années 1990 et ont fait l'objet d'une planification dès 2006 avec une sélection de surfaces à décapier et l'élaboration d'un calendrier d'intervention dans le but de répartir spatio-temporellement ces surfaces (Baudraz et al. 2024). Ces travaux sont généralement effectués au gré des opportunités, notamment financières. De 1992 à fin 2025, ce sont environ 26 hectares de roselière intérieure qui ont été traités par décapage. Les étangs issus de ces travaux ont des profondeurs et des taux

d'inondations variables, et peuvent appartenir à différents types de milieux (*Nymphaeion*, *Lemnion*, *Charion*, étang peu/non végétalisé). A la suite de l'intervention de décapage ils se végétalisent à des vitesses différentes selon les cas, une variabilité qui semble liée aux conditions locales de substrat, de profondeur d'eau et d'assèchement estival mais qui n'a pu être précisément caractérisée jusqu'à présent.

2.2 UNITÉ D'ÉCHANTILLONNAGE

L'unité d'échantillonnage principale est le plan d'eau et sera dans la suite de ce document appelé « station ». A l'intérieur de chaque station, un nombre **n** d'échantillons ont été prélevés – dans la suite de document, ils seront appelés « prélèvements ». Tel que recommandé par Oertli et al. (2000), ce nombre est fonction de la surface du plan d'eau en m², selon la formule suivante :

$$n = 1 + (0.885 * (2^{\log(\text{surface})}))$$

Dans les petits étangs (< 400 m²), le nombre minimum est de 6 prélèvements, tel que préconisé par Oertli et al. (2000).



Figure 1 : Echantillonnage dans l'étang naturel bien végétalisé de la réserve des Grèves d'Ostende (Code station = Ost_16)

2.3 PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Dans l'optique de pouvoir comparer les communautés de mollusques aquatiques entre les étangs naturels et les décapages, et entre les décapages selon un gradient d'âge, une sélection de 28 plans d'eau diversifiés et répartis le long des 45 kilomètres de rive entre Grandson (VD) et la Tène (NE), a été effectuée. Celle-ci est succinctement présentée dans le Tableau 2. Le détail des stations et le plan de situation général se trouvent en Annexe 1.

Tableau 2 : Répartition des 28 plans d'eau échantillonnés au sein des 9 zones et réserves naturelles et en fonction des années de réalisation des décapages (de 1992 à 2023). L'indication « Naturel » indique des plans d'eau d'origine naturelle et non anthropique.

	Vernes	Cheseaux	Yvonand	Cheyres	Corbière	Ostende	Motte	Cudrefin	Tène	Total
1992				1						1
1998				1						1
2006					1					1
2007		1	1							2
2008		1	1	1						3
2009		1		1						2
2010						2				2
2013				1						1
2015								2		2
2016						1				1
2017							1			1
2018									1	1
2019	1									1
2020						1				1
2021				1						1
2023				1						1
Naturel		2	1			2	1			6
Total	1	5	3	7	1	6	2	2	1	28

2.4 PROTOCOLE DE TERRAIN

Au vu des constats établis par Antoine (2002) et les précédents prélèvements décrits au point 1.2 de ce rapport, seuls les habitats végétalisés ont été échantillonnés. Les n prélèvements de chaque plan d'eau ont ainsi été distribués de manière relativement proportionnelle au recouvrement de chaque habitat végétalisé présent. Entre la moitié et les deux tiers des prélèvements ont été effectués dans les interfaces eau-terre, et le reste des prélèvements a été placé en pleine eau, généralement à proximité ou en présence d'herbiers aquatiques, d'utriculaires, de nénuphars, etc.

Pour chaque prélèvement, des mouvements de va-et-vient énergiques et rapides dans toutes les dimensions horizontales et verticales de l'habitat sont effectués durant 30 secondes à l'aide d'une épuisette standardisée dont l'ouverture mesure 15x15 cm et la taille de maille est de 1 mm. L'objectif est d'obtenir au maximum 1 litre de matériel récolté brut, de la même manière que décrit par la méthode IBEM (Figure 2 ; Indermuehle et al. 2008).



Figure 2 : Colin Jaunin en train d'échantillonner dans le décapage Ost_14, le 10 septembre 2025.

Dans chaque étang, un prélèvement supplémentaire a été effectué dans un secteur non végétalisé directement dans la vase, à l'aide d'un filet SURBER avec un maillage de 500 µm.

Le tri a été systématiquement effectué sur le terrain en déversant immédiatement le matériel récolté dans un bac (Figure 3). Ne sont gardées que les coquilles qui ont été séparées à vue et fixées dans de l'alcool à 70%. Chaque prélèvement a été stocké de manière individuelle et étiqueté de manière à garder un suivi précis (avec le nom de la station et un numéro de prélèvement).

Les espèces de plus grande taille ont été systématiquement déterminées sur le terrain. Lorsqu'elles étaient trouvées lors du prélèvement, ces données ont été attribuées au numéro de prélèvement correspondant. Lorsqu'il s'agissait d'observations opportunistes effectuées en dehors des prélèvements ces données n'ont été rattachées qu'à la station sans précision de prélèvement. L'objectif étant qu'ils puissent venir enrichir dans tous les cas la liste d'espèce par station et, lorsque c'était le cas, par prélèvement. Ces différents spécimens de plus grande taille n'ont été collectés que lorsqu'il existait un doute sur leur identification. Lorsque l'espèce était présente, un spécimen de *Stagnicola* cf. *corvus* par étang a été collecté et fixé dans l'alcool, pour d'éventuelles analyses génétiques ultérieures.



Figure 3 : Gaël Pétremand, Colin Jaunin et Matteo Saino Calabretta en cours de tri directement sur place, dans l'étang naturel Ost_16 dans la réserve naturelle des Grèves d'Ostende, le 10 septembre 2025.

2.5 VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

Quelques variables environnementales ont été prises directement sur le terrain soit, pour chaque prélèvement, soit pour chaque plan d'eau, à l'aide d'un projet Qfieldcloud (Tableau 3). D'autres ont été obtenues via un SIG (QGIS, Dawson et al. 2026).

Tableau 3 : Variables utilisées dans les analyses.

Nom	Echelle	Unité	Description
Végétation présente	Prélèvement	P/A	Végétation présente parmi les suivantes : <i>Phragmites</i> , <i>Carex</i> , <i>Nuphar</i> , <i>Utricularia</i> , <i>Hydrocharis</i> , <i>Myriophyllum</i> , <i>Typha</i> , <i>Cladium</i> , <i>Najas</i> , <i>Potamogeton</i> , pas de végétation
Type	Plan d'eau	Etang naturel ou décapage	
Âge	Plan d'eau	Année	Nombre d'années depuis la réalisation du décapage.
Type d'inondation	Plan d'eau	Permanent ou temporaire	
Surface	Plan d'eau	m ²	Surface calculée sur SIG
Longueur des rives	Plan d'eau	m	Périmètre du plan d'eau calculé sur SIG
Développement des rives	Plan d'eau	$D = \frac{L}{2 * \sqrt{\pi * S}}$ où L = longueur des rives (m), S = surface du plan d'eau (m ²)	

Type d'inondation

Le type d'inondation (étang permanent ou temporaire) a été défini selon la probabilité d'assèchement du plan d'eau en période estivale dans des conditions météorologiques de température et pluviométrie « habituelles ». En fonction notamment de leur profondeur d'eau, certains plans d'eau sont en effet sujets à un assèchement par évaporation ayant lieu pendant une période plus ou moins prolongée au mois de juillet et d'août. Les catégories « permanent » et « temporaire » ont été attribuées aux différentes stations selon la fréquence d'assèchement observées pour ces stations lors des dernières années.

Âge réel et âge corrigé

Pour l'âge deux variantes ont été systématiquement testées. La première est l'âge réel, soit le nombre d'années depuis la réalisation du décapage. Ceux-ci ayant tous été réalisés en hiver l'année de réalisation a été fixée au début de l'hiver (exemple : planifié en 2010, creusé en février 2011, l'année de création considérée pour le calcul de son âge est 2010, soit 15 ans).

Cependant six décapages se trouvent dans une situation qui nécessite un traitement particulier de ce qui peut être considéré comme leur « âge ». En effet deux d'entre eux ont été creusés de manière à agrandir un étang naturel. Dans trois autres cas ils agrandissent des décapages réalisés plusieurs années auparavant. Le dernier est quant à lui directement en lien avec les eaux du lac. Dans ces différents cas de figure, le transfert d'organismes dans la nouvelle partie creusée pouvant se faire directement, il n'y a donc pas de véritable colonisation influencée par l'âge de creuse. Un « âge modifié » leur a donc été attribué : (voir Annexe 1B) soit le même âge que celui des étangs naturels (voir 2.7 sous « Analyses de la richesse et diversité » pour le raisonnement), soit l'âge du décapage initial. Les analyses liées à l'âge ont également été testées avec cette version corrigée.

2.6 DÉTERMINATION DES COQUILLES

Chaque coquille a été déterminée à l'espèce par l'auteure de ce rapport à l'aide des clés spécialisées (Hausser 2005, Bichain et al. 2017, Umbrecht & Bichain 2017, Bochud & Neubert 2018). Les vérifications ont été effectuées par Pascal Stucki (Aquabug), hydrobiologiste et expert en mollusques aquatiques. Ce dernier ainsi que Nigel Thew ont été chargés de la détermination des micro-bivalves.

Les coquilles récoltées durant cet inventaire ont été déposées pour les gastéropodes au Musée d'histoire naturelle de Fribourg (MHNF) et pour les bivalves au Muséum d'histoire naturelle de Neuchâtel (MHNN). Quelques spécimens ont été gardés pour enrichir la collection de référence de l'AGC ainsi que les collections personnelles de Pascal Stucki et de l'auteure de ce rapport.

2.7 ANALYSES STATISTIQUES

Seuls les individus frais ont été utilisés pour les modélisations et analyses de communautés et d'habitat. Par individus frais on entend l'ensemble des individus vivants et des coquilles vides fraîches, en excluant les coquilles lessivées et fossiles.

Toutes les analyses ont été réalisées dans R (R Development Core Team 2025). Toutes les moyennes ont été calculées avec leur écart-type (moyenne $\pm$ écart type) et le seuil significatif a été fixé à $p = 0.05$ sauf mention contraire.

Evaluation du nombre de prélèvements

Le nombre de répliques nécessaires pour obtenir la totalité des espèces présentes a été testé en effectuant un tirage aléatoire sans remise de n répliques parmi l'ensemble des prélèvements effectués. La richesse spécifique d'une station constituée de ces n répliques a été calculée et cette procédure répétée durant 1000 simulations. Le résultat est ensuite représenté graphiquement et l'interprétation facilitée en y ajoutant une courbe de régression de type « loess ».

Analyses des communautés

L'analyse des communautés de mollusques a été réalisée au moyen du package *vegan* version 2.7-2 (Oksanen et al. 2025). Pour ces analyses seuls 27 plans d'eau ont été considérés puisque le décapage Chey_04 ne comptait aucun individu frais. Afin de déceler d'éventuelles différences entre les différentes communautés des plans d'eau, trois types de séparation entre communautés ont été explorées : i) selon leur assèchement potentiel en été, par la suite appelé type d'inondation, ii) selon leur origine (naturelle ou anthropique) et iii) pour les 21 décapages considérés selon leur âge.

Pour les analyses de communautés selon l'âge (âge réel et âge modifié), les 21 décapages ont été séparés en deux groupes avec d'une part les décapages réalisés entre 1992 et 2012 ($n=11$) et d'autre part ceux réalisés entre 2013 et 2023 ($n=10$). Pour chaque communauté obtenue la richesse spécifique moyenne, la diversité moyenne ainsi que le positionnement le long de deux axes (ordination) résumant la variation dans les communautés ont été calculés. Finalement les espèces contribuant à la séparation entre les différentes communautés ont été identifiées. Les détails de ces analyses sont présentés ci-dessous.

Les trois types de séparation entre communautés sur lequel se sont portées les analyses est le type d'inondation du plan d'eau (plan d'eau temporaire ou permanent), l'origine du plan d'eau (naturel ou décapage) et le groupe d'âge pour les 21 décapages d'origine anthropique. La richesse spécifique moyenne et la diversité moyenne selon l'indice de Shannon des différentes communautés ont été testées au moyen d'ANOVA univariées afin de détecter s'il y avait une différence entre les différentes communautés. La similarité dans la composition des communautés a ensuite été testée au moyen de la fonction *adonis2*, permettant d'identifier au moyen d'une ANOVA si les deux communautés étaient différentes. Les communautés ont ensuite été résumées dans un positionnement dimensionnel non-métrique (NMDS). La visualisation des deux premières dimensions a été réalisée via la projection des différents sites et une ellipse représentant les 95 % d'intervalle de confiance autour de la moyenne. Cette visualisation a permis de voir dans quel sens et en quelle mesure les communautés différaient les unes des autres, en plus de visualiser leur variabilité. Cette variabilité a également été testée à l'aide des fonctions *betadisper* et *permutest* du package *vegan*. Finalement, afin d'identifier les espèces contribuant à la séparation entre les différentes communautés, une analyse d'espèces indicatrices selon l'indice IndVal.g (Cáceres & Legendre 2009) a été effectuée à l'aide de la fonction *multipatt* du package *indicspecies* (Cáceres et al. 2025), avec un nombre de permutations fixée à 9999. Cet indice combine la spécificité (A, proportion des occurrences de l'espèce appartenant à ce groupe) et la fidélité (B, probabilité qu'une espèce soit observée dans un groupe donné lorsqu'elle est présente).

Analyses de la richesse et diversité

Dans le but de comprendre quelles variables pouvaient expliquer le mieux la richesse spécifique et la diversité des espèces trouvées, une sélection a été réalisée à partir d'un modèle global. Les différentes variables du meilleur modèle ont ensuite été représentées graphiquement pour permettre une comparaison visuelle de leur effet.

L'un des prérequis de cette analyse est qu'une valeur soit associée à chacune des variables étudiées pour chacun des plans d'eau. Pour pouvoir tous les incorporer il a donc été nécessaire de définir un âge pour les étangs naturels. Celui-ci a été fixé à 52 ans, plaçant leur « création » à 1973, soit à la fin de la 2^{ème} CEJ. Cet âge, bien qu'arbitraire, est cependant réaliste dans notre cas puisqu'il permet d'offrir aux espèces « suffisamment » de temps pour coloniser l'étang et qu'il n'est utilisé qu'en comparaison des périodes bien plus récentes auxquelles les décapages ont été réalisés.

Pour chaque prélèvement, une végétation dominante a été choisie parmi 10 types de végétation (*Phragmite*, *Carex*, *Nuphar*, *Utricularia*, *Hydrocharis*, *Myriophyllum*, *Typha*, *Cladium*, *Najas*, *Potamogeton*) et les autres végétations présentes ont été mentionnées en commentaire. Les données des prélèvements d'un même étang ont ensuite été agglomérées pour obtenir des données de présence-absence de chacun de ces types à l'échelle du plan d'eau, ainsi qu'une variable « Nombre de types de végétation présents dans le plan d'eau ».

Avant les analyses les corrélations mutuelles des variables environnementales ont été vérifiées. La longueur de rive et le développement des rives présentant logiquement une forte corrélation, puisque la deuxième est fonction de la première, seul le développement des rives a été utilisé par la suite. Les autres variables incluses sont la surface (avec son terme quadratique et cubique), l'âge réel ou l'âge corrigé (avec leur terme quadratique et cubique), l'inondation-type (permanent ou temporaire), sa nature (naturel ou décapage) et le nombre de types de végétation présents. Les détails de ces analyses sont présentés ci-dessous.

Pour la richesse spécifique, un modèle linéaire généralisé (GLM) binomial négatif a été ajusté avec les variables suivantes : le développement des rives, la surface du plan d'eau (avec son terme quadratique et cubique), l'âge réel ou l'âge corrigé (avec leur terme quadratique et cubique), l'inondation-type (permanent ou temporaire), sa nature (naturel ou décapage) et le nombre de types de végétation présents. Parmi ces dernières, les variables quantitatives ont été z-transformées. Pour la diversité, la variable réponse utilisée est l'indice de Shannon et c'est un modèle linéaire (LM) global qui a cette fois été ajusté avec les mêmes variables que pour la richesse spécifique.

Dans les deux cas, une procédure de sélection automatique à l'aide de la fonction *dredge* du package *MuMin* (Barton & Barton 2015) a permis de retenir le meilleur modèle parmi les modèles présentant un $\Delta AICc < 2$. Les variables retenues de ces deux procédures ont été illustrées graphiquement à l'aide des plots les plus adéquats pour leur nature. Les variables ont été représentées de manière à montrer l'effet prédit par le meilleur modèle sur la variable réponse, les autres variables étant maintenues constantes.

3 RÉSULTATS

3.1 PRÉLÈVEMENTS

Les 28 étangs et décapages ont été visités entre le 6 août et le 8 octobre 2025 sur 15 journées ou demi-journées de terrain avec en général deux collaborateurs·trices, parfois trois, rarement une personne seule et exceptionnellement une équipe de quatre.

Un nombre total de 329 prélèvements a été effectué portant le nombre moyen ($\pm$ écart-type) de prélèvement par étang à 11.75 ($\pm$ 3.64), détaillés dans l'Annexe 1. Dans deux cas le nombre de prélèvements théoriques calculé pour la surface du plan d'eau a été réduit sur le terrain. Il s'agit du décapage Ver_02, encore partiellement asséché lors de la visite effectuée le 17 septembre, où

seulement deux échantillons ont été effectués. Le deuxième cas est celui du décapage Chey_04 où les cinq premiers échantillons réalisés n'ont permis de trouver aucun mollusque vivant ou coquille fraîche mais uniquement quelques coquilles fossiles. Compte tenu de ce résultat il a semblé plus judicieux de concentrer les efforts sur les autres plans d'eau.

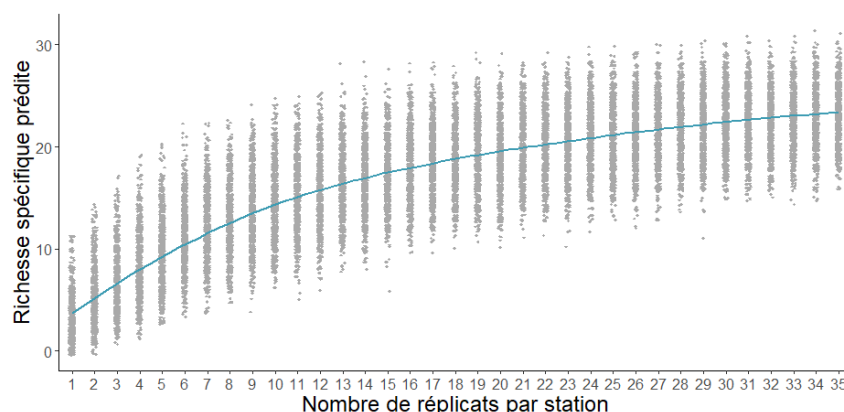


Figure 4 : Richesse spécifique attendue en fonction du nombre de répliquats échantillonnés par station, en considérant tous les gastéropodes aquatiques et bivalves frais et vivants, avec 1000 répétitions.

Les résultats des simulations effectuées sur les données des gastéropodes aquatiques et bivalves frais et vivants des 329 prélèvements montrent que le plateau d'accumulation des espèces n'a probablement été atteint pour aucune station (Figure 4) puisque le nombre maximum de prélèvements effectués dans un plan d'eau est de 17. Le nombre moyen de 11 prélèvements par étang correspond à une richesse spécifique moyenne d'environ 15 espèces, ce qui représente environ les deux tiers de la richesse spécifique moyenne « maximale » (environ 22 espèces) en fournissant seulement un tiers de l'effort « maximal » (environ 35 prélèvements).

3.2 LISTE D'ESPÈCES

Les 329 prélèvements effectués ont rapporté un total de 2766 coquilles collectées auxquels s'ajoutent 408 observations (de 1441 individus) faites sur le terrain totalisant un nombre de 4175 spécimens inventoriés. Le tableau 4 présente la liste complète des 42 espèces aquatiques et 11 espèces terrestres trouvées durant l'inventaire indépendamment de l'état de conservation des coquilles (individus vivants, coquilles vides fraîches, coquilles lessivées et fossiles).

En Annexe 2 se trouve le tableau du total des individus frais (vivants et coquilles vides fraîches) des espèces aquatiques qui sont les données utilisées dans la suite des analyses. Celles-ci représentent 86.9% des gastéropodes aquatiques et 90.4% des bivalves. Cinq espèces de *Pisidium* qui n'ont été trouvées qu'à l'état fossile ont été soustraites de la liste d'espèces aquatiques qui totalise ainsi 37 espèces. Il s'agit de *P. amnicum*, *P. casertanum ponderosum*, *P. henslowanum*, *P. hibernicum* et *P. moitessierianum*.

Tableau 4 : Nombres de coquilles observées et collectées dans les différentes zones et réserves naturelles (1 = Bois des Vernes et Tuileries, 2 = Grèves de Cheseaux, 3 = Baie d'Yvonand, 4 = Réserve de Cheyres, 5 = Grèves de la Corbière, 6 = Grèves d'Ostende, 7 = Grèves de la Motte, 8 = Réserve de Cudrefin, 9 = Réserve du Fanel neuchâtelois). La colonne LR représente le statut liste rouge au niveau national (Ruetschi et al. 2012). La colonne priorité est le degré de priorité de l'espèce pour l'AGC (Baudraz et al. in prep).

Espèces	LR	Priorité	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
Gastéropodes aquatiques			72	484	194	762	30	541	112	638	267	3100
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)			0	16	12	25	3	22	1	8	16	103
<i>Anisus leucostoma</i> (Millet, 1813)			0	0	0	0	0	4	0	3	0	7
<i>Anisus vortex</i> (Linnaeus, 1758)	VU	3	11	34	0	4	0	0	0	0	5	54
<i>Anisus</i> sp. (juv.)			0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	NT		1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Bithynia leachii</i> (Sheppard, 1823)	EN	3	0	0	0	0	0	0	0	0	10	10
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)			0	42	54	72	2	28	1	47	15	261
<i>Ferrissia californica</i> (Rowell, 1863)	NE		0	47	24	20	8	73	30	2	4	208
<i>Galba truncatula</i> (O.F.Müller, 1774)			0	0	0	4	0	10	0	0	0	14
<i>Gyraulus albus</i> (O.F.Müller, 1774)			0	12	9	3	0	32	1	0	4	61
<i>Gyraulus crista</i> (Linnaeus, 1758)	NT		0	6	4	18	0	14	2	0	1	45
<i>Gyraulus laevis/parvus</i>			0	113	0	60	0	189	5	68	8	443
<i>Hippeutis complanatus</i> (Linnaeus, 1758)			0	35	5	38	3	16	1	0	81	179
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)			3	20	2	4	2	9	6	6	0	52
<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	NE		6	71	33	288	5	50	7	438	18	916
<i>Planorbarius corneus</i> (Linnaeus, 1758)			34	20	15	5	5	13	27	19	24	162
<i>Planorbis carinatus</i> O.F. Müller, 1774			4	9	16	39	0	3	4	2	8	85
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)			8	0	5	3	1	7	10	0	0	34
<i>Planorbis</i> sp. (juv.)			0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Radix auricularia</i> (Linnaeus, 1758)			0	5	0	1	0	3	0	0	0	9
<i>Radix balthica</i> (Linnaeus, 1758)			0	1	9	2	0	9	0	11	0	32
<i>Radix labiata</i> (Rossmässler, 1835)			0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Segmentina nitida</i> (O.F. Müller, 1774)	VU	3	0	7	0	0	0	0	0	0	21	28
<i>Stagnicola cf. corvus</i>			5	3	5	10	1	18	12	11	0	65
<i>Valvata cristata</i> O. F. Müller, 1774			0	22	1	156	0	40	5	23	51	298
<i>Valvata macrostoma</i> Mörch, 1864	EN	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Valvata piscinalis</i> (O.F. Müller, 1774)			0	19	0	7	0	0	0	0	1	27
<i>Valvata</i> sp.			0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
Bivalves			0	111	29	631	11	152	26	5	27	992
<i>Anodonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)	VU	3	0	30	0	2	0	1	0	0	0	33
<i>Anodonta cygnea</i> (Linnaeus, 1758)			0	3	8	49	3	1	0	0	0	64
<i>Corbicula fluminea</i> (O.F. Müller, 1774)	NE		0	3	0	8	6	4	0	0	0	21
<i>Musculium lacustre</i> (O.F.Müller, 1774)			0	7	1	36	0	4	0	1	2	51
<i>Pisidium amnicum</i> (O.F.Müller, 1774)	NT		0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pisidium casertanum</i> (poli, 1791)			0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Espèces	LR	Priorité	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
<i>Pisidium casertanum ponderosum</i> Stelfox, 1918			0	2	0	1	0	1	0	0	0	4
<i>Pisidium henslowanum</i> (Sheppard, 1823)			0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pisidium hibernicum</i> Westerlund, 1894	NT		0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pisidium milium</i> Held, 1836			0	3	2	57	0	5	1	0	8	76
<i>Pisidium moitessierianum</i> Paladilhe, 1866			0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
<i>Pisidium nitidum</i> Jenyns, 1832			0	0	1	78	0	0	0	0	0	79
<i>Pisidium nitidum crassum</i> Stelfox, 1918			0	2	0	2	0	4	0	0	0	8
<i>Pisidium obtusale</i> (Lamarck, 1818)	NT		0	3	3	48	1	18	3	3	1	80
<i>Pisidium pseudosphaerium</i> J. Favre, 1927	EN	2	0	32	4	24	0	108	18	0	0	186
<i>Pisidium subtruncatum</i> Malm, 1855			0	8	8	307	0	3	2	0	10	338
<i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus, 1758)			0	16	1	19	1	1	2	0	6	46
Gastéropodes terrestres			9	4	2	21	0	59	9	2	9	115
<i>Carychium minimum</i> O. F. Müller, 1774			0	0	0	0	0	2	0	0	2	4
<i>Cochlicopa lubrica</i> (O.F. Müller, 1774)			1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cochlicopa</i> sp. (juv.)			0	1	0	0	0	1	0	0	2	4
<i>Euconulus alderi</i> (Gray, 1840)	NT		0	0	0	0	0	7	0	1	3	11
<i>Euconulus fulvus</i> (O. F. Müller, 1774)			2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Gonyodiscus rotundatus</i> (O. F. Müller, 1774)			0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Hygromia cinctella</i> (Draparnaud, 1801)			0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)			0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)			3	0	2	10	0	19	1	0	1	36
<i>Vertigo antivertigo</i> Draparnaud, 1801	VU	3	0	1	0	3	0	11	1	0	0	16
<i>Vertigo moulinsiana</i> (Dupuy, 1849)	EN	2	0	1	0	4	0	18	3	1	1	28
<i>Zonitoides nitidus</i> (O. F. Müller, 1774)	NT		3	1	0	2	0	0	2	0	0	8
Total général			81	599	225	1414	41	752	147	645	303	4207

3.3 ESPÈCES MENACÉES

Une attention particulière a été portée sur la répartition des huit espèces menacées trouvées dans l'inventaire (Tableau 5). L'hypothèse selon laquelle l'âge du plan d'eau aurait un effet sur le nombre total d'espèces menacées n'a pas pu être mis en évidence statistiquement ni avec l'âge réel, ni avec l'âge corrigé.

Tableau 5 : Répartition par plan d'eau des espèces menacées trouvées dans l'inventaire. Ceux-ci sont classés par type, naturels ou décapages, et ces derniers sont classés selon leur âge corrigé, du plus vieux au plus récent. L'âge réel à l'automne 2025 est indiqué sur la ligne supérieure en italique et grisé, l'âge corrigé sur la ligne inférieure en noir. Le code couleur permet de discriminer entre étangs permanents : moins de 10 individus frais/vivants ou plus de 10 individus frais/vivants, et étangs temporaires moins de 10 individus frais/vivants.

		Etangs naturels						Décapages																					
								33	12	7	27	19	18		13	17		2	16		15		4	10		9	8	6	5
								52	52	52	27	19	18		17			16			15		11	10		9	8	6	5
		Ches_08	Ches_26	Mot_13	Ost_07	Ost_16	Yvo_07	Chey_18	Chey_15	Tene_01	Chey_04	Corb_02	Ches_01	Yvo_03	Ches_16	Chey_26	Yvo_08	Chey_28	Ches_06	Chey_10	Ost_06	Ost_14	Chey_27	Chab_08	Chab_11	Ost_34	Mot_28	Ver_02	Ost_35
Anisus vortex (Linnaeus, 1758)	VU		23				2		5					1			6										7		
Bithynia leachii (Sheppard, 1823)	EN								8																				
Gyraulus crista (Linnaeus, 1758)	NT	1		2	2	6	1	3		1		3		1		2				2		5			1				
Segmentina nitida (O.F. Müller, 1774)	VU		4						16																				
Valvata macrostoma Mörch, 1864	EN		1																										
Anodonta anatina (Linnaeus, 1758)	VU				1						5		25					2											
Pisidium obtusale (Lamarck, 1818)	NT		1	3		17			1		1			20	1	23		2	1			1	3						
Pisidium pseudosphaerium J. Favre, 1927	EN	1	1	18	5	37	3								1	13	30	10	65										

3.4 ANALYSES DES COMMUNAUTÉS

3.4.1 Selon le type d'inondation

En moyenne ce sont 12.2 ± 4.4 espèces qui ont été trouvées dans les 22 étangs permanents de l'échantillonnage et 9 ± 4.9 espèces dans les 5 étangs temporaires. Les étangs permanents totalisent 34 espèces et les temporaires 22 sur les 37 espèces trouvées durant l'inventaire. La différence de richesse spécifique entre ces deux groupes n'est pas significative mais la différence de l'indice moyen de diversité Shannon l'est ($F_{1,25} = 6.674$, $p = 0.016$). *Anisus leucostoma*, *Aplexa hypnorum* et *Pisidium casertanum* sont les trois espèces trouvées uniquement dans les étangs temporaires. *Bithynia leachii*, *Galba truncatula*, *Radix labiata*, *Segmentina nitida*, *Valvata macrostoma*, *Anodonta anatina* et *A. cygnea*, *Corbicula fluminea*, *Pisidium milium*, *P. nitidum* et *P. nitidum crassum*, *P. pseudosphaerium*, *P. subtruncatum* et *Sphaerium corneum* sont les 14 espèces trouvées uniquement dans des étangs permanents.

Deux espèces semblent indicatrices des étangs temporaires. Il s'agit de *Stagnicola cf. corvus* ($\text{Indval} = 0.86$, $p = 0.015$), systématiquement présente dans les plans d'eau temporaires échantillonnés ($B = 1.0$) avec une fréquence relativement élevée ($A = 0.74$). Dans une moindre mesure on peut également signaler *Planorbis carinatus* ($\text{Indval} = 0.73$, $p = 0.044$).

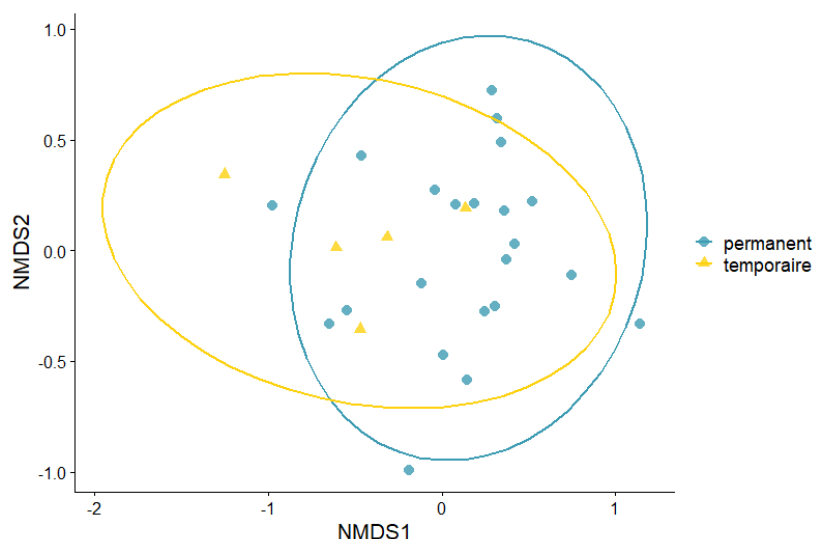


Figure 5 : Répartition des différentes stations sur les deux premières dimensions du positionnement dimensionnel non-métrique (NMDS) avec la couleur et la forme des points indiquant l'assèchement. Les ellipses représentent les intervalles de confiance à 95 % pour chacun des 2 groupes.

Une différence significative de composition des communautés de mollusques entre les étangs permanents et temporaires a pu être mise en évidence (Figure 5).

Ce résultat a été obtenu grâce à une PERMANOVA basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis (999 permutations, $F_{1,25} = 2.99$, $R^2 = 0.11$, $p = 0.016$). Le type d'inondation explique seulement 11% de la variance, mais cette séparation transparaît malgré tout sur les deux premières dimensions du positionnement dimensionnel non-métrique (NMDS ; Figure 5). Comme le test de dispersion multivariée (betadisper) n'a révélé aucune différence de variabilité entre ces deux groupes ($p = 0.96$), cela signifie que l'effet observé reflète bien une différence de composition et pas une hétérogénéité des dispersions, malgré des tailles d'échantillonnage différentes pour ces deux catégories.

3.4.2 Selon l'origine du plan d'eau

En moyenne ce sont 13 ± 4.1 espèces qui ont été trouvées dans les six étangs naturels de l'échantillonnage et 11.2 ± 4.7 espèces dans les 21 décapages. Les étangs naturels totalisent ainsi 28 espèces et les décapages 36 sur les 37 espèces trouvées durant l'inventaire. Cette différence n'est significative ni pour la richesse spécifique ni pour les indices de diversité de Shannon.

Valvata macrostoma est la seule espèce qui a uniquement été trouvée dans des étangs naturels. *Anisus leucostoma*, *Aplexa hypnorum*, *Bithynia leachii*, *Radix balthica*, *R. labiata*, *Corbicula fluminea*, *Pisidium casertanum*, *P. nitidum* et *P. nitidum crassum* sont les neuf espèces qui ont été trouvées uniquement dans les décapages.

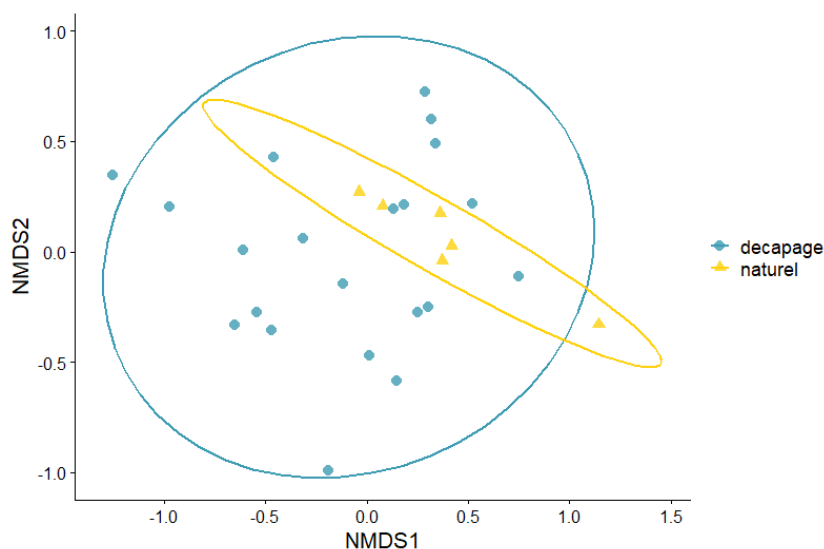


Figure 6 : Répartition des différentes stations sur les deux premières dimensions du positionnement dimensionnel non-métrique (NMDS) avec la couleur et la forme des points indiquant l'origine (naturelle ou anthropique = décapage). Les ellipses représentent les intervalles de confiance à 95 % pour chacun des 2 groupes.

Une différence significative de composition des communautés de mollusques entre les étangs naturels et les décapages a pu être mise en évidence, bien qu'elle soit en grande partie issue d'un biais statistique lié à l'échantillonnage asymétrique entre ces deux groupes (Figure 6).

Ce résultat a été obtenu grâce à une PERMANOVA basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis (999 permutations, $F_{1,25} = 2.61$, $R^2 = 0.09$, $p = 0.029$). Il est néanmoins important de nuancer ce résultat, puisque le test de dispersion multivariée (betadisper) révèle une différence quasiment significative de variabilité entre ces deux groupes ($p = 0.051$), ce qui signifie que l'effet observé reflète davantage d'une hétérogénéité des dispersions que d'une réelle différence des communautés, ce qui est bien représenté sur les deux premières dimensions du positionnement dimensionnel non-métrique (NMDS ; Figure 6), un effet accentué par l'échantillonnage fortement biaisé envers les décapages.

3.4.3 Selon l'âge du décapage

En moyenne ce sont 9.9 ± 5.4 espèces (30 au total) qui ont été trouvées dans les 10 décapages réalisés entre 2013 et 2023 et 12.5 ± 3.9 espèces (30 au total) dans les 11 décapages réalisés avant 2012. Il n'y a pas de différence significative entre ces deux groupes ni pour la richesse spécifique, ni pour la diversité.

Une PERMANOVA basée sur la dissimilarité de Bray-Curtis a montré que la différence de composition entre les deux groupes est non-significative (999 permutations, $F_{1,19} = 1.15$, $R^2 = 0.06$, $p = 0.19$), ce qui est flagrant sur les deux premières dimensions du positionnement dimensionnel non-métrique (NMDS ; Figure 7).

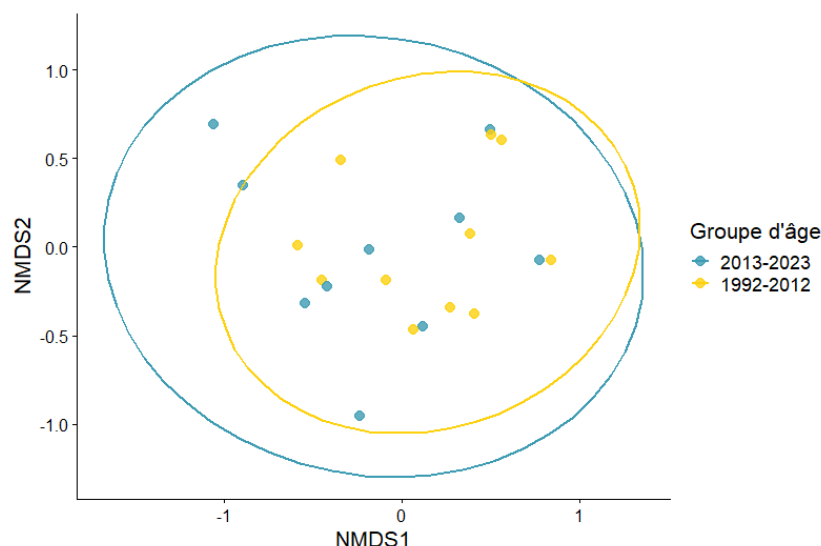


Figure 7 : Répartition des différentes stations sur les deux premières dimensions du positionnement dimensionnel non-métrique (NMDS) avec la couleur des points représentant le groupe d'âge du décapage. Les ellipses représentent les intervalles de confiance à 95 % pour chacun des 2 groupes.

En utilisant l'âge corrigé pour les six décapages représentant des cas limites les résultats sont très similaires. Aucune différence de composition des communautés, de richesse spécifique ou de diversité ne sont mises en évidence entre les groupes d'âge. De la même manière la séparation en trois groupes d'âge, autant avec l'âge réel que l'âge corrigé, donne des résultats équivalents, sans différence significative ni des communautés, ni de la richesse spécifique, ni de la diversité.

3.5 ANALYSE DE LA RICHESSE ET DIVERSITÉ

3.5.1 Richesse spécifique

La sélection de modèle pour la richesse spécifique par étang, lorsqu'elle a été testée sur l'âge réel des décapages, a mis en avant un modèle qui inclut la surface, le développement des rives et la diversité de végétation comme prédicteurs significatifs (Figure 8, Annexe 3A). Aucune autre variable n'apparaît dans les meilleurs modèles avec un $\Delta AIC < 2.0$.

Lorsque les âges corrigés sont utilisés pour les six décapages où cette modification est opportune la sélection de modèle pour la richesse spécifique par étang met également en avant un modèle qui inclut les trois mêmes variables (surface, développement des rives et diversité de végétation) comme prédicteurs significatifs. La seule différence est l'apparition de l'âge corrigé comme variable retenue dans certains des modèles présentant un $\Delta AIC < 2.0$. Aucun effet de l'âge corrigé ne peut cependant être mis en évidence dans ces cas.

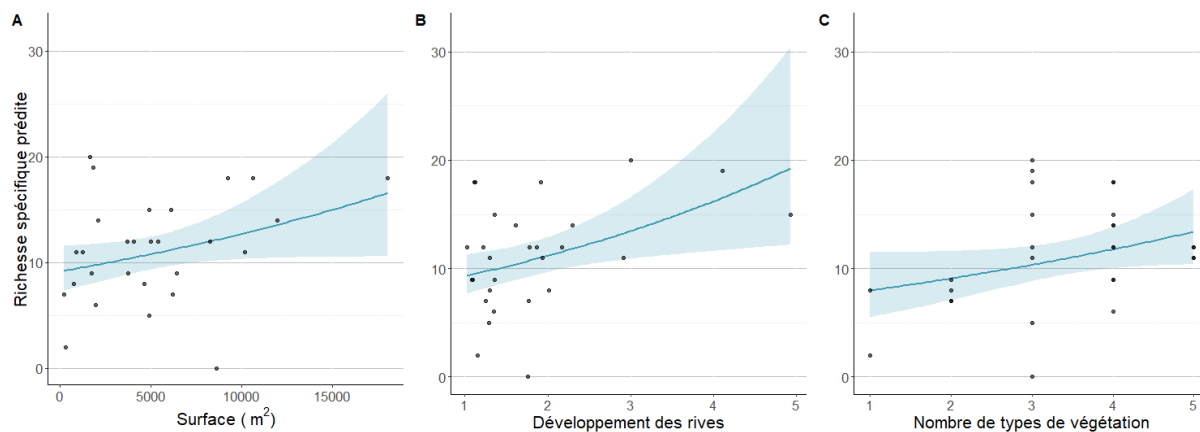


Figure 8 : Les 3 variables du meilleur modèle influençant la richesse spécifique prédite, soit A) la surface, B) le développement des rives et C) le nombre de types de végétation présent dans les prélèvements de l'étang. Sont montrées les lignes de régression du GLM, l'intervalle de confiance de 95% et les points des données brutes.

3.5.2 Diversité

La sélection de modèle pour l'indice de diversité de Shannon par étang a mis en avant un modèle qui inclut également le développement des rives et le nombre de types de végétation comme prédicteurs significatifs (Figure 9, Annexe 3B). Ce modèle explique environ 29.2% de la variabilité de l'indice de Shannon ; le R^2 ajusté est de 23.5 %. Une seule autre variable est apparue dans les meilleurs modèles avec un $\Delta AIC < 2.0$ mais n'a pas été retenues dans le modèle final. Il s'agit du type d'inondation.

En utilisant les âges corrigés pour les six décapages précédemment mentionnés, la sélection de modèle pour l'indice de Shannon prédit met également en avant un modèle qui inclut les deux mêmes variables (développement des rives et diversité de végétation) comme prédicteurs significatifs. Comme précédemment, le type d'inondation apparaît dans certains modèles présentant un $\Delta AIC < 2.0$, où il est cette fois accompagné de la surface du plan d'eau et de l'âge corrigé. Aucune de ces trois variables n'a cependant été retenue dans le modèle final.

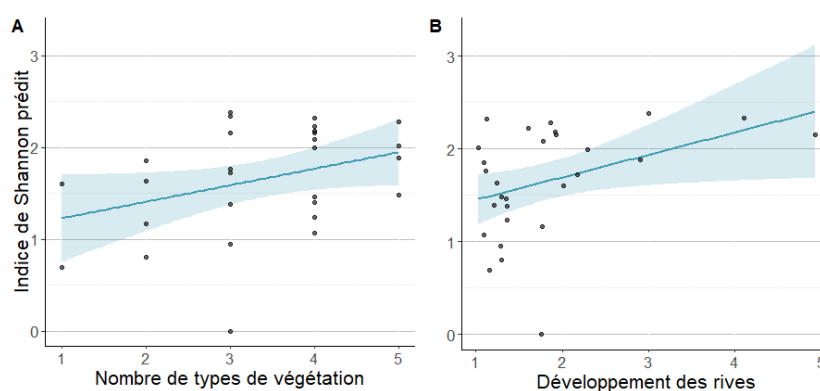


Figure 9 : Les 3 variables du meilleur modèle influençant l'indice de Shannon prédit, soit A) le nombre de types de végétation et B) le développement des rives. Sont montrées les lignes de régression du LM, l'intervalle de confiance de 95% et les points des données brutes.

4 DISCUSSION

4.1 INVENTAIRE DES ESPÈCES

Avant ce projet, l'inventaire des mollusques aquatiques de la Grande Cariçaie comprenait 27 gastéropodes aquatiques et 23 bivalves. La présente campagne d'échantillonnage a permis de compléter ces connaissances par l'ajout de quatre nouvelles espèces à cette liste mais a surtout permis de préciser la distribution d'un grand nombre d'entre elles alors connues de quelques sites seulement. La découverte de trois nouvelles espèces menacées dans les réserves est particulièrement réjouissante. Il s'agit de la Planorbe tourbillon *Anisus vortex* (VU), de la Bithynie de Leach *Bithynia leachii* (EN) et de la Pisidie des marais *Pisidium pseudosphaerium* (EN). La quatrième nouvelle espèce est non-indigène, il s'agit de *Ferrissia californica*.

Espèces menacées



Figure 10 : *Bithynia leachii* (© Estée Bochud)

Le statut des populations de *B. leachii* (Figure 10) du lac de Neuchâtel devra encore être éclairci dans le cadre de la révision en cours de la Liste rouge suisse (F. Claude, comm. pers.). Il s'agit sans doute d'une ou de plusieurs introductions récentes en provenance du lac de Zürich par le biais de bateaux ou d'engins navigables de loisirs déplacés d'un lac à l'autre (P. Stucki, comm. pers.). La proximité des populations trouvées avant cet inventaire avec des ports de plaisance (exp : port du camping de Cudrefin) soutient largement cette hypothèse. Parmi les plans d'eau échantillonnés elle n'a été trouvée que dans le décapage de la réserve du Fanel neuchâtelois, un décapage dont les eaux sont directement reliées à celles du lac.

La découverte d'*A. vortex* (Figure 11) n'est quant à elle probablement pas liée à une colonisation récente. Bien qu'il s'agisse d'une espèce relativement grande, elle a tout à fait pu passer inaperçue dans les plans d'eau de la Grande Cariçaie qui n'ont jamais fait l'objet d'inventaire généralisé. Jusqu'à présent seule la Planorbe naine *A. leucostoma* était connue de la Grande Cariçaie. Les confusions taxonomiques au sein du genre *Anisus* expliquent peut-être également l'absence de données anciennes d'*A. vortex* qui fut parfois considéré comme un variant de *A. leucostoma* (Glöer & Meier-Brook 2008).



Figure 11 : *Anisus vortex* (© Estée Bochud)



Figure 12 : *Pisidium pseudosphaerium* (© Estée Bochud)

La grande surprise de cet échantillonnage est sans conteste le grand nombre d'individus de *P. pseudosphaerium* (Figure 12) retrouvés dans 11 plans d'eau puisque l'espèce n'avait plus été observée en Suisse depuis 1992. Sa présence dans tous les étangs naturels échantillonnés ainsi que dans plusieurs décapages est un excellent signal indiquant que les creuses d'étangs permettent de créer des habitats appropriés (Figure 13). Comme pour les autres micro-bivalves du genre *Pisidium*, le manque de données récentes est probablement davantage lié aux difficultés de détermination des espèces de ce groupe et au conséquent manque de spécialistes.

Ces espèces sont ainsi moins souvent considérées dans les projets d'inventaire et il est probable que leur répartition soit largement sous-estimée malgré les efforts investis par des projets nationaux telle que la Liste rouge des mollusques (Ruetschi et al. 2012). En ce sens les 702 *Pisidium* frais et vivants trouvés et déterminés dans cet inventaire constituent un précieux apport aux connaissances régionales et nationales.

Parmi les autres espèces menacées, plusieurs n'ont été trouvées qu'en très peu d'exemplaires. C'est notamment le cas d'*Anisus leucostoma* (3 ind.), *Aplexa hypnorum* (1 ind.), *Radix labiata* (1 ind.) ou *Valvata macrostoma* (1 ind.) parmi les gastéropodes et de *Pisidium casertanum* (1 ind.) et *Pisidium nitidum* (1 ind.) parmi les bivalves. Le nombre d'échantillons effectués n'a probablement pas permis de détecter toutes les espèces présentes. Les résultats de la richesse prédite selon le nombre de prélèvements montrent en effet que l'utilisation de la formule présentée au point 2.2 de ce rapport ne permet pas de couvrir toutes les espèces. Elle représente néanmoins un intéressant rapport efforts vs résultats. Les espèces peu fréquentes et à faible densité de population sont certainement sous-détectées, mais un effort important serait nécessaire pour améliorer cette situation.

Dans certains cas, une niche écologique légèrement décalée explique le faible nombre d'individus trouvés. C'est notamment le cas de la Limnée radis *R. labiata* plus habituée des petits cours d'eau lents que des plans d'eau ou de la Pisidie commune *P. casertanum* abondant dans les profondeurs des lacs bien oxygénés. Dans les autres cas les espèces formant de toutes petites populations et étant ainsi peu abondantes dans les plans d'eau sont difficiles à détecter avec l'effort d'échantillonnage effectué dans cette étude.



Figure 13 : Le décapage Chey_10 accueille une population de *Pisidium pseudosphaerium*.



Figure 14 : *Valvata macrostoma* (© Estée Bochud)

Pour d'autres c'est un signal plus inquiétant quant à l'état de leurs populations, à l'image de la très menacée Valvée nordique *Valvata macrostoma* (Figure 13) dont les données récentes en Suisse se comptent sur les doigts de la main. Cette espèce souffre dans toute son aire de distribution de l'effet de la régulation du niveau des lacs sur les surfaces inondables (Ruetschi et al. 2012). L'unique individu retrouvé ici provient d'un étang naturel situé dans les lagunes de Champ-Pittet. Plusieurs plans d'eau avec d'anciennes données de présence ont été échantillonnés lors cet inventaire, sans succès.

Une partie des données historiques de cette espèce provient également d'échantillons de litière prélevés dans des prairies humides, principalement des Magnocariçaies. Les suivis effectués en 2019 et 2021 dans ce type de milieu n'ont néanmoins pas non plus permis de la retrouver (Marti & Gander 2020, Marti 2023).

Espèces invasives

Il est intéressant de constater que, dans cet échantillonnage, l'espèce la plus abondante, la Physse voyageuse *Physella acuta* (881 individus, soit 24.7 % des individus frais/vivants) et l'espèce la plus répandue, la Patelline fragile *Ferrissia californica* (23 étangs sur 28) sont toutes deux des espèces exogènes.

La première est une espèce originaire d'Amérique du Nord dont la distribution, aujourd'hui largement cosmopolite, lui a valu son nom commun de voyageuse. Son arrivée probable en Europe a été estimée au XVII-XVIII^e siècle (Vinarski 2017) amenée par le commerce maritime transatlantique. Il n'est toutefois pas impossible que son arrivée date même de l'ère précolombienne et que l'espèce ait atteint le paléarctique par des moyens naturels comme la zoochorie, un phénomène relativement bien documenté chez d'autres espèces de mollusques déplacés par des oiseaux (Gittenberger et al. 2006) ou d'autres animaux marins.

La seconde est également une espèce nord-américaine, invasive cryptique qui est actuellement présente sur presque tous les continents. Longtemps considérée comme autochtone en Europe en tant que *Ferrissia wauteri* ou sous divers autres noms, les méthodes moléculaires récentes ont permis de clarifier son statut (Walther et al. 2006). Largement présente dans les échantillons cette espèce était pourtant inconnue de la Grande Cariçaie jusque-là. Plutôt qu'imaginer une invasion récente, l'hypothèse la plus probable est qu'elle s'y soit répandue discrètement au cours des dernières décennies. Sa présence en Suisse est documentée depuis la fin des années 1980 et il existe des observations des années 1990 dans les régions proches, comme la plaine de l'Orbe ou la région de Bösing (FR). Sa petite taille et sa résistance à l'assèchement lui ont sans doute permis d'achever une distribution aujourd'hui quasi cosmopolite. Ses déplacements ont sans doute pu se faire en partie en s'appuyant aussi sur la zoochorie, notamment documentée avec des tortues (Weber et al. 2024).

La globalisation récente et le commerce mondialisé ont bien sûr largement profité à ces espèces et à de nombreuses autres. Les deux exemples cités ci-dessus semblent par exemple bénéficier des échanges liés à l'aquariophilie (Duggan 2010). La vidange partielle ou totale d'un aquarium

s'avère en effet être une source d'introduction de petites espèces transportées dans l'eau, les sédiments ou les végétaux aquatiques vers des milieux sauvages.

4.2 DES ÉTANGS FAVORABLES AUX MOLLUSQUES

Les résultats présentés ci-dessus permettent de comprendre quels paramètres influencent la richesse spécifique et la structure taxonomique des communautés de mollusques aquatiques, ce qui permet d'esquisser les caractéristiques d'un étang favorable à ce groupe d'espèces.

Surface, développement des rives et végétation

L'une des caractéristiques importantes pour expliquer richesse et diversité d'un étang semble être sa surface, une variable qui se retrouve dans le meilleur modèle pour expliquer la richesse spécifique. Il est assez intuitif qu'un plan d'eau plus grand a un plus grand potentiel de diversité d'habitats et donc d'accueil d'espèces variées. Dans le même ordre d'idée le développement des rives, également positivement corrélé à la richesse et à la diversité, reflète l'importance de l'interface eau-terre dans l'offre en habitats. Un étang dont les rives présentent un contour complexe a plus de chances d'héberger différentes formations végétales. Le nombre de type de végétation s'est également avéré positivement corrélé à la richesse et à la diversité de mollusques, un résultat lié à l'offre en micro-habitats et en nourritures variés.

Il serait également intéressant d'évaluer à quel point la vitesse de fermeture d'un étang vient jouer un rôle, mais cet effet n'a pas été mesuré ici.

Type d'inondation

Une certaine différence de composition entre les communautés selon l'assèchement possible du plan d'eau a pu être mise en évidence. Elle s'explique aisément par les préférences écologiques de certaines espèces aquatiques, plus ou moins intolérantes à des périodes prolongées d'assec. Les plans d'eau temporaires se révèlent moins riches et diversifiés, un signal qui reste visible malgré la forte asymétrie de l'échantillonnage puisque plus de 80% des plans d'eau visités sont suffisamment profonds pour ne jamais s'assécher. Ces résultats ne sont guère surprenants puisque la diminution de la diversité fonctionnelle des mollusques aquatiques avec l'augmentation de l'instabilité hydrique est un phénomène déjà bien documenté par d'autres études, notamment en Pologne (Jurkiewicz-Karnkowska 2008, Koperski 2022).

La situation actuelle sera sans doute perturbée par les bouleversements climatiques en cours. A titre d'exemple, l'été 2026 a déjà montré que la classification temporaire/permanent effectuée ici, basée sur l'expérience des gestionnaires des années précédentes, n'était plus complètement exacte en cas de sécheresse historique. Plusieurs plans d'eau classés « permanent » se sont en effet asséchés et les conséquences de cet assèchement exceptionnel sur leurs communautés de mollusques aquatiques sont à ce stade sujettes à pure spéculation. Il serait sans doute intéressant lors d'un futur inventaire, de considérer une variable « nombre d'années depuis le dernier assèchement », sans doute plus représentative du temps de colonisation effectif pour les espèces non tolérantes à l'assèchement.

Origine et âge des plans d'eau

Pour répondre à l'objectif de caractérisation des décapages en fonction de leur ancienneté, l'échantillonnage s'est principalement concentré sur ceux-ci, avec l'ajout de quelques étangs naturels sélectionnés comme état de référence qui permettent en outre de maximiser les chances de (re)trouver certaines espèces menacées pour compléter l'inventaire. Cette asymétrie dans l'échantillonnage ne permet guère de tirer une conclusion sur les différences d'origine entre les étangs naturels et les décapages d'origine anthropique, que ce soit en termes de communautés ou de richesse et diversité globales. La situation est un peu différente lorsqu'elle est vue par le

prisme des espèces menacées qui semblent plus présentes dans les étangs naturels et décapages de plus d'une quinzaine d'années, soulignant l'importance de la lente évolution de ces zones préservées.

Les résultats montrent qu'il est difficile de mettre en évidence une quelconque différence de communautés lorsque les décapages sont réunis en deux groupes d'âges proches. Les analyses de communautés ne montrent pas de différence entre les décapages récents et ceux plus anciens. En donnant un âge fictif aux étangs naturels, arbitrairement fixé à la fin de la deuxième CEJ en 1973, ceux-ci peuvent être incorporés aux décapages pour enrichir les analyses de richesse et diversité. Ces dernières n'ont pour autant jamais fait ressortir la variable d'âge dans leurs meilleurs modèles. Il pourrait ainsi s'agir soit d'un faible effet de cette variable, soit d'un biais statistique lié à la grande différence entre les âges réels maximaux, d'une vingtaine d'années, et les âges fictifs des étangs naturels placés à 52 ans.

Il est toutefois important de nuancer les résultats obtenus. En effet plusieurs décapages échantillonnés dans cet inventaire sortent du cadre « idéal » pour y appliquer des statistiques quantitatives. L'échantillonnage parfait ne devrait comprendre que des plans d'eau isolés d'autres étangs et décapages, strictement entourés de milieux prairiaux, de manière à pouvoir être considérés comme indépendants les uns des autres. Or quelques-uns d'entre eux se situent à proximité immédiate d'autres plans d'eau, ou du lac, et les échanges de populations et leur colonisation en sont ainsi grandement facilités, particulièrement lors des crues qui offrent à ces espèces aquatiques de nouvelles opportunités de dispersion. En observant par exemple la répartition des espèces menacées dans les différents plans d'eau (Tableau 5), on remarque ainsi deux cas de figure qui sortent du lot. Le premier est le décapage Chey_28, le plus récent de l'échantillonnage, creusé en 2023 seulement mais qui accueille pourtant de belles populations d'*Anodonta cygnea*, de *Pisidium obtusale* et *P. pseudosphaerium*. Son emplacement au cœur d'un grand réseau de décapages de la réserve de Cheyres explique aisément ce résultat. Il est en effet entouré de décapages datant respectivement de 2009, 2014, 2018 et 2021. Le second est le décapage Tene_01 dont les eaux sont directement en lien avec le lac à travers une faible ceinture de roselière. Si l'on fait exception de ces deux plans d'eau, on remarque toutefois une présence plus marquée des espèces menacées dans les décapages âgés d'au moins une quinzaine d'années, ainsi que dans les étangs naturels.

L'utilisation de l'âge « corrigé » pour les six plans d'eau qui constituent ces cas limites fait brièvement apparaître un effet positif de l'âge dans certains des meilleurs modèles expliquant la richesse spécifique et diversité totale. Il n'est donc pas aberrant d'estimer que ce groupe peu mobile bénéficie du temps qui passe pour cumuler les phases de colonisation d'un plan d'eau. Selon la littérature, les plans d'eau aux stades de succession très avancés seraient cependant moins riches en espèces et ne contiendraient plus que des espèces ubiquistes (Jurkiewicz-Karnkowska 2008). Cette tendance n'est pas observée ici. L'échantillonnage effectué ne comporte cependant pas de tels plans d'eau, caractérisés par des sédiments fins et sombres et un milieu de plus en plus anoxique. Il s'agit enfin de rappeler que l'âge « naturel » a été donné de manière arbitraire et vient sans doute partiellement biaiser la distribution des âges dans les analyses de richesses qui combinent étangs naturels et décapages.

4.3 PERSPECTIVES DE GESTION

Les résultats de cet inventaire permettent une meilleure compréhension de la présence et de la répartition des espèces de mollusques aquatiques dans les plans d'eau intérieurs de la Grande Cariçaie.

Une précédente étude menée dans la Grande Cariçaie en 2018 a montré une diminution graduelle de la richesse spécifique des coléoptères aquatiques en fonction de l'âge des décapages, associée

à un changement des communautés d'espèces (Knoblauch & Gander 2020). Contrairement aux mollusques, les coléoptères possèdent une meilleure mobilité et plus de facilité pour coloniser de nouveaux plans d'eau distants. Il existe ainsi un cortège plus varié d'espèces pionnières que l'on ne retrouve guère chez les mollusques aquatiques. De manière générale, on peut toutefois rappeler l'importance de répartir spatialement et temporellement les décapages des roselières pour offrir des habitats à différents stades de succession végétale aux communautés d'invertébrés présentes dans les réserves.

Les résultats présentés ici montrent que la richesse et la diversité des mollusques aquatiques peut être augmentée par la création de grands plans d'eau avec des formes variées qui augmentent la quantité d'interface eau-terre et encouragent une végétalisation des rives. Actuellement le décapage de la couche organique constituée de rhizomes de roseaux crée une marche parfois abrupte au bord du plan d'eau. Des variations de profondeur pourraient sans doute offrir à la végétation des conditions de croissance un peu différentes et favoriser une plus grande diversité de formations végétales. De la même manière, la question d'une surcreuse localisée (au-delà de l'horizon organique si nécessaire) mérite d'être posée, puisqu'elle pourrait offrir un refuge aux espèces aquatiques peu mobiles comme les mollusques en cas de sécheresse estivale extrême.

En l'absence d'espèces associées aux stades pionniers et au vu de leurs capacités de dispersion, il semble également plus intéressant pour ces espèces peu mobiles que le plan d'eau qui les abrite soit à proximité d'autres plans d'eau, ou du lac, pour que leur communauté s'enrichisse plus rapidement.

5 CONCLUSION

En plus de compléter les connaissances sur la présence et la distribution des mollusques aquatiques dans la Grande Cariçaie, cet inventaire a permis d'illustrer le bon potentiel d'accueil des décapages pour de nombreuses espèces, y compris pour certaines rares et menacées. Ces milieux créés par l'humain jouent donc un rôle important en offrant des habitats favorables aux espèces aquatiques, au-delà de leur rôle de renouvellement des roselières paucispécifiques. En l'absence de cette mesure de gestion les surfaces d'eau libre intérieures seraient vouées à disparaître à la suite de leur fermeture par la végétation.

Pour compléter cet état des lieux, une campagne a été menée à l'été 2026 le long des roselières et dans les premiers mètres de la beine lacustre. Celle-ci devrait permettre d'avoir une meilleure idée de la situation des Unionidés et de certaines espèces de *Pisidium*, ainsi que de l'état d'invasion des néozoaires telles que les moules zébrées *Dreissena polymorpha*, la moule Quagga *D. rostriformis bugensis*, ou encore de la Corbicule asiatique *Corbicula fluminea*.

Contributions

Conception : SM, **Relevés de terrain** : SM, Colin Jaunin, Gaël Pétremand, Matteo Saino Calabretta ;
Détermination : SM, Pascal Stucki, Nigel Thew ; **Analyses des données et rédaction** : SM ;
Relectures : Michel Baudraz, Gaël Pétremand, Christophe Sahli ; **Support géomatique** :
Alexandre Ghiraldi ; **Mise en page** : Aline Pfaender.

Remerciements

Mes remerciements chaleureux vont bien sûr à Colin Jaunin et Matteo Saino Calabretta, qui ont effectué une grande partie du terrain et ont affronté ceintures denses de roseaux, waders percées et autres aventures petites et grandes pour ramener à terre ces précieux échantillons. Un grand merci également à mon binôme faunisticien Gaël Pétremand pour les partages et échanges ainsi que l'aide sur le terrain, et à Alexandre Ghiraldi pour la gestion des bases de données et de Qfieldcloud, outils qui ont été précieux pour la réalisation de cette étude. J'adresse des remerciements tout particuliers à Pascal Stucki et Nigel Thew pour leur expertise et la détermination des microbivalves. Je remercie enfin toute l'équipe du Bureau Exécutif de l'AGC pour leur soutien et leurs apports, en particulier Gaël Pétremand, Christophe Sahli et Michel Baudraz pour les relectures des précédentes versions de ce manuscrit.

Cette publication a été relue et validée par la Commission scientifique de l'Association de la Grande Cariçaie, par l'intermédiaire de son membre Yves Gonseth, que nous remercions vivement.

Association de la Grande Cariçaie

Michel Baudraz

Directeur du Bureau exécutif



Sophie Marti

Collaboratrice scientifique



Bibliographie

- Antoine, C. (2002). Déterminismes des assemblages de Gastéropodes aquatiques en zones alluviales (Rive sud du lac de Neuchâtel-CH et Basse plaine de l'Ain-F). Thèse de doctorat. Université de Genève.
- Barton, K., & Barton, M. K. (2015). Package 'MuMin'. *Version*, 1(18), 439.
- Baudraz, M., Clerc, C., Gander, A., Le Nédic, C., Marti, S., Mazza, G., Pétremand, G. & Sahli, C. (2024) : Plan de gestion de la Grande Cariçaie, 2020-2024. Association de la Grande Cariçaie, Cheseaux Noréaz, 588 pp.
- Bichain, J.-M., Umbrecht, K., Durr, T. (2017). Les escargots aquatiques (Mollusca, Gastropoda) du Haut- et du Bas-Rhin. Malacofaune d'Alsace (cahier technique - volume 4) : 80 pp. Document numérique.
- Bochud, E., Neubert E. (2018). Clé de détermination des mollusques en ligne, version 1.0. Info fauna und das Naturhistorische Museum Bern. <https://lepus.infofauna.ch/infofauna-key/>
- Cáceres, M. D., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566-3574.
- Cáceres, M. D., Jansen, F., Endicott, S., Dell, N. (2025). *indicspecies: Relationship Between Species and Groups of Sites*. R package version 1.8.0.
- Cuttelod, A., Seddon, M., & Neubert, E. (2011). European red list of non-marine molluscs. Luxembourg: Publications Office of the European Union.
- Dawson, N., Fischer, J., Kuhn, M., Pasotti, A., Rouzaud, D., mhugent, Bruy, A., Sutton, T., Dobias, M., Pellerin, M., Rouault, E., Olaya, V., Blottiere, P., Macho, W., Cabieces, J., Blazek, R., Bartoletti, L., Sherman, G., Sant-anna, H., ... Jurgiel, B.. (2026). qgis/QGIS: 3.44.13 (Versions final-3_44_13) [Computer software]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.21721997>
- Duggan, I. C. (2010). The freshwater aquarium trade as a vector for incidental invertebrate fauna. *Biological invasions*. 12(11), 3757-3770.
- Gittenberger, E., Groenenberg, D. S., Kokshoorn, B., & Preece, R. C. (2006). Molecular trails from hitch-hiking snails. *Nature*, 439(7075), 409-409.
- Glöer, P. & Meier-Brook, C. (2008). Redescription of *Anisus septemgyratus* (Rossmässler, 1835) and *Anisus leucostoma* (Millet, 1813)(Gastropoda: Planorbidae). *Mollusca*, 26(1), 89-94
- Hausser, J. (2005). *Clé de détermination des Gastéropodes de Suisse/Bestimmungsschlüssel der Gastropoden der Schweiz* (Vol. 10). Centre suisse de cartographie de la faune.
- Indermuehle N., Angélibert S. & Oertli B. (2008). IBEM: Indice de Biodiversité des Etangs et Mares. Manuel d'utilisation. Ecole d'Ingénieurs HES de Lullier, Genève. 33 p.
- info fauna (2026, 13 août). Mollusques. Centre de coordination national mollusques. info fauna. <https://www.infofauna.ch/fr/centres-de-coordination-nationaux/mollusques>
- Jackman, S., Tahk, A., Zeileis, A., Maimone, C., Fearon, J., Meers, Z., ... & Imports, M. A. S. S. (2015). Package 'pscl'. *Political Science Computational Laboratory*, 18(04.2017).
- Jurkiewicz-Karnkowska, E. (2008). Aquatic mollusc communities in riparian sites of different size, hydrological connectivity and succession stage. *Polish Journal of Ecology*, 56(1), 99.
- Knoblauch, A., & Gander, A. (2020). Reed bed soil stripping as wetland management method: implications for water beetles. *Wetlands Ecology and Management*, 28(1), 151-161.

- Koperski, P. (2022). Hydrological instability of ponds reduces functional diversity of freshwater molluscs in protected wetlands. *Wetlands*, 42(5), 42.
- Marti, S. & Gander, A. (2020). Monitoring des gastéropodes terrestres du marais non boisé de la Grande Cariçaie – Résultats 2019. Association de la Grande Cariçaie.
- Marti, S. (2023). Suivi des gastéropodes prioritaires du marais non boisé de la Grande Cariçaie – Compléments 2021, effet de la crue. Association de la Grande Cariçaie.
- Marti, S. (2025). Inventaire des mollusques aquatiques, protocole d'échantillonnage 2025. Association de la Grande Cariçaie. Publication interne.
- Oertli, B., Auderset Joye, D., Castella, E., Juge, R., Lachavanne, J.-B. (2000). Diversité biologique et typologie écologique des étangs et petits lacs de Suisse. Université de Genève OFEFP. Genève.
- OFEV (2025). Liste des espèces prioritaires au niveau national. Espèces prioritaires pour la conservation en Suisse. Aide à l'exécution. Office fédéral de l'environnement.
- Oksanen, J., Gavin, L., ... and James, W. (2025). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.6-4.
- R Development Core Team (2019). *A language and environment for statistical computing* (Version 4.5.0). R Foundation for Statistical Computing.
- Ruetschi J., Stucki P., Müller P., Vicentini H., Claude F. (2012). Liste rouge Mollusques (gastéropodes et bivalves). Espèces menacées en Suisse, état 2010. Office fédéral de l'environnement, Berne, et Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel. L'environnement pratique n° 1216: 148 p.
- Sandoz E. (2006). Comparaison de deux méthodes d'évaluation de la qualité biologique des étangs (PLOCH et NPS). Application à l'étang de Font (Grande Cariçaie, FR). Travail de diplôme Ecole d'Ingénieurs de Lullier, Jussy, Genève, 129 p.
- Umbrecht, K. & Bichain, J.-M. (2017). Les micro-bivalves du Haut- et du Bas-Rhin. Malacofaune d'Alsace (cahier technique - volume 5) : 71 pp. Document numérique.
- Vinarski, M. V. (2017). The history of an invasion: phases of the explosive spread of the physid snail *Physella acuta* through Europe, Transcaucasia and Central Asia. *Biological invasions*, 19(4), 1299-1314.
- Walther, A. C., Lee, T., Burch, J. B., & Ó Foighil, D. (2006). Confirmation that the North American ancylid *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) is a cryptic invader of European and East Asian freshwater ecosystems. *Journal of Molluscan Studies*. 72(3), 318-321.
- Weber, A. S., D'Amato, D., Enders, S. J., McCleaf, M. L., Bortz, C. B., Weber, J. T., ... & Bogan, A. E. (2024). Occurrence of the Fragile Ancyloid (*Ferrissia californica*) on the shells of Wood Turtles (*Glyptemys insculpta*) in a south-central Pennsylvania Stream. *Northeastern Naturalist*, 31(sp12), G57-G62.

ANNEXE 1

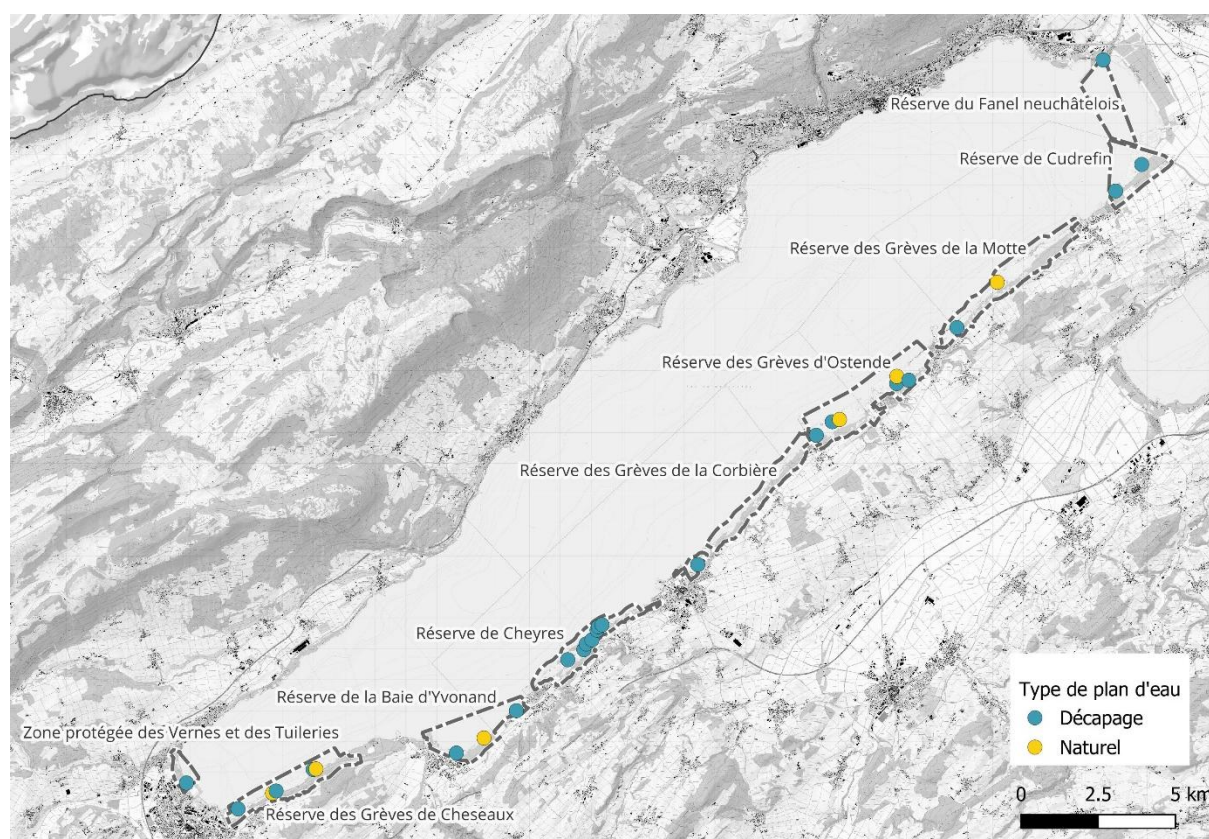
A. Liste des stations

Réserve	Nom de station	C. X	C. Y	Type d'inondation	Année de creuse	Âge réel	Âge corrigé	Nombre de prélèvements effectué
Bois des Vernes	Ver_02	2538884	1182664	Temporaire	2019	6		2
Grèves de Cheseaux	Ches_01	2540553	1181825	Permanent	2014	18		16
	Ches_26	2541691	1182338	Permanent	naturel	52		11
	Ches_06	2541790	1182400	Permanent	2009	16		12
	Ches_16	2542982	1183097	Permanent	2008	13	17	14
	Ches_08	2543078	1183118	Permanent	naturel	52		8
Baie d'Yvonand	Yvo_03	2547624	1183626	Permanent	2007	18		14
	Yvo_07	2548522	1184116	Permanent	naturel	52		6
	Yvo_08	2549562	1185003	Permanent	2008	17		10
Cheyres	Chey_04	2551207	1186595	Permanent	1998	27		5
	Chey_28	2551762	1186979	Permanent	2023	2	14	17
	Chey_10	2551822	1187172	Permanent	2009	16		13
	Chey_27	2552019	1187293	Temporaire	2021	4	11	13
	Chey_15	2552180	1187605	Permanent	2013	12	52	11
	Chey_18	2552224	1187715	Permanent	1992	33	52	10
	Chey_26	2552339	1187778	Permanent	2008	17		16
Grèves de la Corbière	Corb_02	2555417	1189726	Permanent	2006	19		16
Grèves d'Ostende	Ost_34	2559278	1193914	Permanent	2016	9		14
	Ost_06	2559801	1194345	Permanent	2010	15		15
	Ost_07	2560036	1194418	Permanent	naturel	52		14
	Ost_14	2561880	1195584	Permanent	2010	15		13
	Ost_16	2561889	1195816	Permanent	naturel	52		12
	Ost_35	2562274	1195691	Temporaire	2020	5		6
Grèves de la Motte	Mot_28	2563834	1197390	Permanent	2017	8		13
	Mot_13	2565140	1198863	Permanent	naturel	52		11
Cudrefin	Chab_11	2568968	1201811	Temporaire	2015	10		13
	Chab_08	2569812	1202674	Temporaire	2015	10		14
Fanel neuchâtelois	Tene_01	2568576	1206054	Permanent	2018	7	52	10

B. Modifications de l'âge de 6 décapages

Nom de la station	Âge initial	Raison	Âge modifié
Ches_16	13	Agrandissement d'un décapage réalisé en 2008	17
Chey_15	12	Agrandissement d'un étang naturel	52
Chey_18	33	Agrandissement d'un étang naturel	52
Chey_27	4	Agrandissement d'un décapage réalisé en 2014	11
Chey_28	2	Agrandissement d'un décapage réalisé en 2009	16
Tene_01	7	En lien avec les eaux du lac	52

C. Carte générale des stations



Carte générale des stations échantillonnées

ANNEXE 2

Liste des individus frais

Nombres totaux des individus frais (vivants et coquilles vides fraîches) des espèces aquatiques

Espèces	LR	Priorité	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
Gastéropodes aquatiques			68	396	148	636	22	471	103	607	242	2693
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)			0	13	8	10	2	21	1	8	13	76
<i>Anisus leucostoma</i> (Millet, 1813)			0	0	0	0	0	0	0	3	0	3
<i>Anisus vortex</i> (Linnaeus, 1758)	VU	3	7	29	0	3	0	0	0	0	5	44
<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	NT		1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Bithynia leachii</i> (Sheppard, 1823)	EN	3	0	0	0	0	0	0	0	0	8	8
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)			0	37	47	60	1	21	1	40	9	216
<i>Ferrissia californica</i> (Rowell, 1863)	NE		0	42	24	13	8	69	30	2	3	191
<i>Galba truncatula</i> (O.F.Müller, 1774)			0	0	0	3	0	10	0	0	0	13
<i>Gyraulus albus</i> (O.F.Müller, 1774)			0	2	1	3	0	31	0	0	4	41
<i>Gyraulus crista</i> (Linnaeus, 1758)	NT		0	4	1	11	0	11	2	0	1	30
<i>Gyraulus laevis/parvus</i>	NE		0	99	0	51	0	180	0	58	6	394
<i>Hippeutis complanatus</i> (Linnaeus, 1758)			0	31	1	29	3	15	1	0	76	156
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)			3	15	2	3	2	7	6	6	0	44
<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	NE		6	67	33	281	1	42	7	427	17	881
<i>Planorbarius corneus</i> (Linnaeus, 1758)			34	16	15	5	5	12	25	19	24	155
<i>Planorbis carinatus</i> O.F. Müller, 1774			4	8	1	36	0	2	3	2	8	64
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)			8	0	0	0	0	5	10	0	0	23
<i>Radix auricularia</i> (Linnaeus, 1758)			0	4	0	1	0	0	0	0	0	5
<i>Radix balthica</i> (Linnaeus, 1758)			0	0	9	2	0	1	0	8	0	20
<i>Radix labiata</i> (Rossmässler, 1835)			0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Segmentina nitida</i> (O.F. Müller, 1774)	VU	3	0	4	0	0	0	0	0	0	16	20
<i>Stagnicola cf. corvus</i>			5	2	5	8	0	5	12	11	0	48
<i>Valvata cristata</i> O. F. Müller, 1774			0	20	1	116	0	38	5	23	51	254
<i>Valvata macrostoma</i> Mörch, 1864	EN	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Valvata piscinalis</i> (O.F. Müller, 1774)			0	2	0	1	0	0	0	0	1	4
Bivalves			0	93	15	589	8	137	26	5	27	900
<i>Anodonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)	VU	3	0	30	0	2	0	1	0	0	0	33
<i>Anodonta cygnea</i> (Linnaeus, 1758)			0	3	6	49	3	1	0	0	0	62
<i>Corbicula fluminea</i> (O.F. Müller, 1774)	NE		0	1	0	7	3	1	0	0	0	12
<i>Musculium lacustre</i> (O.F.Müller, 1774)			0	4	1	36	0	3	0	1	2	47

Espèces	LR	Priorité	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Total
<i>Pisidium casertanum</i> (poli, 1791)			0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Pisidium milium</i> Held, 1836			0	2	2	56	0	5	1	0	8	74
<i>Pisidium nitidum</i> Jenyns, 1832			0	0	0	72	0	0	0	0	0	72
<i>Pisidium nitidum crassum</i> Stelfox, 1918			0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Pisidium obtusale</i> (Lamarck, 1818)	NT		0	1	1	46	1	18	3	3	1	74
<i>Pisidium pseudosphaerium</i> J. Favre, 1927	EN	2	0	32	4	23	0	107	18	0	0	184
<i>Pisidium subtruncatum</i> Malm, 1855			0	5	0	283	0	0	2	0	10	300
<i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus, 1758)			0	15	1	14	1	1	2	0	6	40
Total général			68	489	163	1225	30	608	129	612	269	3593

ANNEXE 3

A. Meilleurs modèles pour la richesse

Résultats de la sélection de modèle pour la richesse spécifique présentant un $\Delta AIC < 2.0$

	(Int)	Dev_rive	Nbre_veg	Surface	df	logLik	AICc	Delta	Weight
27	2.382	0.1720	0.1466	0.1375	5	-81.292	175.3	0	0.273
19	2.391	0.1860		0.1624	4	-82.904	175.5	0.23	0.243
11	2.391	0.1460	0.1756		4	-82.980	175.7	0.39	0.225
9	2.402		0.1875		3	-84.794	176.6	1.28	0.144
3	2.405	0.1547			3	-85.033	177.1	1.75	0.114

Meilleur modèle pour la richesse spécifique, avec leur degré de significativité (. = marginalement significatif, * = significatif, *** = hautement significatif).

	Estimate	Std. Error	Z value	Pr(> z)	
(Intercept)	2.38190	0.07302	32.620	> 2e-16	***
scale(Surface)	0.13748	0.07249	1.897	0.0579	.
scale(Dev_rive)	0.17204	0.06839	2.516	0.0119	*
scale(Nbre_veg)	0.14664	0.07915	1.853	0.0639	.

B. Meilleurs modèles pour la diversité

Résultats de la sélection de modèle pour la diversité (Indice de Shannon) présentant un $\Delta AIC < 2.0$

	(Int)	Dev_rive	Inondation	Nbre_veg	df	logLik	AICc	Delta	Weight
11	1.651	0.2241		0.2032	4	-19.513	48.8	0	0.513
7	1.729	0.2253	+		4	-20.211	50.2	1.4	0.255
3	1.651	0.2447			3	-21.675	50.4	1.59	0.232

Meilleur modèle pour la diversité (indice de Shannon), avec leur degré de significativité (. = marginalement significatif, * = significatif, *** = hautement significatif).

	Estimate	Std. Error	Z value	Pr(> z)	
(Intercept)	1.65089	0.09715	16.993	3.03e-15	***
scale(Dev_rive)	0.22410	0.09945	2.254	0.0332	*
scale(Nbre_veg)	0.20323	0.09945	2.044	0.0517	.