



La mulette perlière : un témoin précieux du creusement des vallées en Bretagne

Stéphane BONNET

Les mulettes perlières qui peuplent l'Elez sont génétiquement très lointaines des autres populations européennes. Les causes de cet isolement sont à rechercher dans l'histoire géologique des cours d'eau bretons et, singulièrement, dans la formation des cascades et chaos granitiques qui les ponctuent localement.

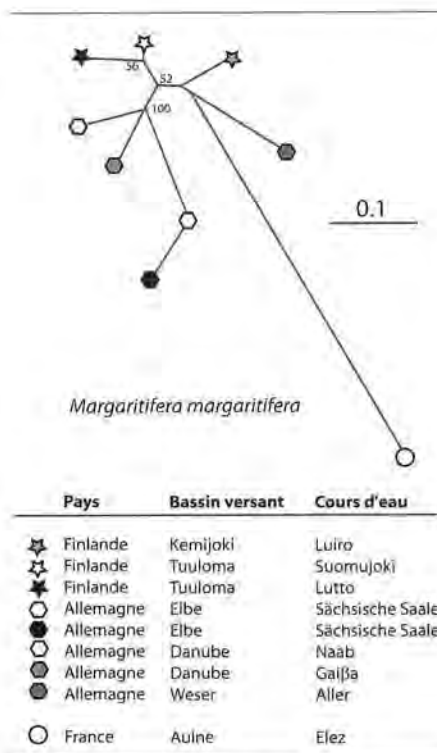
Isolement génétique et géographique des mulettes perlières de l'Elez

Parmi les études entreprises sur la population de mulettes perlières qui, dans les Monts d'Arrée, peuple le cours de l'Elez, il ressort des études phylogénétiques un résultat qui est particulièrement étonnant. Cette découverte est le fruit d'un éco-généticien allemand de l'Université de Munich, Juergen Geist, qui, dans le cadre de son doctorat, a étudié le génome des mulettes peuplant actuellement différents cours d'eau en Europe¹ (Allemagne : Elbe, Danube et Weser ; Finlande : Kemijoki et Tuuloma ; France : Elez : Geist & Kuehn, 2008). Juergen Geist démontre que les mulettes perlières de l'Elez sont caractérisées par une différenciation génétique exceptionnelle par rapport aux autres populations européennes [1]. Il démontre également que la population de l'Elez est caractérisée par une très faible variabilité génétique entre individus, signe que la population actuelle ne dérive que d'un nombre restreint de spécimens ou d'une très forte consanguinité de la population. Il ressort donc de cette étude un isolement génétique de la population des mulettes de l'Elez, preuve de leur évolution en système

clos, indépendamment des autres mulettes en Europe. Cette absence d'échanges entre les mulettes de l'Elez et les autres populations de mulettes implique forcément un isolement géographique. Ce sont les mécanismes à l'origine de cet isolement géographique que nous proposons d'envisager ici.

Le mariage de la mulette perlière et de la truite, ou « quand les mulettes prennent le bus »

La connaissance du cycle biologique de la mulette perlière est essentielle pour comprendre les mécanismes par lesquels les mulettes de l'Elez ont pu se trouver isolées dans le passé. Sans entrer dans le détail de la biologie et de l'écologie des mulettes ici (se référer à l'article de Emmanuel Holder dans le Tome 1 de *Pen ar Bed* n° 203), rappelons que les larves, les glochidies, initialement formées dans le marsupium des mulettes femelles, sont dans un premier temps expulsées dans le milieu aquatique. Leur développement inclut alors une phase parasitaire sur un poisson-hôte, saumon atlantique (*Salmo salar*), truites de mer (*Salmo trutta trutta*) ou truite fario (*Salmo trutta fario*), sur lequel les larves se fixent sur les fibres



[1] **Topologie de différenciation génétique entre les mulettes perlières peuplant différents cours d'eau d'Allemagne, de Finlande et de l'Elez dans les Monts d'Arrée (diagramme modifié d'après Geist et Kuehn, 2008).** Sur ce diagramme, la longueur des segments est une représentation du degré d'éloignement génétique entre les populations. Il apparaît clairement ici que les mulettes perlières peuplant l'Elez sont caractérisées par une différenciation génétique exceptionnelle par rapport aux autres espèces européennes.

branchiales et s'enkystent. Après une période de parasitage de quelques semaines à quelques mois, les larves se libèrent et se laissent tomber sur le fond de la rivière où elles s'enfouissent alors complètement, préférentiellement dans un substratum sablo-graveleux. Au bout d'une vingtaine d'années et ensuite pendant leur vie adulte, les mulettes perlières vivront enterrées jusqu'aux deux tiers dans le substrat de la rivière.

De ce cycle biologique très particulier, on peut énoncer quelques généralités qui serviront de guide à notre compréhension des mécanismes migratoires des mulettes perlières et des facteurs susceptibles de provoquer l'isolement d'une population

donnée. Notons dans un premier temps que les capacités de mouvement propre des mulettes semblent très limitées dans l'espace, les mulettes étant avant tout sédentaires, même si des sillons témoignent du déplacement local d'individus sur le fond des cours d'eau. Des études de marquage sur des périodes de l'ordre de la dizaine d'années ont d'ailleurs montré la quasi immobilité des adultes. Sont également mises en évidence des relations entre les caractéristiques hydrodynamiques des cours d'eau (vitesses des courants, cisaillement sur le fond de la rivière, turbulence, etc. - voir par exemple Zigler *et al.*, 2008 -) et la répartition spatiale des populations sur le fond. Il apparaît clairement que les mulettes ne s'établissent pas, ou ne subsistent pas, sur les zones à fort hydrodynamisme. Les glochidies, quant à elles, n'ont une durée de vie que de quelques jours et il est admis qu'elles n'ont une capacité de fixation sur un poisson-hôte que sur une très faible distance en aval de leur lieu d'émission (Jansen *et al.*, 2001). Les possibilités de migration des mulettes et de leurs larves lors du transport par les courants, vers l'aval des cours d'eau, semblent donc assez faibles, même si elles ne sont pas encore totalement appréciées aujourd'hui. L'existence d'une phase parasitaire au sein d'un poisson-hôte est assurément le seul mécanisme migratoire efficace pour les mulettes perlières. Dès lors, l'histoire des cours d'eau et de leurs connections passées s'avère fondamentale pour comprendre les flux migratoires des poissons-hôtes et les possibilités d'homogénéisation génétique, ou au contraire d'isolement, des mulettes perlières.

Contexte géologique et géomorphologique du développement des mulettes perlières en Bretagne

L'article de synthèse de Michel Ballèvre sur le développement des Unionidés au cours des temps géologiques (Rivières et mulettes en Bretagne : une histoire au long cours , ce *Penn ar bed*, pp. 12-39) met en évidence une première piste susceptible d'expliquer l'isolement génétique des mulettes de l'Elez. Rappelons que, pour le géologue, les fleuves et la géographie qu'ils dessinent ne sont pas des objets immuables ; nous savons par exemple que jusqu'à un passé récent, il n'y a "que"

quelques millions d'années, les réseaux hydrographiques de la Seine et de la Loire après sa sortie du Massif Central ne faisaient qu'un. À la faveur de telles connections entre des cours d'eau individualisés aujourd'hui, les poissons-hôtes ont pu entretenir une homogénéisation des populations de mulettes.

Les archives géologiques nous permettent de distinguer trois familles de cours d'eau en Bretagne, suivant les connections qu'il y a pu y avoir entre eux à la faveur des mouvements tectoniques, des changements climatiques et des variations du niveau marin qui ont ponctué son histoire géologique. Une première famille comprend tous les réseaux hydrographiques qui drainent le nord de la Bretagne et aboutissent dans la Manche : Couesnon, Rance, Gouessant, Gouet, Trieux, etc. Lors des périodes froides du Quaternaire, alors que le niveau marin était beaucoup plus bas qu'actuellement (environ -120 m par rapport à l'actuel il y a seulement 18 000 ans par exemple), ces cours d'eau se connectaient au grand fleuve qui occupait le centre de la Manche alors exondée, le « fleuve Manche », issus entre autres de la jonction du Rhin, de la Meuse, de la Seine et de la Tamise. Un deuxième groupe de cours d'eau comprend les réseaux hydrographiques du sud de la Bretagne qui, par un mécanisme similaire, ont pu se connecter à la Loire dans la prolongation du cours que nous lui connaissons actuellement, sur le plateau sud-armoricain alors exondé. C'est possiblement le cas de la Vilaine et du Blavet, même si nous n'en sommes pas certains. Dans chacune de ces deux grandes familles, les connections réalisées entre cours d'eau lors des bas niveaux marins ont potentiellement permis les échanges de glochidies via les migrations de leurs poissons-hôtes, de telle sorte que l'on peut s'attendre à une certaine homogénéité génétique des mulettes perlières qui les peuplent. Notons que l'existence avérée d'une connection entre la Seine et la Loire dans le passé géologique récent (voir la figure [17] de l'article de Michel Ballèvre p. 35), il y a quelques millions d'années, mène à penser que le degré de différenciation génétique entre les populations de mulettes de ces deux familles de cours d'eau n'est probablement pas très important, compte tenu des vitesses classiques de mutation génomique. Finalement, le troisième groupe comprend des cours d'eau qui n'ont jamais été connectés avec les deux familles précédentes, y compris pendant les bas

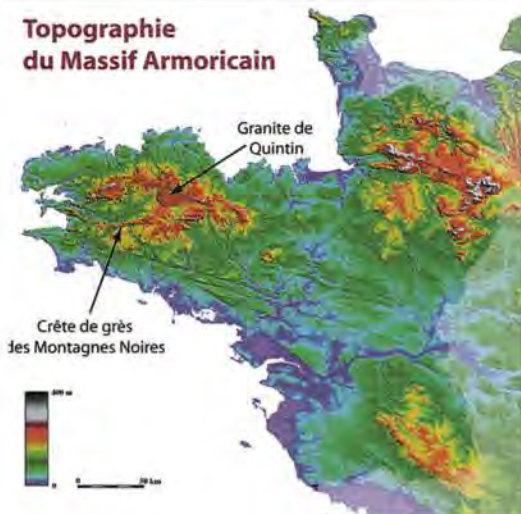
niveaux marins des périodes froides du Quaternaire. Il s'agit de l'Aulne et, possiblement, en Bretagne sud, de l'Odé et du Scorff. Les mulettes peuplant ces cours d'eau ont ainsi probablement évolué en toute indépendance des populations occupant les autres cours d'eau de Bretagne et plus généralement du Nord de la France. Cette situation très particulière fournit donc une première explication à l'isolement génétique des mulettes peuplant l'Elez, cours d'eau affluent de l'Aulne.

Contexte géomorphologique du développement des mulettes de l'Elez

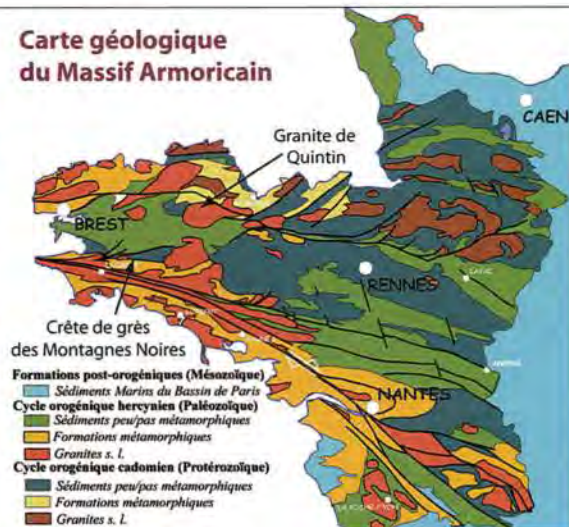
À cette première cause d'isolement des populations de mulettes de l'ouest armoricain se surimpose un deuxième mécanisme, très local, lié à la formation du relief très spécifique au site occupé par les mulettes de l'Elez. Alors que le premier mécanisme envisagé est lié aux connections planimétriques entre les cours d'eau, ce second mécanisme est lié au creusement même des vallées.

Les réseaux de vallées et de crêtes, qui forment aujourd'hui la topographie armoricaine, résultent en grande partie d'une érosion par les fleuves et les rivières durant le Quaternaire. Actuellement, il n'existe pas de datation directe qui permette de fixer l'âge de l'initiation du creusement de ces vallées. Seuls des arguments indirects permettent d'estimer que ce creusement a probablement débuté il y a moins d'un million d'années (Bonnet, 1998). Les études géomorphologiques réalisées à l'échelle du Massif Armoricaire (Bonnet, 1998 ; Bonnet *et al.*, 1998 ; Bonnet *et al.*, 2000) ont montré que le creusement de ces vallées est la conséquence d'un lent soulèvement d'échelle régionale du continent armoricain, phénomène confirmé par différentes autres méthodes (Le Notre *et al.*, 1999 ; Lague *et al.*, 2000 ; Brault *et al.*, 2004). Ce soulèvement est lié à une activité tectonique récente qui se manifeste également par une sismicité importante en Bretagne (voir par exemple la sismicité de la France métropolitaine enregistrée depuis 1980 sur le site du Réseau National de Surveillance Sismique : <http://renass.u-strasbg.fr/>). On se souvient également du séisme d'Hennebont du 30 septembre 2002, qui a atteint une magnitude de

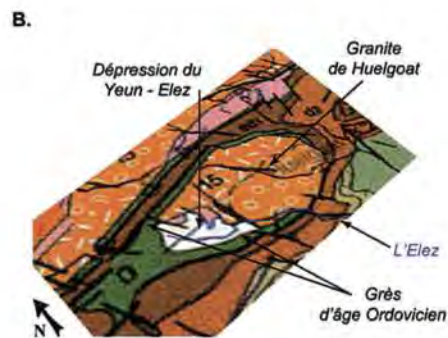
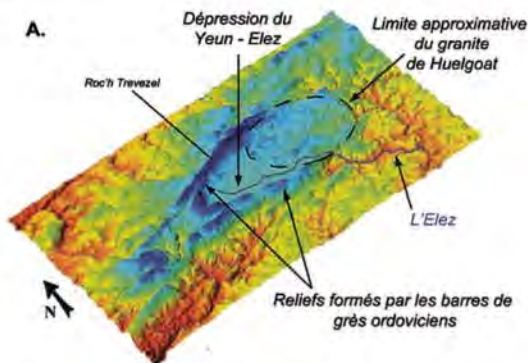
Topographie du Massif Armorican



Carte géologique du Massif Armorican



[2] La comparaison de la topographie du Massif Armorican (ici une représentation de la topographie numérique) et de la nature de son substrat géologique montre des correspondances frappantes, signe que certaines lithologies sont plus résistantes à l'érosion que d'autres. Certains massifs de granites et les roches de leur auréole de métamorphisme de contact sont par exemple mis en relief quand les roches environnantes sont de nature schisteuse. C'est également le cas des barres de grès d'âge Ordovicien, les « grès armoricains ».



[3] Trois vues en perspective de la dépression du Yeun-Elez, au sein des Monts d'Arrée. Le cours de l'Elez a été souligné en bleu.

A- Vue en perspective de la topographie numérique montrant les reliefs formés par les barres de grès armoricain et le contour du granite de Huelgoat.

B- Vue en perspective de la carte géologique à l'échelle du 1/1 000 000 montrant la correspondance entre la géologie du substratum et les grands traits du relief.

C- Bloc diagramme des Monts d'Arrée réalisé par André Guilcher (d'après Guilcher, 1949).

4.3, ce qui est très loin d'être négligeable. La nature des roches qui composent le sous-sol, et en particulier leur dureté vis-à-vis de l'érosion, est un des autres facteurs qui a énormément influencé la genèse des vallées armoricaines dans le dernier million d'années. Le simple examen d'une image de la topographie de la Bretagne, et sa comparaison avec une carte géologique, permet en effet de définir très rapidement des formations géologiques plus résistantes à l'érosion que d'autres, car visibles en relief dans la topographie [2]. À l'échelle de la Bretagne, les granites et leur auréole de métamorphisme de contact sont généralement mis en relief quand leur encaissant est de nature schisteuse. Les bordures de certains granites sont ainsi particulièrement nettes, l'exemple le plus net correspondant à la bordure sud du granite de Quintin. Mais ce sont les grès/quartzites de la formation dite des « grès armoricains », d'âge Ordovicien, qui semblent les plus résistants à l'érosion. Ils forment par exemple les crêtes des Montagnes Noires et des « synclinaux » du Sud de Rennes.

Dans les terres, le creusement des fleuves et de leurs affluents pendant le dernier million d'années a conduit dans certains cas à la formation de véritables gorges aux flancs abrupts (gorges du Corong, gorges du Daoulas, gorges du Diable, etc.), tandis que dans d'autres cas, une érosion importante des versants contemporaine du creusement des rivières a conduit à la formation de vallées très ouvertes, à l'aspect peu encaissé. Localement, la résistance à l'érosion du substrat géologique est ainsi un des facteurs majeurs à l'origine des paysages contrastés que l'on connaît en Bretagne. Les effets des différences de dureté des roches du sous-sol sont également visibles dans le lit même des fleuves et rivières. Aux roches les plus dures correspond généralement des sections de rivières étroites, à forte pente et à granulométrie du fond plus importante, voire à une absence d'alluvions dans le lit des cours d'eau.

Caractéristiques géomorphologiques de l'Elez et de la dépression du Yeun-Elez

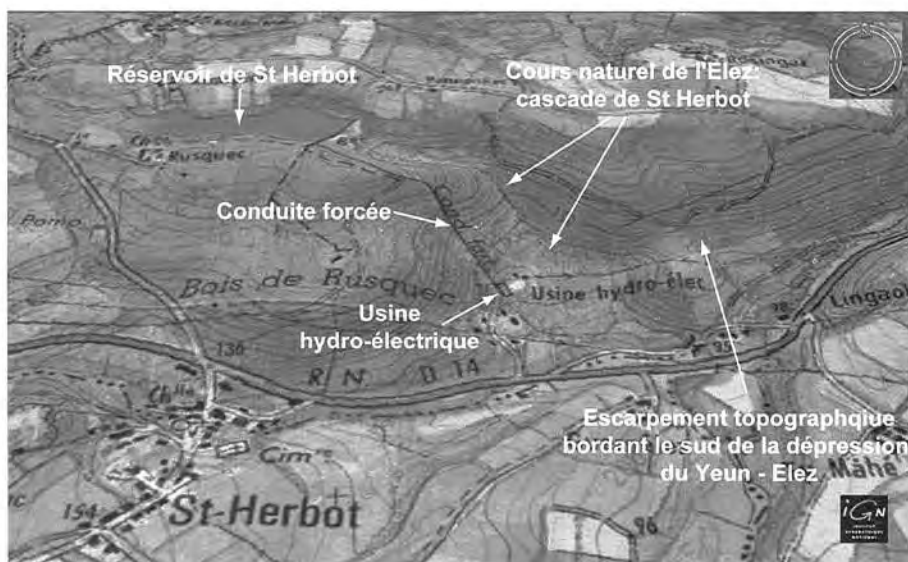
Au sein des Monts d'Arrée, les mulettes perlières de l'Elez étudiées par Jürgen Geist peuplent une dépression topographique, la dépression du Yeun-Elez [3]. Dans ce contexte armoricain très spécifique, les particularités géomorphologiques de cette dépression sont liées à la conjonction, unique dans le Massif Armoricain, de deux effets de résistance des roches sur l'érosion. Géologiquement, le sous-sol de la dépression du Yeun-Elez est constitué de schistes tandis que les crêtes qui ceignent la dépression au Nord, à l'Ouest et au Sud, correspondent à des roches très résistantes du substratum. Il s'agit de grès et de quartzites, qui forment un grand croissant ouvert vers l'Est dans la topographie régionale. Aucune rivière n'a réussi à « percer » ces barres rocheuses de telle sorte que la dépression a été protégée de l'érosion récente dans ces trois directions. Cette situation très particulière est complétée par la présence du granite de Huelgoat du côté Est de la dépression. L'Elez, qui draine la dépression schisteuse, s'écoule sur le granite de Huelgoat avant de rejoindre l'Aulne dans les schistes du bassin de Châteaulin. Ici, la bordure du granite de Huelgoat et les cornéennes de son auréole de métamorphisme forment un grand escarpement dans la topographie [4]. Sur cet escarpement, au niveau de sa sortie du granite de Huelgoat, l'Elez est marquée par une section de forte pente (plusieurs degrés) marquant un dénivelé de plus de 100 mètres de haut [5] et occupée par une cascade, la cascade de St Herbot, qui emprunte un impressionnant chaos granitique au niveau du bois de Rusquec [6] [7]. Cette configuration très particulière en Armorique a d'ailleurs conduit à la construction d'une usine hydroélectrique qui exploite ce dénivelé d'altitude du cours

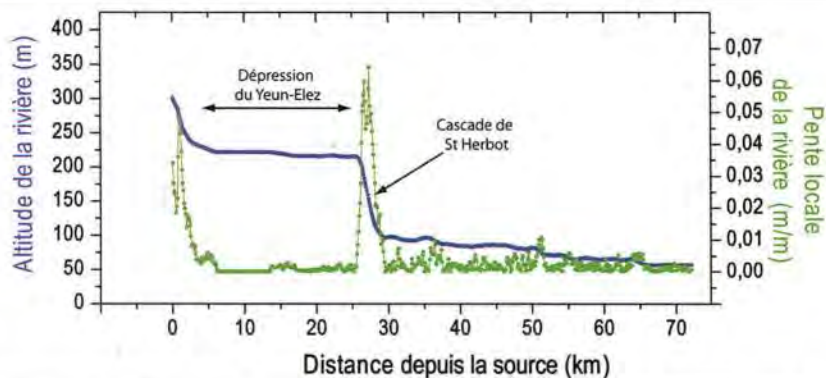
[4] Différentes vues de la morphologie de la bordure sud de la dépression du Yeun-Elez (haut : photographie ; milieu : vue en perspective d'une photographie aérienne ; © GEOPORTAIL 2007 ; bas : vue en perspective de la carte topographique au 1/25 000 ; © GEOPORTAIL 2007). Le grand dénivelé topographique visible sur ces documents est formé par un contraste de lithologie du substratum géologique : il correspond à la bordure du granite de Huelgoat et aux roches de son auréole de métamorphisme de contact. Quand il recoupe cet escarpement topographique, le cours de l'Elez forme une grande cascade occupée par un chaos granitique, la cascade de St Herbot. ►

Ouest

Est

L'Elez
(cascade de St Herbot)





[5] Profil en long de l'Elez depuis sa source jusqu'à sa jonction avec l'Aulne, montrant la rupture de pente de la cascade de St-Herbot (notez l'importante exagération verticale, de l'ordre d'un facteur 100).

d'eau et à la construction d'une retenue d'eau en amont, le réservoir de St Herbot [4]. D'un point de vue géomorphologique, le développement de cette cascade majeure dans le profil de l'Elez a eu comme conséquence d'empêcher la propagation de l'érosion au sein de la dépression du Yeun-Elez. Cette dépression représente par conséquent une

portion de topographie armoricaine rescapée de l'érosion qui a entaillée la majeure partie de la Bretagne durant le dernier million d'années. Géologiquement il s'agit ainsi d'une topographie « fossile », dont la préservation est liée à la conjonction inédite de deux effets liés aux contrastes de résistance du substrat géologique à l'érosion.

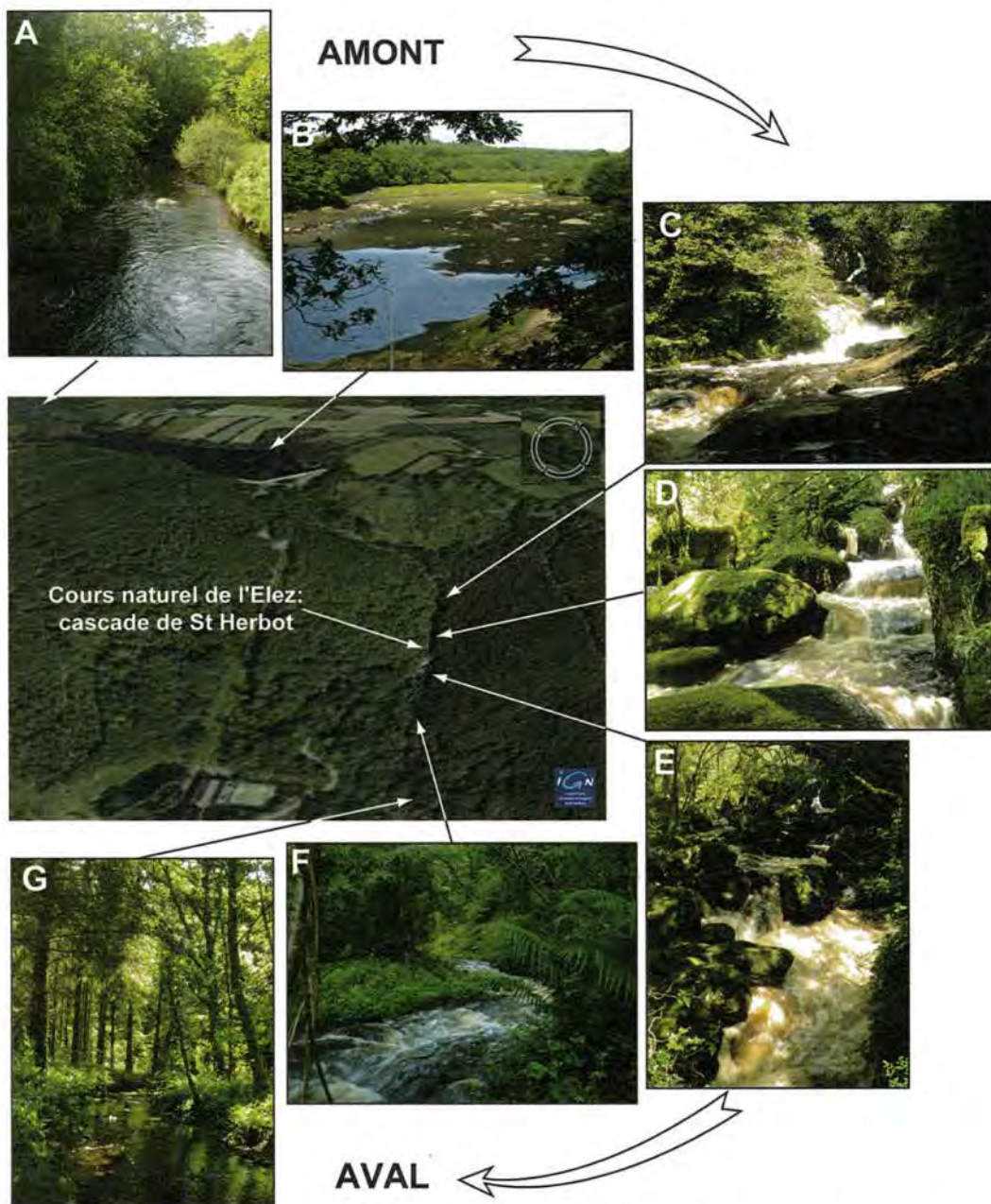


54. HUELGOAT – Panorama de la Vallée à l'entrée de la Cascade de Saint-Herbot



507. SAINT-HERBOT – La Cascade et le Moulin

[6] Photographies montrant l'amont de la cascade de St-Herbot avant la construction du réservoir de St-Herbot.



[7] Photographies montrant l'enchaînement des morphologies de l'Elez entre l'amont et l'aval de la cascade de St-Herbot. A - Cours relativement tranquille de l'Elez en amont de la cascade et du réservoir de St Herbot. C'est ici qu'est établit une des plus grandes colonies de mulette perlière au sein de la dépression du Yeun-Elez. B - L'Elez au niveau du réservoir de St-Herbot, ici en cours de vidange (juin 2008). Notez les innombrables blocs de granites découverts à cette occasion. C, D, E - différentes vues du chaos granitique (granite de Huelgoat) qui occupe la cascade de St-Herbot. Ce chaos est pratiquement continu sur un dénivelé total de plus de 100 mètres. F - Cascade de St-Herbot en aval du chaos granitique, au niveau des roches de l'auréole de métamorphisme du granite de Huelgoat. On ne trouve plus ici de blocs de granite mais la rivière a toujours un fort gradient du fait de la très forte résistance à l'érosion de ces roches métamorphiques (cornéennes). G - l'Elez en aval de la cascade de St-Herbot, lorsque la pente de la rivière est redevenue faible.

Isolement des populations de mulettes dans la dépression du Yeun-Elez

Tout comme la cascade de St-Herbot marque une limite érosive qui a permis de préserver une topographie « fossile », elle participe également à l'isolement génétique des mulettes perlières qui occupent, en amont, la dépression du Yeun-Elez. Elle représente en effet un obstacle majeur à la migration des poissons-hôtes des mulettes perlières : aucune truite n'est en mesure aujourd'hui de remonter cette cascade étant donné sa pente et l'importance du chaos qui l'occupe. Ainsi, les mulettes perlières de la dépression du Yeun-Elez se trouvent coupées des autres populations européennes : elles ne reçoivent pas de glochidies issues des populations situées en aval et en sont donc isolées génétiquement, tandis qu'elles ne participent peu ou pas à la variabilité génétique de l'espèce vers l'aval étant donné la faible préservation des glochidies lorsqu'elles sont transportées, sans poisson-hôte, vers l'aval des cours d'eau.

Les études géomorphologiques menées sur différentes cascades localisées sur des contrastes lithologiques en Bretagne montrent que durant le dernier million d'années, alors qu'en aval les rivières creusaient la topographie, la hauteur et la pente des cascades lithologiques ont progressivement augmenté au cours du temps (Bonnet, 1998), de sorte que leur rôle de barrage a progressivement été

accentué. Dans ce contexte, la détermination de l'âge génétique de l'individualisation des mulettes de l'Elez² serait une donnée précieuse pour le géomorphologue, puisque cet âge permettrait de dater, pour la première fois, la formation d'une cascade !

La mulette perlière s'est donc trouvée doublement piégée, dans l'ouest de la Bretagne puis dans la dépression du Yeun-Elez, par la réorganisation des réseaux hydrographiques à long terme (depuis peut-être plusieurs dizaines de millions d'années), et par le creusement des vallées à plus court terme (depuis un million d'années). En ce sens, la mulette perlière est un témoin vivant (et fragile !) de l'histoire des eaux et des reliefs bretons. ■

Notes

¹ voir également l'article de Jürgen Geist et Emmanuel Holder dans le volume de *Pen ar Bed* n°203: Geist & Holder, 2008

² c'est-à-dire l'âge de séparation génétique de la lignée de mulettes de l'Elez qui peut être calculé connaissant le taux moyen de mutations génétiques chez cette espèce

Stéphane BONNET Maître de conférences, Géosciences Rennes (UMR/CNRS 6118), Université de Rennes 1, 35042 Rennes Cedex, sbonnet@univ-rennes1.