Changements des communautés biologiques littorales et piscicoles dans le Léman : en relation aves les pressions sur l'écosystème

Autor(en): **Lords-Crozet, Brigitte / Gerdeaux, Daniel / Perfetta, Jean**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences [2004-ff.]**

Band (Jahr): **66 (2013)**

Heft 2

PDF erstellt am: **04.06.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-738481

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Changements des communautés biologiques littorales et piscicoles dans le Léman

en relation avec les pressions sur l'écosystème

Brigitte LODS-CROZET[1], Daniel GERDEAUX[2] et Jean PERFETTA[3]

Ms. reçu le 9 juillet 2013, accepté le 31 juillet 2013

Abstract

Changes in littoral and fish communities in Lake Geneva in relation with ecosystem stressors. – *Changes in aquatic vegetation, benthic and fish communities were appreciated regarding stressors in the Lake Geneva system. The main drivers are anthropic as the trophic changes during the last fifty years, the riverine habitat destruction and the better connections between the hydrosystems which enhanced exotic species propagation. Historical aspects, the state of art and perspectives were analysed on three communities (hydrophytes, benthic invertebrates and fish). The water quality improvement is discernible upon biological assemblages, especially with characean vegetation come back and the good whitefish recruitment. The potential impacts of exotic species settlement were partly documented and will need the strengthening of monitoring programs, in particular on the zoobenthic compartment.*

Keywords: *benthic invertebrates, fish, hydrophytes, long-term, lake, littoral zone, stressor*

Résumé

L'évolution de la végétation aquatique et des communautés benthiques et piscicoles est appréciée en regard des pressions sur le système lémanique. Les facteurs clés identifiés sont d'ordre anthropique, comme les changements de niveau trophique au cours des cinquantaines dernières années, la destruction des habitats rivulaires et l'accroissement des connexions entre les hydrosystèmes qui a favorisé la propagation d'espèces végétales et animales exogènes. L'historique, l'état des lieux et les perspectives sont analysés au niveau de trois communautés biologiques (hydrophytes, invertébrés benthiques et poissons). L'amélioration de la qualité des eaux est perceptible sur les communautés biologiques, notamment avec le retour des characées et la bonne dynamique des corégones. Les impacts potentiels de l'installation d'espèces exogènes sont partiellement documentés et nécessiteront le renforcement des programmes de suivi, particulièrement sur le compartiment zoobenthique.

Mots-clés: *invertébrés benthiques, poissons, hydrophytes, long-terme, lac, zone littorale, pression*

Introduction

La colonisation initiale de l'écosystème à la fin des glaciations s'est vraisemblablement faite par une connexion transitoire avec le bassin hydrographique du Rhin. Puis, durant des millénaires, le Léman a été préservé des échanges biologiques par un isolement naturel, géographique et hydrologique, des bassins du Rhône aval et du Rhin. Au début du XVIIe siècle, une connexion provisoire avec le bassin du Rhin a été à

[1] *Direction Générale de l'Environnement, Division Protection des Eaux, Etat de Vaud, Boveresses 155, 1066 Epalinges, Suisse*
E-mail: brigitte.lods-crozet@vd.ch
[2] *8, route de Tully, 74200 Thonon, France.*
[3] *Chemin des Voirons 36, 1213 Petit-Lancy, Suisse.*

nouveau établie par la construction du canal d'Entreroches entre l'Orbe et la Venoge et exploitée durant un siècle. L'augmentation des activités humaines dès le XIXe siècle (urbanisation, transports, échanges commerciaux, industrialisation) et l'ouverture de canaux entre les bassins du Danube et du Rhin en 1992 ont facilité l'arrivée d'espèces végétales et animales à fort potentiel d'expansion. La forte anthropisation du bassin versant (p.ex. population de Lausanne: 50 000 en 1900, 140 000 en 2011) a induit de profonds changements au niveau de l'écosystème lémanique. C'est à partir de cette époque que sont construits des remblais pour les voies de communication, des infrastructures portuaires, un barrage à Genève pour assurer la régulation du niveau des eaux et des barrages sur de nombreux cours d'eau en amont du Léman. Les rives sont profondément remaniées avec par exemple l'endiguement des embouchures de rivières, l'assèchement de marais côtiers et le remblai de la zone littorale. Une autre conséquence de l'augmentation de la population sera l'apport croissant en éléments nutritifs dans le lac avant la mise en place, dès les années 1960, de systèmes d'épuration des eaux, puis de la déphosphatation à partir de 1972. Ce processus d'eutrophisation des eaux est actuellement maîtrisé, mais ses conséquences sur les communautés biologiques se font encore sentir.

Le phénomène d'introduction, dans une aire géographique donnée, d'espèces exogènes (= non-indigènes) a depuis toujours existé, soit de manière naturelle soit favorisé par l'homme. Mais depuis quelques décennies, l'arrivée d'espèces végétales ou animales non-indigènes prend de plus en plus d'ampleur car l'échelle de temps à laquelle se déroule ce mécanisme est bien plus rapide que celle liée à des processus écologiques. Alors qu'auparavant, le fait que des espèces traversent des barrières biogéographiques était un phénomène à faible probabilité, aujourd'hui, il est très commun et les taux de transferts sont bien plus importants que par le passé. On estime généralement que sur 1000 espèces introduites, 100 s'acclimatent et 10 se naturalisent (maintien avec reproduction) et, une seule de ces dernières devient invasive et provoque des perturbations écologiques et/ou socio-économiques. En général, il faut un certain «temps de latence» avant qu'une espèce introduite ne prolifère et devienne invasive. C'est le temps qu'il faut à l'espèce pour s'adapter dans son nouvel environnement.

Le but de cet article est de faire une revue des changements des communautés biologiques littorales (végétation et invertébrés aquatiques) et des peuplements piscicoles en réaction aux pressions comme le processus eutrophisation-oligotrophisation des eaux de ces 50 dernières années et à l'arrivée d'espèces végétales et animales exogènes.

La végétation aquatique littorale

Présentation et historique des études

La végétation macrophytique est constituée de plantes visibles à l'œil nu, généralement de grande taille, produisant des fleurs et des graines, plus ou moins enracinées dans le sédiment et se développant dans l'eau. Elles ne sont pas à confondre avec le phytoplancton, constitué d'algues microscopiques flottant en pleine eau, ou les algues filamenteuses, formant des tapis sur les fonds. En raison de leur structure plus élaborée et de leur mode de reproduction particulier, les algues de la famille des characées sont assimilées aux macrophytes.

En milieu lacustre, les macrophytes sont confinés sur la zone littorale, où ils peuvent à la fois s'enraciner et capter l'énergie de la lumière. La nature du sédiment, la transparence de l'eau et l'abondance de nutriments (niveau trophique) sont les principaux facteurs déterminant la colonisation par la végétation macrophytique de la beine lacustre (plateau littoral limité au large par une forte rupture de pente).

Les végétaux aquatiques, premier maillon de la chaîne trophique, jouent un rôle essentiel dans l'écosystème en produisant de l'oxygène par photosynthèse et en assimilant du gaz carbonique (CO_2) pour la production de matière organique.

La végétation macrophytique joue également un rôle indirect important dans l'écosystème lacustre en servant de support, de source de nourriture, de site de reproduction et de refuge pour de nombreux invertébrés et espèces de poissons comme la perche, le brochet, et la tanche par exemple.

Par leur sédentarité et leur durée de vie pluriannuelle, les macrophytes sont également reconnus comme indicateurs de la qualité du milieu aquatique, et plus particulièrement de son niveau trophique.

Les premières indications sur la végétation aquatique du Léman, sous forme de publications dans des revues scientifiques ou d'échantillons d'herbier, datent de la seconde moitié du XIXe siècle, mais ne concernent que des espèces ou des sites particuliers. (Reuter 1867; Müller 1881; Barbey 1884; Wilczek 1895; Hochreutiner 1896, 1897). C'est F.A. Forel qui consigne la première description générale de la végétation aquatique du Léman dans sa monographie (1901-1904). Seules quelques études particulières (Chodat 1917; Villaret 1951; Duperrrex 1952; Blanc 1956; Bolay 1958; Weber 1958) sont publiées jusqu'en 1972, année du premier recensement exhaustif

de la végétation aquatique du Léman, avec l'aide de photographies aériennes en couleur (Lachavanne et Wattenhofer 1975).

Il faut à nouveau attendre plus de 20 ans pour une deuxième étude, en 1997-98, permettant de décrire les peuplements macrophytiques du Léman et leur évolution dans 6 secteurs de rive de typologie différente (Durand et Demierre 1999). Dans cet intervalle, plusieurs relevés localisés de végétation aquatique sont effectués pour diverses expertises et études d'impact sur l'environnement. A citer en particulier les études réalisées pour les cantons de Vaud et de Genève en 1992 (Ecotec 1993a et b) qui ont concerné l'ensemble des rives vaudoises et genevoises.

Enfin, en été 2009 est réalisée une étude visant à définir l'état écologique du Léman à partir de la végétation macrophytique selon les critères de la Directive cadre sur l'eau de l'Union européenne (DCE) (Aquaplus 2010). Contrairement aux études précédentes, l'appréciation est basée sur les relevés détaillés en plongée autonome de transects perpendiculaires à la rive.

2. Etat de la végétation aquatique en 2009

Les recensements effectués durant l'été 2009 ont porté sur 50 transects perpendiculaires à la rive, répartis dans 6 secteurs du lac représentatifs. Au total, c'est une surface de beine littorale de 25,7 ha qui a fait l'objet de relevés détaillés.

Sur la base de ces 50 transects, la végétation macrophytique du Léman en 2009 peut être résumée comme suit (Tableau 1):

- la profondeur maximale colonisée oscille entre 8.8 et 13.5 m.
- 17 espèces ont été répertoriées, soit 4 espèces d'algues charophycées et 13 plantes vasculaires. Parmi ces dernières, une seule est émergente, le roseau commun (*Phragmites australis*).
- l'espèce la plus fréquente est *Myriophyllum spicatum* (Fig. 1b), présente dans 49 des 50 transects; elle est suivie de *Potamogeton perfoliatus* (43 transects), *P. pectinatus* (42) (Fig. 1a) et *P. lucens* (23). A l'inverse, *Chara denudata, Potamogeton* x *nitens* et *Phragmites australis* n'ont été observés que dans un seul transect.
- en terme d'abondance, la végétation macrophytique est dominée par *P. pectinatus* (27%) (Fig. 1a), suivi de *Ch. globularis* (22%) et *P. perfoliatus* (17%). Quatre espèces représentent en revanche moins d'un pourcent de l'abondance totale observée: *Ceratophyllum demersum, P.* x *nitens, Ch. denudata et Phr. australis*.
- la répartition de certaines espèces autour du lac est inégale; ainsi, les characées (Fig. 1c) très présentes dans le Petit-Lac et sur la rive nord du Grand-Lac, sont quasiment absentes du reste du Léman, à l'exception du delta du Rhône. À l'inverse, *M. spicatum* (Fig. 1b), qui préfère les sédiments plus grossiers, est présent partout, mais, contrairement aux characées, est plus abondant dans la partie orientale du lac.
- la richesse spécifique varie fortement suivant le secteur; en effet, si toutes les 17 espèces recensées dans le Léman sont présentes sur la rive gauche du Petit-Lac, seules six d'entre elles ont été observées sur la rive droite du Haut-Lac (Lavaux).

3. Evolution des peuplements macrophytiques

La comparaison des données disponibles entre 1904 et 2009 permet de décrire l'évolution générale de la végétation aquatique du Léman.

La profondeur maximale colonisée par la végétation macrophytique fournit également des informations sur le fonctionnement du lac, puisque cette profondeur est, entre autres, fonction de la pénétration de la lumière, donc de la transparence de l'eau. Les informations fournies par les différents auteurs sont

Tableau 1. Nombre d'espèces de macrophytes recensées dans le Léman. [ ] = pas de détermination spécifique ; références voir dans le texte ; L & W : Lachavanne & Wattenhoffer 1975.

Catégorie / Références	1904 Forel	1975 L & W	1992 Ecotec	1997 Ecotec	2009 Aquaplus
characées	9	3	[1]	3	3
macrophytes émergents	14	7	9	4	2
macrophytes à feuilles flottantes	6	5	3	1	0
macrophytes submergés	15	17	13	15	13
Total	**44**	**32**	**[26]**	**23**	**18**
Surface étudiée (ha)	-	3080	2280	2038	25.7

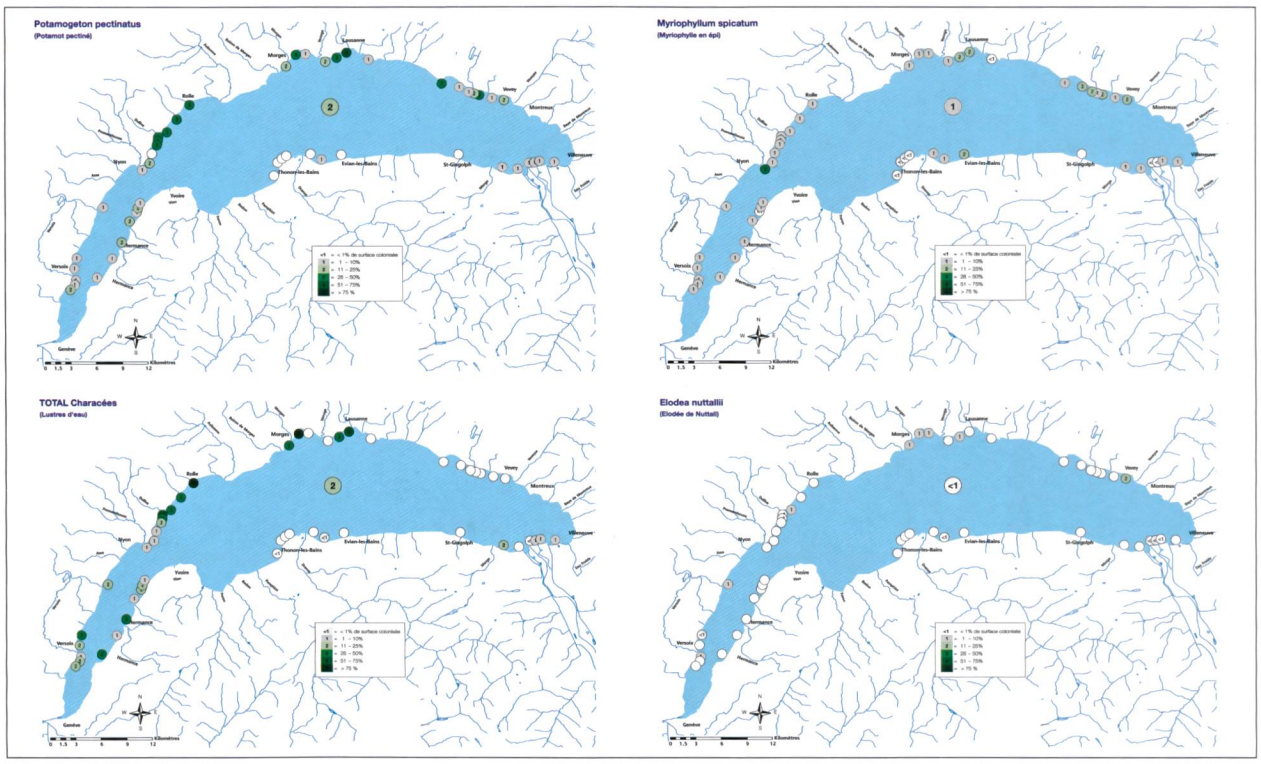

Fig. 1. (a-d). Cartes de répartition et abondance relative de Potamogeton pectinatus *(a);* Myriophyllum spicatum *(b); des characées (c) et de* Elodea nuttallii *(d).*

Tableau 2. Profondeur maximale atteinte par différents genres et espèces de macrophytes du Léman entre 1904 et 2009.

	1904	1975	1997	2009
Prof. (m)	25	12	10	13
Genre/espèce	*Nitella* sp.	*Nitellopsis obtusa*	*Chara* sp.	*Chara* sp. + *Nitellopsis obtusa*

résumées dans le tableau 2. Les derniers résultats de 2009 semblent indiquer une tendance positive avec une augmentation des profondeurs colonisées.

La richesse floristique évolue différemment selon les ceintures végétales (Tableau 1). Si Forel (op. cit) citait 14 espèces émergentes à la fin du 19e siècle, Lachavanne et Wattenhofer (1975) n'en dénombraient plus que 7 en 1975, et Ecotec 9 en 1992 et 4 en 1997. La ceinture des plantes à feuilles flottantes semble également en régression, puisque seules trois, voire une seule espèce étaient encore observées en 1992, respectivement 1997, alors que Forel en citait 6 au début du siècle. Au niveau des macrophytes submergés, l'évolution diffère entre les characées et les phanérogames. Les premières subissent un recul très net entre 1904 (9 espèces) et aujourd'hui (3 espèces, dont une nouvelle). C'est en particulier le genre *Nitella* qui est concerné, puisqu'aucune des 4 espèces citées par Forel n'a été retrouvée. Les macrophytes submergés montrent une certaine stabilité, avec des fluctuations entre 17 et 13 espèces selon les études, mais sans tendance significative. Les plantes émergentes ont certainement payé un lourd tribut à l'aménagement des rives, aux remblais littoraux et à la régulation du niveau du lac, comme le prédisait Forel (op.cit.): «*C'est avec tristesse que nous parlerons ici de la destruction d'espèces végétales par l'envahissement des habitations des hommes.*» et «*Les eaux varient de hauteur, de l'été à l'hiver, d'un à deux mètres. (...) Cette variation (...) a en revanche une grande importance pour la zone inondable de la grève*». Aujourd'hui, la plupart des stations citées par Forel ont disparu et les espèces émergentes rescapées sont à considérer comme des reliques. Les seuls vestiges de rives naturelles avec roselière subsistent aux Grangettes (embouchure du Rhône) et à la Pointe-à-la-Bise (rive gauche du Petit-Lac) .

Le même constat vaut pour les *espèces à feuilles flottantes*, dont les 5 espèces répertoriées en 1975 ne colonisaient que quelques sites particuliers (étangs aménagés en liaison avec le lac, bras-mort du Rhône)

Dans la catégorie des plantes submergées, l'évolution des espèces est illustrée par quelques exemples particuliers:

- Le potamot pectiné (*Potamogeton pectinatus*): Forel considérait cette espèce comme «*très intéressante par les variations de son aire d'extension (...) très peu répandue dans le lac vers le milieu du 19e siècle, elle n'existait pas ou à peine dans les environs de Morges. (...) Vers 1892, j'ai trouvé quelques buissons, chaque année plus étendus, (...) J'ai l'impression d'une extension assez rapide de cette plante.*» Cette espèce est devenue la plus abondante en 1975 dans le Léman (43%), dont elle colonise pratiquement toutes les rives, proliférant sur les sédiments fins. Cette situation perdure jusqu'en 1997, puisqu'à cette date, *P. pectinatus* constitue encore 47% de la végétation aquatique du lac et il faut attendre 2009 pour constater une baisse significative de l'abondance de cette espèce, qui ne représente maintenant plus que 27%. La prolifération de cette espèce correspond à la phase d'eutrophisation des eaux du Léman, et les deux phénomènes ont atteint leur apogée en même temps. L'oligotrophisation de l'eau du lac, observée depuis 1980, ne s'est en revanche pas traduite par la diminution concomitante de l'abondance de *P. pectinatus*, puisqu'à la fin des années 1990, l'abondance du potamot pectiné était toujours semblable à celle de 1975, alors que le phosphore total avait baissé de près de 45%. La capacité des phanérogames aquatiques à absorber les nutriments non seulement dans l'eau, mais également dans le sédiment, lui aussi enrichi en phosphore, peut expliquer ce décalage.
- L'évolution des characées peut également être expliquée par l'évolution trophique du lac. Bien que Forel cite essentiellement des stations situées dans le Petit-Lac, ces plantes sont certainement répandues dans tout le Léman, puisque il les décrit comme formant «*une végétation touffue, serrée, peu élevée, de véritables buissons*». En 1975, les characées ne représentent que 7% de l'abondance relative de la végétation macrophytique du Léman. Le diagnostic de Lachavanne et Wattenhofer (1975) est «*une régression aussi bien qualitative que quantitative de ce groupe*», confiné dans le Petit-Lac et dans quelques ports. La cause probable en est attribuée à l'eutrophisation du lac. Les conséquences de l'oligotrophisation sont plus rapides pour les characées que pour *P. pectinatus* puisqu'en 1997, l'abondance relative de ce groupe dans le Léman est déjà remontée à 23%. Cette différence peut s'expliquer par le fait que les characées ne dépendent que de l'eau pour l'absorption de leurs nutriments. Cette hypothèse est confirmée par les résultats de 2009, puisque l'abondance atteint 34% pour ce groupe. A noter que si la restauration est quantitative, les espèces présentes, comme *Nitellopsis obtusa*, sont considérées comme les moins sensibles à l'eutrophisation et que les plus sensibles (*Nitella* ssp.) n'ont pas encore été retrouvées.
- L'évolution des potamots perfolié et crépu (*P. perfoliatus* et *P. crispus*) constitue un autre exemple intéressant, bien que plus difficile à expliquer. Considérés par Forel comme «*Le plus abondant des Potamots du lac (...) formant des arbres aquatiques parfois très serrés*» pour *P. perfoliatus* et «*... dans les eaux de la beine, abondant dans le lac*» pour *P. crispus*. En 1975, ces deux macrophytes ne représentaient respectivement plus que 26, et 0.3%, en 1997, 12 et <1%, et en 2009 17 et 1%. Ces deux espèces ont donc subi une régression importante depuis le début du 20e siècle, mais cette évolution ne peut a priori pas être imputée à l'eutrophisation, ces taxons n'étant pas décrits comme particulièrement sensibles à ce phénomène. Il s'agit probablement plutôt d'un phénomène de concurrence inter-spécifique, ces deux espèces ayant subi la prolifération de *P. pectinatus*.
- Le Léman a également été colonisé par deux espèces considérées comme envahissantes, les élodées du Canada (*Elodea canadensis*) et de Nuttall (*E. nuttallii*) (Fig. 1d). Introduite en Europe dans les années 1860, l'élodée du Canada a rapidement envahi les eaux continentales, provoquant notamment des nuisances importantes pour la navigation fluviale. Forel s'intéresse à son évolution dans le Léman, où elle a été introduite en 1883. Il arrive à la conclusion que «*Après avoir eu un développement exubérant et effrayant pendant quelques années*, (dans le port de Morges) l'*Elodea a repris une végétation relativement plus calme. Elle n'est guère plus gênante que les Potamots et Myriophylles qui croissent à côté d'elle.*»

La deuxième espèce, également d'origine nord-américaine, a été observée dans le Léman pour la première fois au début des années 1990. Comme l'élodée du Canada, elle reste depuis confinée dans des ports et des anses abritées; aucune de ces deux espèces n'a à ce jour dépassé 3% d'abondance dans le Léman et ne mérite le qualificatif d'invasive.

4. Perspectives

Deux facteurs semblent prépondérants pour expliquer l'évolution de la végétation aquatique du Léman depuis la fin du 19e siècle, lorsque F.-A. Forel en fit la première description pouvant servir d'état de référence.

Le premier est d'ordre géomorphologique et se traduit par une diminution importante de la surface littorale naturelle, notamment à cause de nombreux remblais de rives peu profondes et de la construction généralisée de murs et digues de protection. Avec la régulation du niveau du lac, ces destructions de rivage naturel sont la cause principale de la disparition de tout un cortège de plantes inféodées à ce type de biotopes. Cette situation paraît a priori irrévocable, d'autant plus que les remblais de la zone littorale du lac se poursuivent au 21e siècle. Il semble que plusieurs plantes émergentes ont disparu des rives lémaniques non seulement en raison des aménagements et remblais de la zone littorale, mais également suite à la régulation du niveau du lac, qui a fortement réduit les variations de niveau nécessaires à ces espèces. La tentative de réintroduction de la littorelle (*Littorella uniflora*) sur un site du Léman où elle était encore présente dans les années 1990 montre que ce type d'intervention est délicat, mais pas impossible (Lambelet & Naciri 2010).

Le second facteur est d'ordre chimique, avec le phénomène de l'eutrophisation des eaux survenu dans le Léman entre 1970 et les années 1990. Cet enrichissement exagéré en phosphore, consécutif à l'augmentation des activités humaines dans le bassin versant du lac a provoqué de profonds changements dans la composition et l'abondance de la végétation macrophytique. Les espèces les plus sensibles à l'eutrophisation ont disparu, comme les characées du genre *Nitella* ou fortement régressé. D'autres en revanche, comme le potamot pectiné, ont été stimulés par ce nouvel état et ont proliféré dans le lac, provoquant la régression d'autres espèces par concurrence interspécifique. De plus, la prolifération du phytoplancton a réduit la transparence de l'eau, limitant d'autant la profondeur colonisable par les macrophytes.

Les dernières études effectuées indiquent que les effets de l'eutrophisation sur la végétation aquatique sont réversibles. L'oligotrophisation actuelle des eaux du Léman se traduit en effet par la réapparition d'importants herbiers de characées, et depuis peu par la régression de ceux de potamot pectiné, qui n'est, pour la première fois depuis 1975, plus l'espèce dominante dans le Léman. De même, la profondeur colonisée semble à nouveau en augmentation sensible et se rapproche de celle décrite par Forel au début du 20e siècle. Il n'est donc pas irréaliste de penser que, si le niveau trophique continue à baisser, les prochaines années /décennies verront réapparaître un cortège d'espèces de macrophytes typiques des lacs mésovoire oligotrophes.

A noter aussi que l'augmentation de l'abondance des characées observée en 1997 concorde avec l'accroissement spectaculaire des populations de Nette rousse sur le Léman, canard se nourrissant préférentiellement de characées (Fig. 2) (Données Station ornithologique de Sempach).

Si l'arrivée de plusieurs espèces animales potentiellement invasives (crustacés et mollusques p. ex) est prévisible et attendue dans le Léman à moyen terme, la flore aquatique lémanique semble relativement épargnée. Comme décrit plus haut, les deux élodées n'ont pas provoqué de perturbations dans l'écosystème littoral et semblent plutôt en voie de naturalisation. La renouée du Japon est présente sur les rives lémaniques, mais également de manière disséminée.

La végétation macrophytique peut ainsi être utilisée comme indicateur des changements d'état écologique de l'écosystème lacustre et un suivi régulier de l'évolution des herbiers devrait être mis en place, en accord avec les recommandations de la Directive cadre sur l'eau de l'Union européenne. Il permettra de décrire la réponse des communautés littorales à l'évolution de la qualité du Léman. Une approche complémentaire permettant le suivi des espèces rares et l'éventuelle apparition de nouvelles plantes invasives devrait également être intégrée pour compléter les connaissances dans le domaine de la biodiversité.

La faune invertébrée littorale

Les macroinvertébrés de la zone littorale se définissent comme des organismes visibles à l'œil nu et se composent de groupes diversifiés comme les vers, sangsues, planaires, mollusques, crustacés et larves d'insectes principalement.

Ils jouent un rôle essentiel dans la production secondaire et dans la décomposition des matières végétales et animales. Ce rôle est étroitement lié aux interactions avec les autres composants biotiques comme les végétaux (algues, macrophytes), les poissons et

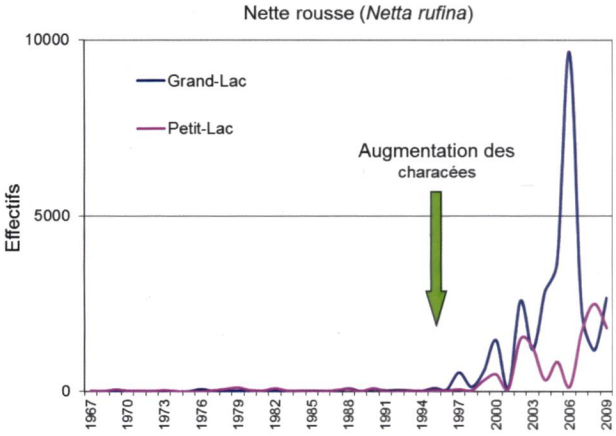

Fig. 2. Evolution des populations de Nette rousse en relation avec celles des characées sur le Léman.

oiseaux. Leur grande diversité est à relier à la très grande hétérogénéité spatio-temporelle des habitats, à l'écomorphologie des rives, aux conditions de lumière, température et oxygénation de l'eau.

La faune invertébrée du Léman est bien connue depuis le XIXe siècle grâce à l'immense travail de Forel entre 1892 et 1904 qui publie une première liste d'espèces basée sur ses propres observations ainsi que sur celles de ses prédécesseurs et collègues (bibliographie complète dans Crozet 1984).

Déjà à la fin du XIXe siècle Forel signale l'arrivée d'espèces comme *Viviparus ater* (gastéropode operculé) dans le Petit-lac, originaire des lacs du sud des Alpes.

Cependant, l'accélération de ces mécanismes de colonisation des milieux aquatiques est à mettre en relation essentiellement avec l'activité humaine par l'interconnexion des hydrosystèmes aquatiques (canal du Danube au Rhin) mais aussi par la construction de bassins de rétention, le transport par bateaux (coque, moteur, ballast) et également par le transport accidentel par les oiseaux d'eau, par l'aquaculture, etc... Les espèces de macroinvertébrés aquatiques non-indigènes ne présentent pas une grande diversité puisque seulement deux groupes représentent les 80% des espèces exogènes d'eau douce. Il s'agit des mollusques et des crustacés, deux groupes bien répandus dans les milieux aquatiques dont de nombreuses larves sont planctoniques et qui comportent des espèces holobiotiques, c'est-à-dire qui ont tout leur cycle de vie dans le milieu aquatique (Devin et al. 2005).

Ces espèces exogènes possèdent de nombreuses caractéristiques biologiques et écologiques similaires: un nombre de générations annuelles élevé, une maturité sexuelle précoce et de grandes capacités de reproduction et résistance (œufs de durée p. ex.), une large répartition dans le milieu d'origine, une grande taille ou un régime alimentaire opportuniste.

1. Evolution d'espèces dominantes de la faune indigène

Pour évaluer l'évolution des espèces de macroinvertébrés benthiques littoraux liées aux grèves caillouteuses du Léman, une compilation des données existantes a été faite des documents de: Forel (1904), Juget (1967), Lang (1974), Crozet (1980, 1982, 1984), Mouthon (1987), Bänziger (1991, 1995, 1998), Chanon (1992), Lods-Crozet (1999, 2006), Mulattieri (2006), Aeschlimann (2007), Cacheiro (2007).

Au début des années 1980, la faune du Léman (Petit-Lac) entre 1 et 4 m de profondeur se caractérise par 15 taxons dominants dont la fréquence est comprise entre 17% et 100%. Cette faune se compose de planaires, mollusques, sangsues, crustacés et larves d'insectes éphémères et trichoptères (Crozet 1982). Les vers oligochètes et larves de diptères chironomides sont omniprésents dans les prélèvements mais n'ont pas fait l'objet de détermination spécifique. Au début du XXe siècle, treize de ces taxons colonisaient déjà la beine littorale du Léman. Seuls les mollusques *Dreissena polymorpha* (moule zébrée) et *Potamopyrgus antipodarum* (escargot néo-zélandais) sont nouveaux pour le lac depuis respectivement, 1962 et 1978 (Binder 1965; Crozet 1980, 1984; Lods-Crozet 1999). A noter que la planaire *Dugesia tigrina*, d'origine nord américaine est aussi signalée dans le lac à partir des années 1970 (Lang 1974).

On peut décrire l'évolution de quelques taxons clés de la beine caillouteuse entre 1980 et 2007. Les planaires du genre *Dugesia*, le crustacé *Asellus aquaticus* et les larves d'éphémères du genre *Caenis* montrent une variabilité interannuelle forte mais globalement leurs populations se maintiennent (Fig. 3). Par contre, les sangsues *Erpobdella octoculata* et *Helobdella stagnalis* sont en régression depuis les années 1990. Il en est de même pour les larves de trichoptères sans fourreau *Tinodes waeneri*, caractéristiques des grèves caillouteuses, qui sont en très forte diminution. Seuls quelques individus isolés persistent à la fin des années 2000 (Cacheiro 2007, Bolard 2010, Lods-Crozet 2013) (Fig. 3). Espèce abondante au début du XXe siècle (Forel 1904), le gastéropode *Ancylus fluviatilis* a fortement régressé dans les années 1970-80 et est en réexpansion à partir de 1990 (zones d'interface, dans murs à anfractuosités, enrochements (Bänziger 1991). Depuis les années 2000, il recolonise les grèves caillouteuses tout autour du lac et il est signalé à 5 m de profondeur (Turner et al. 1998; Bolard 2010; Lods-Crozet 2013) (Fig. 3). Cette espèce peut ainsi être considérée comme indicatrice de changements d'état écologique de l'écosystème.

La biodiversité en invertébrés du Léman comparée à celle d'autres lacs suisses montre que, malgré son relatif isolement hydrographique, la richesse de trois groupes d'invertébrés (mollusques, éphémères, trichoptères) est similaire voire plus élevée que celle des autres grands lacs du Plateau suisse comme le lac de Neuchâtel et le lac de Constance (données liste rouge organismes aquatiques CSCF, OFEV; Lubini et al. 2012; Rüetschi et al. 2012).

2. Evolution des populations d'espèces exogènes dans le lac

Depuis le début du XXe siècle, plus d'une douzaine d'espèces de macroinvertébrés aquatiques ont colonisé le Léman, sans compter les trois espèces d'écre-

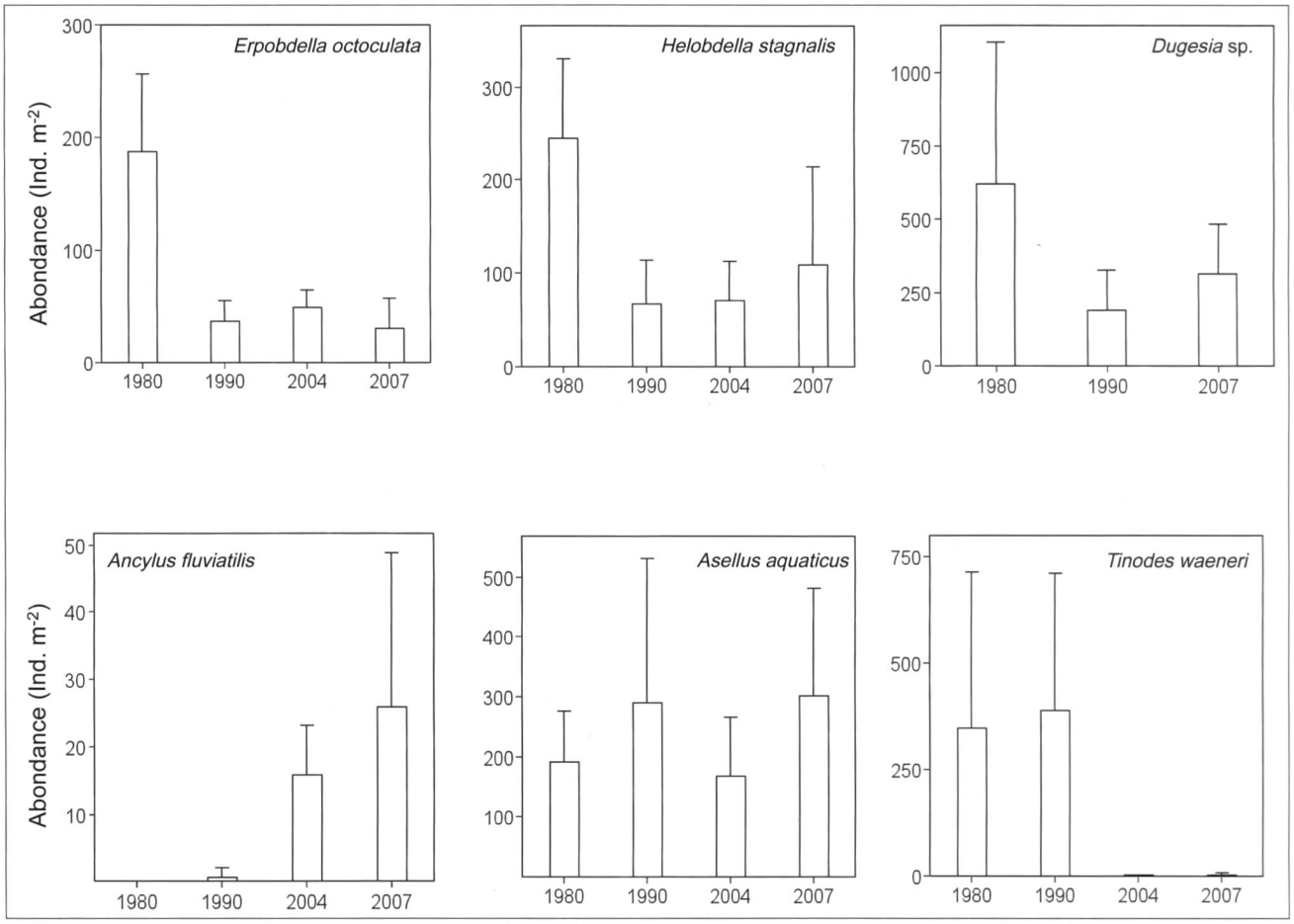

Fig. 3. Evolution de l'abondance (nb. individus/m²) de quelques invertébrés indigènes caractéristiques du littoral du Léman entre 1980 et 2007.

visses non-indigènes (voir § poissons et écrevisses). La moitié des espèces proviennent de la région ponto-caspienne. Leur apparition a été plus ou moins spectaculaire à cause de leur taille, de leur prolifération ou des nuisances qu'elles ont engendrées (Tableau 3). Plus de la moitié (7 espèces) sont des mollusques et des crustacés qui vivent dans la zone littorale.

Moule zébrée *Dreissena polymorpha*

Originaire de la mer Caspienne, la *Dreissena* s'est d'abord adaptée aux eaux saumâtres, puis douces, et a été trouvée dans la Tamise à Londres en 1824 transportée par les coques de bateau. Elle a ensuite envahi les estuaires, les cours d'eau et les lacs européens dans un premier temps, et plus récemment

Tableau 3. Espèces exogènes du Léman depuis le début du XXe siècle.

Groupe	Espèce	Nom vernaculaire	Origine	1re capture Léman	Références
Cnidaires	*Craspedacusta sowerbyi*	méduse d'eau douce	Asie du sud-est	1962	Balvay, 1990
Turbellaria	*Dugesia tigrina*	Planaire tigrée	Amérique du Nord	~ 1970	Lang (1974)
Vers Oligochaeta	*Branchiura sowerbyi*	ver	Asie du sud-est	après 1913	Juget (1967)
	Potamothrix vejdovskyi	ver	Ponto-caspien	après 1913	Juget (1967)
	Potamothrix moldaviensis	ver	Ponto-caspien	après 1960	Lang (1984)
Gastropoda	*Gyraulus parvus*	planorbe	Amérique du Nord	après 1994	Données Listes Rouges CSCF, OFEV
	Potamopyrgus antipodarum	escargot néo-zélandais	Nouvelle-Zélande	1977	Crozet, Pedroli & Vaucher, 1980
Bivalvia	*Dreissena polymorpha*	moule zébrée	Ponto-caspien	1962	Binder (1965)
	Corbicula fluminea	palourde asiatique	Asie du sud-est	2008	
Crustacea	*Dikerogammarus villosus*	gammare du Danube	Ponto-caspien	2002	Bollache (2004a et b); Lods-Crozet & Reymond, 2006
	Hemimysis anomala	crevette rouge sang	Ponto-caspien	2007	
	Chelicorophium curvispinum	amphipode	Ponto-caspien	2010	Bolard 2010

l'Amérique du Nord (1985). Le transport d'un milieu à l'autre se fait probablement par des individus adultes fixés sur des coques de bateau.

Les premières observations dans le Léman datent de 1962 (Binder 1965), suivies d'une prolifération rapide à l'ensemble du littoral lémanique et jusqu'à une profondeur d'environ 70 m. Puis, suite à l'augmentation de l'offre alimentaire créée par l'introduction de la moule zébrée, le nombre de canards hivernants se nourrissant de mollusques, comme les fuligules morillon et milouin, a fortement augmenté sur le Léman, passant d'un millier en 1960 à plus de 80 000 dans les années 1980. Depuis, les effectifs ont diminué de près de moitié, situation qui pourrait s'expliquer par la diminution de la ressource alimentaire (dont les moules pourraient faire partie) lié à la réoligotrophisation des eaux au cours de ces 15 dernières années. On assiste à un nouvel équilibre (données Station ornithologique de Sempach).

Les moules zébrées jouent aussi un rôle très important en restructurant les fonds lacustres en offrant une plus grande surface disponible, en complexifiant l'habitat créant ainsi de nombreux abris qui, par conséquent limitent l'efficacité d'une prédation des poissons benthivores sur la macrofaune associée. Elles provoquent également une augmentation de la matière organique benthique par les mécanismes de filtration du phytoplancton et de biodéposition, favorisant une accumulation des ressources pélagiques au niveau du benthos. A ce titre, les moules zébrées peuvent être considérées comme des médiateurs du flux de matière entre la zone pélagique et le benthos (Gergs et Rothhaupt 2008; Gergs et al. 2011).

Escargot néo-zélandais *Potamopyrgus antipodarum*

Originaire de Nouvelle-Zélande, ce petit gastéropode était d'abord confiné aux eaux saumâtres, puis a commencé à envahir les eaux douces européennes dès la fin du 19e siècle. Pour la Suisse, les premières observations datent de 1972, dans le lac de Constance. Dans le Léman, c'est en 1977 que cette espèce est observée pour la première fois à proximité de Nyon (Crozet et al. 1980). Le transport par les oiseaux et les poissons est reconnu comme vecteur de dissémination de ce mollusque, qui n'est pas détruit lors du transit intestinal. Un de ses modes de reproduction s'effectue par parthénogénèse (œufs fertiles directement produits par les femelles) ce qui aurait pu conduire à une prolifération de cette espèce. Cela n'a pas été le cas car les populations restent faibles depuis les années 1980 et qu'il est même en faible régression depuis le début des années 2000.

Mollusque gastéropode *Gyraulus parvus*

Cette petite planorbe est originaire d'Amérique du Nord et son introduction en Suisse dans les années 1994 s'est faite par importation de plantes aquatiques d'aquarium. Dans le Léman, elle est observée pour la première fois en 2003 lors du recensement des mollusques dans le cadre de la réactualisation des listes rouges. Cependant le manque de données pendant la période 1994-2003 ne permet pas de préciser la date exacte de colonisation du lac. Dans les années 1980 et 1990, l'espèce indigène *Gyraulus albus* était présente en faible densité. Depuis 2004, *G. parvus* est bien implanté et *G. albus* maintient ses populations.

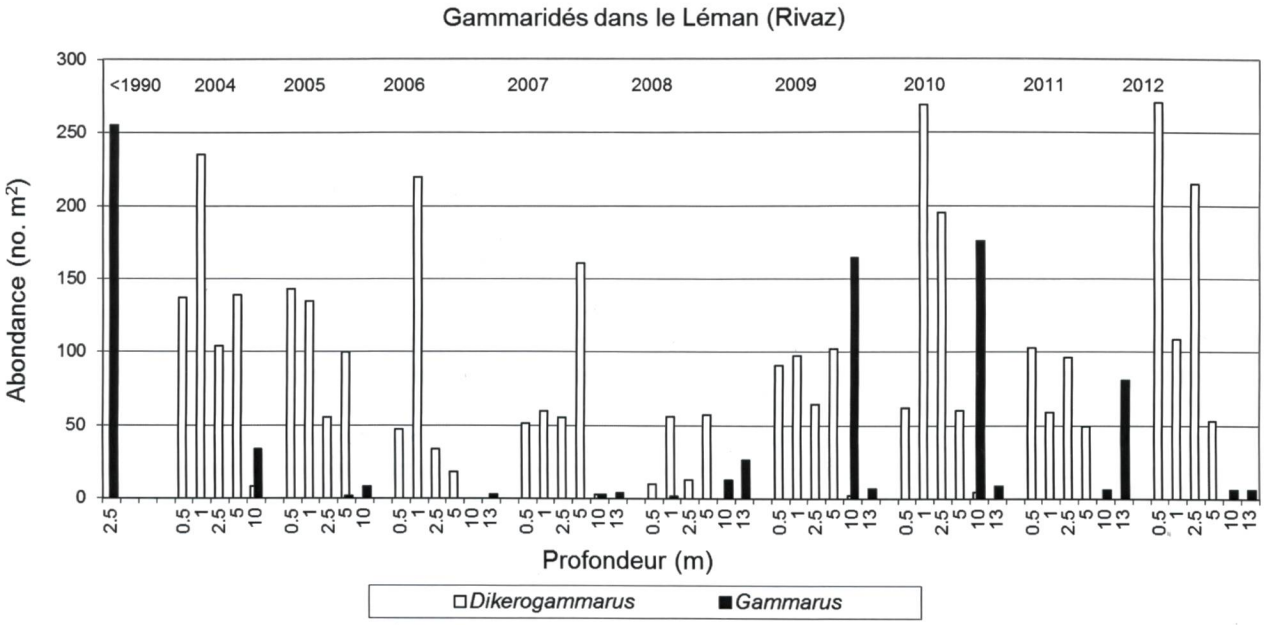

Fig. 4. Répartition bathymétrique des Gammaridés dans le Léman (station Rivaz).

Gammare du Danube *Dikerogammarus villosus*
Les espèces de crustacés originaires de la région ponto-caspienne sont les plus récentes et les plus conquérantes des écosystèmes aquatiques européens. L'espèce la plus emblématique de cette expansion est l'amphipode *Dikerogammarus villosus*, originaire du Bas-Danube. C'est un gammare de grande taille qui arrive rapidement à maturité sexuelle et possède un cycle de vie lui permettant de se reproduire plusieurs fois dans l'année. Il a utilisé le canal Main-Danube pour se disperser et a remonté le Danube puis le Rhin et le réseau de la Moselle et des canaux la reliant au bassin du Rhône en France au cours du XXe siècle, et est signalé dans le lac de Constance en 2002. Une arrivée massive dans le Léman a été observée en 2001 (Bollache 2004a). Dès 2003, un monitoring mis en place montre qu'il colonise les fonds jusqu'à 5 m de profondeur et que les effectifs du gammare indigène *Gammarus pulex/fossarum* sont en chute libre entre 0 et 5 m (Fig. 4). Le déplacement du gammare indigène vers des zones refuges de plus grande profondeur (10 voire 13 m) est la réponse à l'invasion de son habitat privilégié et une lutte de survie contre ce prédateur vorace (Lods-Crozet et Reymond 2006; Lods-Crozet 2013). Plus de 10 ans après son arrivée, les populations de *D. villosus* sont relativement stables entre 0 et 5 m de profondeur et *G. pulex/fossarum* a trouvé une niche à des profondeurs plus élevées. Cependant ses effectifs sont faibles et pourraient faire craindre une disparition de cette espèce. Des constats similaires sont aussi observés dans le lac de Constance où *D. villosus* n'a pas fait disparaître le gammare indigène pour le moment (Eckmann et al. 2008).

Avec toutes ses caractéristiques propices aux invasifs, *D. villosus* pourrait s'étendre de plus en plus dans l'hydrosystème suisse puisqu'il est déjà présent dans les lacs de Neuchâtel, de Bienne et de Zürich, dans la Limmat et l'Aar.

Crevette rouge sang *Hemimysis anomala*
Les populations indigènes de cette crevette couvraient la région ponto-caspienne au début du XXe siècle où cette espèce se trouvait exclusivement le long des rives des mer Caspienne, Noire et d'Azov. En 1957, elle a été intentionnellement introduite dans des lacs de réservoirs du bassin du Dniepr en Russie et dans les Pays Baltes, comme nourriture pour les poissons. Deux voies de propagation découlent ainsi de son expansion, une via la Baltique au nord et l'autre par le Danube plus au sud. Son expansion vers l'ouest a été facilitée par l'augmentation du trafic de navires (réservoirs d'eau de lest) et par l'ouverture des canaux entre le Danube et le Rhin en 1992. Dès 1997, elle est dans le Rhin et en 2005, elle est observée à Bâle (Wittman 2007, Wittmann et Ariana 2009). Dans le Léman, les premières observations remontent à novembre 2007 (S. Tramaux, comm. pers.) où quelques spécimens sont capturés de nuit, par 3-4 m de profondeur. A partir de cette date, cette espèce est observée en plongée à de nombreux endroits autour du Léman, souvent en nuages très denses principalement en période hivernale jusqu'à plus de 50 m de profondeur (Golaz et Vaïnölä 2013). Elle se nourrit de phytoplancton, débris organiques et de zooplancton et peut même être cannibale. Elle semble aussi offrir de nouvelles ressources pour les poissons comme la perche mais aussi le grèbe à cou noir. Fin 2010, elle est observée dans le lac de Neuchâtel. Elle a aussi atteint la Méditerranée en 2007 (observée dans l'estuaire du Grand-Rhône) (Wittmann et Ariana 2009). Son potentiel d'expansion est grand car malgré l'arrêt des introductions intentionnelles comme nourriture pour poissons dans les années 1980, d'autres modes potentiels de dispersion sont l'augmentation de l'utilisation des mysidés vivantes en aquariophilie en vente sur les sites internet.

Palourde asiatique *Corbicula fluminea*
Ce bivalve filtreur vit préférentiellement dans des substrats meubles sableux, limoneux et graveleux des fleuves et des zones littorales de lacs. Originaire du Sud-Est asiatique, son expansion a débuté au XXe siècle en passant par l'Amérique, l'Afrique, l'Australie puis l'Europe. Présent dans le Rhin aux Pays-Bas depuis 1985 (Glöer et Meier-Brook 1998), il a colonisé rapidement le Rhin jusqu'à Bâle en 1995 (Rey et Ortlepp 2002). En août 2003, il est observé dans le lac de Constance (Werner et Mörtl 2004) et en novembre 2003 dans le lac de Neuchâtel. Plus récemment trouvé dans le lac de Morat en juillet 2005 (Schmidlin et Baur 2007), il a certainement colonisé le Léman avant 2008, (observations à Morges et au Bouveret en 2008, G. Fiaux, comm. pers). Une colonisation passive inter-lacs via les oiseaux d'eau est certainement le moyen de transfert de cette espèce. Il est en effet connu que les *Corbicula* juvéniles secrètent du mucus qui leur permet de se fixer aux pattes des canards ou aux poissons (Schmidlin et Baur 2007) Une étude génétique a montré que tous les individus proviennent de la même lignée au niveau suisse et que l'invasion a eu lieu vraisemblablement par le Rhin (Schmidlin et al. 2012).

Dans le Léman, l'abondance maximum est de l'ordre de 200 individus/m^2, tandis que dans les lacs de Neuchâtel et de Constance, elle atteint 3600 individus/m^2 (Schmidlin et al. 2012; Werner & Mörtl 2004). Les palourdes juvéniles sont consommées par les poissons et plusieurs oiseaux d'eau, tandis que les adultes avec leur coquille épaisse et résistante peuvent être accessibles pour des espèces omnivores comme les foulques et écrevisses américaines. Comme la moule zébrée, les coquilles vides de *Corbicula* dynamisent l'habitat des sédiments meubles en doublant la surface colonisable (Werner et Rothhaupt

2007, 2008) créant ainsi des refuges pour la faune benthique. En déposant des faeces et pseudofaeces, *Corbicula* enrichit aussi en matière organique les sédiments, fournissant ainsi des ressources supplémentaires de nourriture aux invertebrés benthiques. Mais contrairement à *Dreissena*, les populations de *Corbicula* vivantes ne sont pas considérées comme structurateurs de l'habitat du fait de leur mode de vie fouisseur (Werner et Rothhaupt 2007).

Amphipode *Chelicorophium curvispinum*

La dernière espèce arrivée dans le Léman est encore un crustacé amphipode: *Chelicorophium curvispinum*. Egalement originaire de la région ponto-caspienne, elle est présente dans le Bas-Rhin depuis 1987 (Van den Brink et al. 1993) puis trouvée en 2006 en abondance dans la région de Bâle- Schweizerhalle (Haut-Rhin) (Mürle et al. 2008) et dans les grands bassins hydrographiques français (Bachmann et al. 1995) de la Saône et du Rhône (Dessaix et Fruget 2008). Cette espèce peut atteindre des densités extrêmement fortes de plusieurs milliers d'individus (jusqu'à 200 000 individus/m^2 dans le Rhin).

Ce petit amphipode vit dans des tubes limoneux qu'il fixe au substrat et se nourrit de détritus et de phytoplancton. Là où les densités d'individus sont fortes, les tubes recouvrent une grande part des substrats disponibles, ce qui se répercute sur les autres espèces lithophiles présentes. Une relation de compétition spatiale avec les jeunes stades de moule d'eau douce (*Dreissena polymorpha*) a souvent été évoquée pour expliquer les variations de densité de ces deux espèces (Bachmann *et al.* 2001) et cette espèce représente une importante ressource alimentaire pour les poissons (Musko 2001). Prélevée en 2010 en zone littorale sur les rives françaises et vaudoises du Léman (Bolard 2010), elle colonise depuis de manière exponentielle les fonds littoraux du lac (Lods-Crozet 2013).

Autres espèces non-indigènes (4 espèces)

A noter encore la colonisation du lac par 3 espèces de vers oligochètes (*Branchiura sowerbyi, Potamothrix vejdovskyi, P. moldaviensis*), apparues dans les sédiments lacustres après 1913, date d'un inventaire des oligochètes suisses (Piguet & Bretscher 1913). Puis de manière sporadique, une petite méduse de 2.5 cm de diamètre, *Craspedacusta sowerbyi,* est observée en zone pélagique depuis 1962.

3. Intégration des espèces exogènes dans la faune lémanique et nouveaux équilibres fonctionnels

Le succès de l'introduction d'une espèce exogène est grandement facilité lorsque les points d'introduction sont multiples et répétés dans le temps et sur le territoire. Ensuite, ce sont les traits biologiques de l'espèce non-indigène qui sont déterminants, en permettant la dispersion rapide sur le territoire et une facilité d'adaptation aux nouvelles contraintes du milieu. Enfin, les propriétés du milieu d'accueil sont très importantes, comme le même type d'habitat ou de climat qui va favoriser l'introduction d'une espèce. D'un autre côté, la perturbation d'un milieu (eutrophisation, transformation physique des rives, etc.) peut entraîner ainsi un appauvrissement de la faune indigène. Des espèces opportunistes peuvent alors s'installer, avec un risque réel de disparition pour les espèces indigènes.

Ces phénomènes sont observés dans l'écosystème lémanique depuis le début du XXe siècle avec l'arrivée successive de plus d'une dizaine d'espèces exogènes. On peut s'interroger sur la régression des larves d'insectes trichoptères sans fourreau *Tinodes waeneri,* qui pourrait être liée à l'invasion par *Dikerogammarus villosus* car elles rentrent en compétition pour l'habitat (principalement sur les grèves caillouteuses). Le recul quantitatif des sangsues *Erpobdella octoculata* et *Helobdella stagnalis* depuis les années 1990 pourrait être associé à la diminution de l'eutrophisation provoquant une réduction des proies disponibles, mais aussi à la prédation par *Dikerogammarus villosus*. D'autres exemples de relation prédateur/proie montrent que dans le cas du crustacé *Dikerogammarus villosus*, en phase d'expansion depuis 2002, il constitue déjà une nouvelle ressource alimentaire pour les poissons comme la perche, la lotte et l'anguille dans le lac de Constance (Eckmann et al 2008).

Avec 50 ans de recul sur l'invasion de la moule zébrée, il est possible de tirer un bilan contrasté sur les impacts de cette espèce. Après la phase d'explosion de ces populations dans les années 1970, de nombreux oiseaux d'eau ont profité de cette manne et ont pu étendre leurs quartiers d'hiver, créant ainsi un nouvel équilibre. Du côté économique, la prolifération des moules zébrées entraîne des coûts supplémentaires pour l'entretien des infrastructures comme les conduites de pompage d'eau pour l'approvisionnement en eau potable ou pour le refroidissement de bâtiments.

D'autres facteurs à ne pas négliger sont d'une part le fait que la colonisation d'un milieu par une nouvelle espèce peut être facilitée si elle provient de la même zone biogéographique que l'espèce déjà établie (Leuwen et al. 2009), comme c'est le cas pour *Dreissena* et *Dikerogammarus*, originaires toutes deux du bassin ponto-caspien. D'autre part, les espèces exogènes ont souvent dans leur aire d'origine des parasites qui ne les suivent pas forcément dans leur nouvelle aire d'introduction, d'où une tendance à la prolifération facilitée.

Des scenarii d'évolution à long terme des populations de moules zébrées et d'autres espèces exogènes proposés par Strayer et Malcom (2006) montrent que les pronostics à long-terme sont difficiles à apprécier compte tenu des nombreux facteurs en jeu dans un grand écosystème comme le Léman.

4. Evaluation des risques liés aux espèces exogènes

Pour évaluer le risque de contamination biologique par l'introduction d'espèces non-indigènes ayant la capacité de causer des impacts écologiques et/ou socio-économiques négatifs, un indice «normalisé» (SBCI) a été élaboré dans le cadre d'un programme européen RISKBASE (Cardoso et Free 2008, Panov et al. 2009, Leuwen et al. 2009). Il se calcule par groupe taxonomique dans lequel des espèces non-indigènes sont présentes et tient compte de la proportion du nombre d'espèces non-indigènes et de leur abondance dans l'écosystème.

Pour le Léman, cinq groupes faunistiques sont pris en compte: planaires, vers oligochètes tubificidés, mollusques gastéropodes et bivalves (hormis les sphaeridés) et les crustacés. Sur la base des classes de qualité écologique définies par la Directive cadre européenne de l'eau, on peut considérer que la contamination biologique était modérée dans les années 1980 (données sur le Petit-Lac) et qu'elle est passée à une haute contamination depuis les années 2000 sur l'ensemble du lac, avec une augmentation du pourcentage de richesse et d'abondance entre 2004 et 2010 (Tableau 4).

Ensuite, il est possible d'évaluer le risque d'invasion des espèces exogènes en se basant sur trois descripteurs des espèces: le potentiel de dispersion, celui d'établissement dans un nouvel environnement et le potentiel de causes d'impacts écologiques et/ou socio-économiques négatifs. Sur la base de la revue bibliographique de Panov et al. (2009), un haut risque d'impacts existe pour le Léman pour 3 espèces de mollusques (*Potamopyrgus, Dreissena, Corbicula*) et 3 espèces de crustacés (*Dikerogammarus, Hemimysis, Chelicorophium*). Cependant d'après nos observations dans le Léman, *Potamopyrgus* n'entrerait pas dans cette catégorie car son expansion est restée restreinte et son abondance faible (60 ind./m^2) en 2010. Pour *Corbicula*, *Hemimysis* et *Chelicorophium*, la colonisation est trop récente pour pouvoir évaluer si elles ont un impact majeur sur l'écosystème lémanique. Enfin, *Potamothrix vejdovskyi* (oligochète tubificidé) et *Gyraulus parvus*, non recensés par Panov et al. (2009) ont un risque élevé d'invasivité.

5. Perspectives et défis futurs

Le flux constant des invasions via les fleuves et leurs interconnexions avec les canaux et les océans va amener de nouveaux équilibres dans les peuplements d'invertébrés d'eau douce. Une homogénéisation de la communauté de crustacés amphipodes est déjà constatée dans les hydrosystèmes européens avec une biomasse dominante des espèces exogènes (Leuwen et al. 2009, ANEBO). Rien que dans le Rhin, un total de 45 nouvelles espèces d'invertébrés non-indigènes a été recensé depuis le XVIIIe siècle, ce qui représente 11% de la richesse totale (Leuwen et al. 2009). Comme le Rhin constitue une voie majeure d'entrée dans le nord du territoire suisse et, dans une moindre mesure le Rhône comme porte d'entrée par le sud, on peut s'attendre à une arrivée potentielle de plus d'une dizaine d'espèces non-indigènes ces prochaines années (Tableau 5).

Tableau 4. Evaluation de l'indice de contamination biologique du Léman par les espèces exogènes. SBCI: Site-specific contamination index.

	Pt-Lac 1980	Pt-Lac 2004	Pt-Lac 2010	Grd-Lac 2010
source	Crozet 1982	Mulatieri 2006	Bolard 2010	Bolard 2010
% richness contamination (RC)	17.4	22.9	25.5	25.5
% abundance contamination (AC)	17.6	41.9	34.8	8.7
Indice contamination biologique (SBCIndex)	**2**	**3**	**3**	**3**

SBCIndex	% AC				
% RC	0	1 - 10	11 - 20	21 - 50	> 50
0	0				
1 - 10		1	2	3	4
11 - 20		2	2	3	4
21 - 50		3	3	3	4
> 50		4	4	4	4

A la lumière de ces constats, il y a une grande nécessité de mettre en place un monitoring des espèces indigènes cibles comme par exemple le gastéropode *Ancylus fluviatilis*, la phrygane *Tinodes waeneri*, l'amphipode *Gammarus pulex/fossarum*, le chabot (espèce cible au niveau de la «Directive habitat» de l'UE) et des espèces invasives dans l'évaluation écologique des lacs (Cardoso & Free 2008). Une structure est déjà en place sur le lac de Constance avec le projet interreg IIIA (UE et CH) ANEBO – Aquatische Neozoen im Bodensee. Au niveau du canton de Vaud, des monitorings sont en place pour les principales espèces invasives comme *Dreissena polymorpha, Dikerogammarus villosus* et *Corbicula fluminea* sur les lacs Léman, Neuchâtel, Morat et Joux.

Des pistes peuvent être envisagées pour limiter les invasions biologiques dans les lacs en limitant la pression de contamination, comme sur le continent américain où des mesures protectionnistes ont été mises en place dès 1993 (remplacement de l'eau douce des ballasts par de l'eau de mer avant l'entrée sur le territoire) (Médoc et al. 2009) et par la mise en place du plan d'action CIPEL 2011-2020 qui prévoit un catalogue d'actions.

Poissons et écrevisses

Le nombre d'espèces piscicoles indigènes au Léman est réduit. Les quelques espèces qui ont pu coloniser le Léman après les glaciations en remontant les rivières étaient dans deux refuges: le bassin ponto-caspien et le bassin méditerranéen. La colonisation du Léman depuis le refuge méditerranéen a été difficile: les pertes du Rhône à Bellegarde ont été un obstacle très difficile à franchir. La possibilité de colonisation depuis le bassin du Danube n'est pas également confirmée par des données géologiques ou paléoenvironnementales. Le niveau moyen du lac de Neuchâtel à l'holocène a été au maximum de 433 m alors que l'altitude actuelle de la ligne de partage des eaux est de 453 m (Magny et al. 2005). Il n'est pas exclu qu'un passage du lac de Neuchâtel vers le Léman ait pu exister au moins temporairement à cette époque. Une relation a été effective entre le bassin de l'Aar (lac de Neuchâtel) et celui du Rhône quand le canal d'Entreroches a été creusé au XVIIe siècle. Les premiers colonisateurs sont les espèces migratrices d'eau froide comme les salmonidés, truite, corégone et omble chevalier qui, à cette époque migraient en mer pour grossir et remontaient les rivières pour se reproduire. Au moins un tiers de la trentaine d'espèces de la communauté actuelle ont été introduites par l'homme. La lotte a été introduite au 17e siècle, le chevaine au 19e siècle. L'anguille, la brème, le poisson-chat, l'ont été au début du 20e siècle, sans oublier que le corégone actuel du Léman provient de la population du lac de Neuchâtel par alevinage; les deux espèces indigènes étant considérées comme disparues au début du 20e siècle (CIPEL 1984). Trois espèces d'écrevisses non-indigènes ont été introduites dans le Léman en s'échappant de viviers: les premières captures d'écrevisse américaine *Orconectes limosus* et d'écrevisse à pattes grêles *Astacus leptodactylus* ont été signalées respectivement en 1976 et 1979 (Hefti et Stucki 2006), l'écrevisse signal *Pacifastacus leniusculus* a été introduite au début des années 1980. L'écrevisse à pattes grêles semble avoir disparu depuis.

Toutes les espèces de poissons du Léman se nourrissent de zooplancton au stade larvaire. Aux stades plus âgés les traits de vie divergent. Le corégone reste essentiellement zooplanctonophage en été et se tourne vers les larves et nymphes de chironomes quand le zooplancton est rare. Les cyprinidés sont omnivores et susceptibles de se nourrir en broutant des végétaux. L'omble chevalier se nourrit sur le fond de mollusques, de larves de chironomes et quand il est adulte peut se nourrir d'alevins comme ceux de

Tableau 5. Liste des espèces d'invertébrés susceptibles d'être introduits dans un avenir proche dans le Léman

	Espèce	Territoire actuel	Origine géographique
Annélide	*Hypania invallida*	Haut-Rhin Bâle 2000	bassin Ponto-caspien
Achète	*Caspiobdella fadejewi*	Bodensee 2000	bassin Ponto-caspien
Bivalve	*Dreissena rostriformis bugensis*	delta Rhin	bassin Ponto-caspien
	Sinanodonta woodiana	canal proche du Rhin	sud-est asiatique
Crustacé	*Limnomysis benedeni*	Bodensee	bassin Ponto-caspien
	Katamysis warpachowskyi	Bodensee 2009	bassin Ponto-caspien
	Eriocheir sinensis	Bodensee	sud-est asiatique
	Echinogammarus ischnus	Bodensee	bassin Ponto-caspien
	Crangonyx pseudogracilis	Bodensee 2007, Greifensee 2009	Amérique du Nord
	Jaera sarsi	Haut-Rhin Bâle 2000	bassin Ponto-caspien
	Jaera istri	Limmat 2010	bassin Ponto-caspien
	Proasellus coxalis	Bodensee 2005	Méditerrannéen
	Athyaephyra desmarestii	Rhône aval Lyon 2000	Méditerrannéen

perche qui descendent dans les eaux profondes en hiver et deviennent vulnérables pour l'omble. La perche peut également se nourrir de ses propres alevins tout en restant omnivore. Par contre le brochet mange principalement d'autres poissons.

La reproduction de ces espèces est répartie dans le temps du début de l'hiver à celui de l'été. Les salmonidés sont des espèces d'eau froide à reproduction hivernale alors que les cyprinidés (gardon, carpe, chevaine...) sont des espèces d'eau chaude qui se reproduisent en début d'été. Le brochet se reproduit en début de printemps et la perche un peu avant les cyprinidés. La fécondité varie de quelques milliers d'œufs par kilo de femelle pour l'omble et la truite à plusieurs dizaines de milliers d'œufs chez les cyprinidés. Les changements environnementaux, climat, eutrophisation, ont de ce fait des conséquences différentes sur la dynamique des populations selon la fécondité de ces espèces.

Pendant la période d'eutrophie du Léman, les captures de salmonidés et du brochet ont fortement diminué alors que la perche constituait l'essentiel des captures. Au maximum de l'eutrophisation, les gardons représentaient sans doute la majeure partie de la biomasse de poisson. Dans la dernière décennie le corégone est redevenu la principale espèce pêchée, comme elle l'était avant l'eutrophisation. Le Léman n'est pas une exception. Une étude des statistiques de pêche des 30 dernières années de 11 lacs suisses et français qui ont subi à des degrés variés une phase d'eutrophisation suivie de restauration montre que les communautés piscicoles sont dominées par les cyprinidés et la perche quand les lacs sont eutrophes (Gerdeaux et al. 2006). Quand les lacs sont restaurés et que la concentration en phosphore diminue, le rendement de la pêche se maintient mais les corégones deviennent dominants. Les captures de corégone sont au maximum quand la concentration en phosphore se situe entre 20 et 35 µg/L. Puis les lacs devenant oligotrophes la communauté est fortement dominée par les salmonidés, mais la production piscicole baisse fortement. Aujourd'hui le Léman est dans la phase optimum pour la pêche des corégones.

Ces changements peuvent s'expliquer théoriquement par les différences dans les exigences écologiques des espèces liées à leurs traits de vie. La période du cycle biologique des poissons la plus sensible aux conditions environnementales est le développement embryonnaire suivi de la phase larvaire. Les œufs de la plupart des espèces sont déposés sur le fond ou sur des végétaux. Le brochet a bénéficié du retour des characées comme support de ponte, au début des années 1990 (Fig. 5). Les espèces présentes dans le Léman, exceptée l'épinoche, ne procurent aucun soin à leurs œufs qui subissent les conditions existantes sur les sédiments. L'augmentation de la sédimentation de matière organique issue de l'excès de production d'algues provoque une diminution de l'oxygénation qui est préjudiciable à la survie des œufs, d'autant plus que l'œuf reste longtemps sur le fond comme c'est le cas pour les œufs de corégone et d'omble qui sont pondus en décembre et éclosent au moins deux mois plus tard. L'omble est plus sensible à cette dégradation car il pond plus profond. Par contre, les œufs de perche et de cyprinidés ne souff-

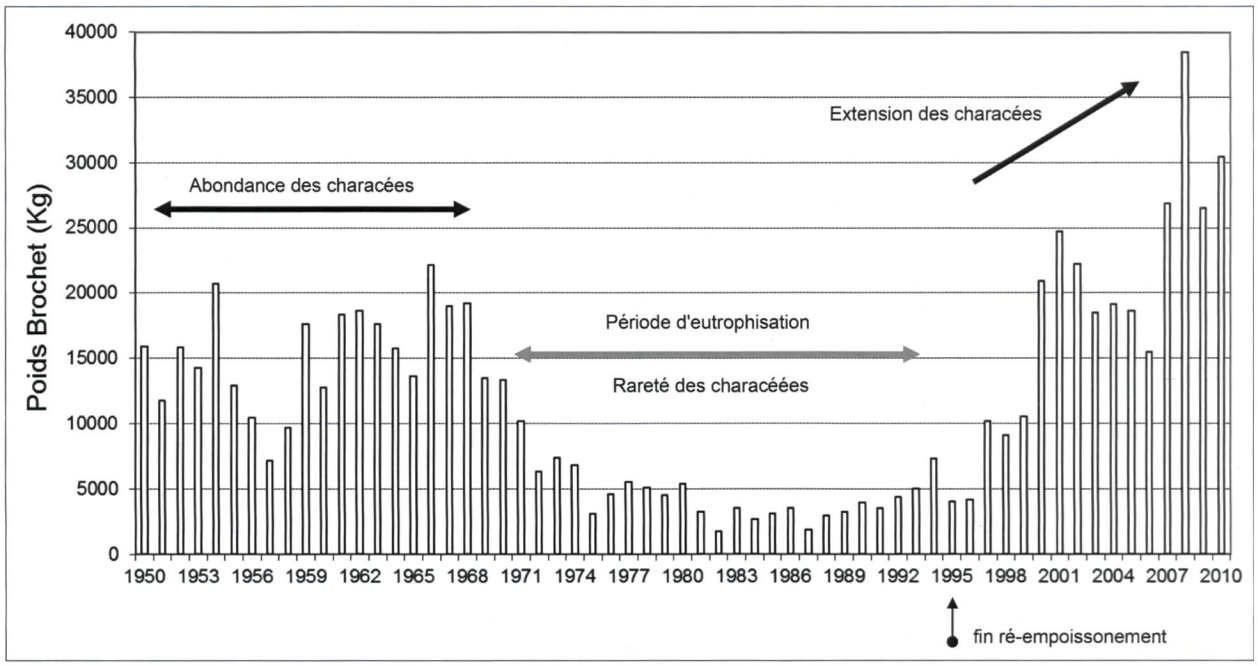

Fig. 5. Evolution des captures de brochet en relation avec celles des characées dans le Léman.

rent pas ou peu de cette détérioration de l'habitat. La ponte ayant lieu en zone littorale en fin de printemps, les œufs éclosent souvent en moins d'une semaine. Le handicap causé au corégone et à l'omble est d'autant plus pénalisant que ces espèces sont peu fécondes alors que perche et gardon prolifèrent rapidement en raison de leur importante fécondité et de la grande quantité de nourriture disponible. Cette situation est réversible quand le lac se restaure. Les sédiments littoraux retrouvent rapidement une meilleure qualité et la survie des œufs de corégone redevient propice à une bonne dynamique de la population. Les larves éclosent dans un milieu encore assez riche en zooplancton et profitent ainsi du retour à de bonnes conditions de milieu. Par contre, les larves de perche ou de gardon doivent se développer dans un milieu plus pauvre où les juvéniles de corégone nés 2 à 3 mois plus tôt sont de bons compétiteurs. La tendance s'inverse et les corégones retrouvent une dynamique qui supplante celle des gardons et perches. De plus, le réchauffement du lac semble également favorable au corégone (Anneville et al, ce volume).

Gestion de la pêche au Léman

La gestion piscicole du lac a contribué également à cette bonne dynamique: un alevinage efficace en larves et juvéniles de corégone dans les années 80 a renforcé l'effet de la restauration du lac (Gerdeaux 2004). Les règles de tendue des différents types de filets (taille des mailles, longueur, hauteur) sont définies pour éviter les captures de poissons trop petits. La bonne connaissance de l'écologie des différentes espèces permet d'affiner la gestion. En hiver quand les perches se tiennent en profondeur dans un habitat qui chevauche celui de l'omble la pose des filets de maille 23 mm autorisée sur le littoral est interdite en profondeur parce qu'ils captureraient de trop petits ombles. La maille minimum des grands filets pélagiques (pics) est de 48 mm pour permettre à une majorité de femelles de corégone de se reproduire au moins une fois.

Le concordat franco-suisse pour la pêche au Léman signé en 1980 convenait qu'il n'était pas souhaitable d'introduire de nouvelles espèces de poissons. Toutefois, le dernier changement dans la communauté des poissons du Léman est le signalement récent de la blennie fluviatile, *Blennius fluviatilis*. Cette petite espèce est indigène des rivières du pourtour méditerranéen. Sa limite nord de répartition a longtemps été le lac du Bourget. Elle a été signalée en 1967 dans le lac d'Annecy. La cause la plus probable de son arrivée dans le lac d'Annecy (puis dans le Léman) est son emploi comme appât pour pêcher la perche. La remise à l'eau des poissons qui restent vivants après une partie de pêche n'est sans doute pas faite de la part du pêcheur dans l'intention d'introduire une nouvelle espèce. Il en est de même pour l'arrivée des tortues de Floride et d'autres espèces exotiques. L'interdiction de l'emploi de poissons appâts vivants en Suisse en 2001 a été décidée pour d'une part éviter les transferts d'espèces et d'autre part pour correspondre «à une vision moderne de la protection des animaux». Peut-être que la blennie fluviatile sera le dernier exemple d'introduction d'une espèce dans ce cas, mais sans doute pas le dernier cas de l'arrivée d'une espèce dans le Léman. Le rétablissement de la continuité écologique par aménagement des obstacles à la migration et aux déplacements des poissons ouvre la porte du Léman aux espèces présentes en aval comme le sandre. Il est fort probable que le sandre arrivé en France au début XXe siècle par le canal de la Marne au Rhin depuis l'Allemagne et l'Europe centrale et présent dans le lac du Bourget et dans le Rhône arrivera dans le Léman tôt ou tard, accompagné peut-être d'autres espèces du bassin du Rhône. Faut-il s'en inquiéter? Il ne s'agira pas dans ce cas d'introductions d'espèces mais d'arrivée d'espèces exogènes grâce aux connectivités écologiques restaurées ou créées qui ne peuvent être que subies. L'arrivée de la blennie fluviatile n'est pas inquiétante sur le plan de la santé de l'écosystème. Bien sûr, elle va occuper une niche écologique qui chevauchera peut-être celle des poissons déjà présents, mais sa biomasse ne sera jamais un souci pour le bon fonctionnement du Léman. Les nouvelles espèces sont parfois dangereuses non pas par elles-mêmes mais par les maladies dont elles sont vectrices. Le sandre a été longtemps accusé de propager le parasite *Bucephalus polymorphus* et de causer des mortalités de cyprinidés. Ce parasite a trois hôtes, la moule zébrée, un cyprinidé et le sandre. Chez les cyprinidés la larve s'enkyste sous la peau et provoque ainsi des lésions propices à des facteurs d'agression microbiens par exemple. Bien que plusieurs études aient démontré un impact de ce parasite sur la dynamique de cyprinidés, le cas du Bourget semble montrer que l'arrivée du sandre n'a pas fortement perturbé la dynamique du peuplement. Ce qui n'est pas une raison pour promouvoir son introduction. Le sandre est une espèce indigène d'Europe centrale qui a colonisé peu à peu (parfois avec l'aide des pêcheurs!) l'ouest de l'Europe en utilisant les canaux dont on continue d'améliorer les connexions. C'est donc une espèce du cortège européen, ce qui n'est pas le cas du poisson-chat, de la perche-soleil et de deux espèces d'écrevisses américaines introduites dans le lac. L'impact majeur de l'introduction des écrevisses américaines a été l'introduction d'un champignon mortel pour les écrevisses indigènes et l'écrevisse à pattes grêles dont elles sont porteuses saines. L'écrevisse signal a rapidement proliféré dans

le Léman et des signes ont été relevés de son impact sur le milieu comme la diminution d'herbiers et celle de l'abondance des limnées vectrices de la puce des canards (Dubois, Gillet and Michoud 2006). Un bilan écologique d'une introduction est difficile à faire car il faudrait avoir une appréciation sur le long terme. Ce bilan est d'autant plus délicat que ces écrevisses ont été introduites à des fins halieutiques alors que la législation interdit la vente vivante de telles espèces, ce qui est un fort handicap pour l'exploitation de l'écrevisse. Toutefois, une dérogation a été accordée aux pêcheurs professionnels avec des contraintes strictes pour la commercialiser. Les déclarations de pêche indiquent que plus de 10 tonnes sont commercialisées depuis une décennie. Cela est également à prendre en compte dans un bilan.

Conclusions

La réduction des surfaces littorales par les remblais, murs, digues, ports, etc... ainsi que la régulation du niveau des eaux ont été la cause principale de disparitions d'une grande partie des ceintures végétales. Cette situation se poursuit encore au 21e siècle, bien que des réalisations et des projets de restauration de milieux aquatiques riverains aient vu le jour; à noter aussi la prise de conscience de l'importance des embouchures de rivières, mis en évidence par le Réseau Ecologique Lémanique (REL, CIPEL 2006), comme points sensibles de biodiversité.

Il faut aussi souligner que les effets de l'eutrophisation se révèlent réversibles sur les peuplements d'hydrophytes submergés avec le retour des characées, sur les invertébrés littoraux avec la recrudescence de certains escargots d'eau et sur la faune piscicole par la bonne dynamique des corégones et du brochet.

L'arrivée d'espèces exogènes animales (invertébrés et poissons) entraîne de nouveaux équilibres avec un risque potentiel de banalisation de la faune par dominance de quelques espèces, comme le gammare du Danube ou les écrevisses américaines. Des programmes de suivis sont déjà partiellement en place aussi bien pour la faune que pour la flore mais restent à développer dans le futur.

Bibliographie

- **Aeschlimann C.** 2007. Test d'application d'une nouvelle méthode d'échantillonnage des macroinvertébrés du littoral lacustre, Travail de diplôme, Ecole d'ingénieurs de Lullier.
- **Aquaplus** 2010. Etude de la végétation macrophytique du Léman - Relevés en juillet 2009. Rapport Aquaplus, pour la CIPEL, Zoug.
- **Bachmann V, Cegielka E, Wagner P, Usseglio-Polatera P, Moreteau JC**. 1995. Installation de l'Amphipode *Corophium curvispinum* et de la palourde asiatique *Corbicula* sp. dans la partie française de la Moselle. Hydroécologie appliquée, 7: 185-190.
- **Bachmann V, Beisel JN, Usseglio-Polatera P, Moreteau JC.** 2001. Decline of *Dreissena polymorpha* in the River Moselle: biotic and abiotic key factors involved in dynamics of invasive species. Archiv für Hydrobiologie, 151: 263-281.
- **Baenziger R.** 1991. Etude de la macrofaune benthique de huit interfaces eau-terre du Petit-Lac, Travail de Diplôme Université de Genève.
- **Baenziger R.** 1995. A comparative study of the zoobenthos of eight land-water interfaces (Lake of Geneva). Hydrobiologia, 300/301: 133-140.
- **Baenziger R.** 1998. Répartition spatio-temporelle des invertébrés aquatiques en relation avec la dynamique des herbiers littoraux (lac Léman), Thèse de doctorat Université de Genève.
- **Barbey W.** 1884. La grève de Versoix près de Genève. Bull. Murithienne Soc. Valais. Sc. Nat., 12: 1-4.
- **Bij de Vaate A, Jazdzewski K, Ketelaars HAM, Gollasch S, van der Velde G.** 2002. Geographical patterns in range extension of ponto-caspian macroinvertebrate species in Europe. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 59: 1159-1174.
- **Binder E.** 1965. Un mollusque envahissant: la *Dreissena polymorpha* (Léman). Revue mensuelle du Museum de Genève, 54: 2-4.
- **Blanc B.** 1956. Etude comparée du «Bout-de-la-Venoge» et des Pierrettes. Bull. Cercle vaudois Bot., 7: 22-25.
- **Bolay A.** 1959. La flore des dunes d'Excenevex. Bull. Cercle vaudois Bot., 9: 5-9.
- **Bollache L.** 2004a. *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda): another invasive species in the Lake Geneva. Revue suisse de Zoologie, 111: 303-307.
- **Bollache L.** 2004b. Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences. Archiv für Hydrobiologie, 160: 57-66.
- **Bolard A.** 2010. Evaluation des capacités biogènes de la zone littorale du lac Léman (74): des mosaïques d'habitats aux communautés benthiques et piscicoles. Mémoire de Master «Qualité des eaux, des sols et traitement», Université de Franche-Comté.
- **Borcherding J, Murawski A, Arndt H.** 2006. Population ecology, vertical migration and feeding of the Ponto-Caspian invader *Hemimysis anomala* in a gravel-pit lake connected to the River Rhine Freshwater Biology, 5: 2376-2387.
- **Cacheiro J.** 2007. Les macroinvertébrés invasifs du Léman (Petit-Lac): comparaison spatiale et temporelle (2007 et 1989), Travail de diplôme, Ecole d'ingénieurs de Lullier.
- **Cardoso AC, Free G.** 2008. Incorporating invasive alien species into ecological assessment in the context of the Water Framework Directive. Aquatic Invasions, 8: 361-366.
- **Chanon V.** 1992. Influence d'un abri sur la microdistribution du zoobenthos des cailloux du Léman. Etude sur substrat artificiel, Travail de Diplôme Université de Genève.
- **Chodat R.** 1917. La biologie des plantes 1: les plantes aquatiques. Ed. Atar, Genève et Paris.
- **CIPEL** 1984. Le Léman, synthèse des travaux de la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution 1957-1982. CIPEL éd., **650** p.
- **Crooks JA.** 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. Oikos, 97: 153-166.
- **Crozet B, Pedroli JC, Vaucher C.** 1980. Premières observations de *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith)(Mollusca, Hydrobiidae) en Suisse romande. Revue suisse de Zoologie, 87: 807-811.
- **Crozet B.** 1982. Contribution à l'étude des communautés littorales de macroinvertébrés benthiques du Léman (Petit-Lac) en relation avec leur environnement. Thèse de doctorat, Université de Genève.
- **Crozet B.** 1984. Evolution de la macrofaune benthique littorale du Lac Léman de 1837 à 1983. Revue suisse de Zoologie, 9: 879-894.
- **Daisie** European Invasive Alien Species Gateway (http://www.europe-aliens.org).
- **Dessaix J, Fruget JF.** 2008. Evolution des peuplements de crustacés du Rhône moyen au cours des 20 dernières années, relation avec la variabilité hydroclimatique. Hydroécologie Appliquée, 16: 1-27.
- **Devin S, Beisel JN, Bachmann V, Moreteau JC.** 2001. *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: gammaridae): another invasive species newly established in the Moselle river and french hydrosystems. Annales de Limnologie, 37: 21-27.
- **Devin S, Piscart C, Beisel JN, Moreteau JC.** 2004. Life history traits of the invader *Dikerogammarus villosus* (crustacea, amphipoda) in the Moselle river, France. International Review Hydrobiology, 89: 21-34.
- **Devin S, Bollache L, Noël PY, Beisel JN.** 2005. Patterns of biolgical invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates. Hydrobiologia, 551:137-146.
- **Dick.JTA, Platvoet D.** 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. Proceeding Royal Society London serie B biolological science, 267: 977-983.
- **Dick.JTA, Platvoet D, Kelly DW.** 2002. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea, amphipoda). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 59: 1078-1084.
- **Dubois JP, Gillet C, Michoud M.** 2006. Expansion of the invading signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) population in Lake Geneva along the shoreline west of Thonon-les-Bains, between 2001 and 2005 - Impact of harvest. Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture, 382:45-56.

- **Duperrex C.** 1952.Sur la présence de la littorelle sur les rives du Léman. Bull. Cercle vaudois Bot., 3: 21
- **Demierre A, Durand P.** 1999. La végétation macrophytique du Léman, campagnes 1997 et 1998. Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre poll, Campagne 1998: 129-217.
- **Ecotec environnement.** 1992. Plan directeur des rives du Léman: Etude des milieux naturels aquatiques de la zone littorale du Léman. Vol A: Gestion, conservation, revalorisation. Vol. B: synthèse des données biologiques. Genève, Etat de Vaud, Service de l'aménagement du territoire.
- **Ecotec environnement.** 1993. Bilan écologique des rives genevoises du Léman. Vol A: Gestion, conservation et revalorisation. Vol. B: Synthèse des données biologiques. Genève, Dép. Intérieur, Agriculture et affaires régionales.
- **Eckmann R, Mörtl M, Baumgärtner D, Berron, DC, Fischer P, Schleuter, D. Weber A.** 2008. Consumption of amphipods by littoral fish after the replacement of native *Gammarus roeseli* by invasive *Dikerogammarus villosus* in Lake Constance. Aquatic Invasions 3, 184-188.
- **Forel FA.** 1892-1904. Le Léman. Monographie limnologique. Slatkine reprints (1998), Genève.
- **Gerdeaux D.** 2004. The recent restoration of the whitefish fisheries in Lake Geneva: the roles of stocking, reoligotrophication, and climate change. Annales Zoologici Fennici, 41: 181-189.
- **Gerdeaux D, Anneville O, Hefti D.** 2006. Fishery changes during re-oligotrophication in 11 peri-alpine Swiss and French lakes over the past 30 years. Acta Oecologica-International Journal of Ecology, 30: 161-167.
- **Gergs R, Rothhaupt KO.** 2008. Effects of Zebra mussels on a native amphipod and the invasive *Dikerogammarus villosus:* the influence of biopdeposition and structural complexity. Journal of the North American Benthological Society, 27: 541-548.
- **Gergs R, Rinke K, Rothhaupt KO.** 2009. Zebra mussels mediate benthic-pelagic coupling by biodeposition and changing detrital stoichiometry. Freshwater Biology, 54: 1379-1391.
- **Gergs R, Grey J, Rothhaupt KO.** 2011. Temporal variation in zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) densita structure the benthic food web and community composition on hard substrates in Lake Constance, Germany. Bio. Invasions 13: 2727-2738.
- **Glöer P, Meier-Brook C.** 1998. Süsswassermollusken. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtungen, Hamburg, Germany.
- **Golaz F, Vaïnölä, R,** 2013. Répartition, dynamique saisonnière et analyse de l'ADN mitochondrial du crustacé mysidé invasif *Hemimysis anomala* G.O. Sars 1907 dans le Léman. Bull. Soc. Vaud. Sci. nat. (sous presse).
- **Hefti D, Stucki P.** 2006. Crayfish management for Swiss waters. Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture, 380/381: 937-949.
- **Hesselschwerdt J, Necker J , Wantzen KM.** 2008. Gammarids in Lake Constance: habitat segregation between the invasive Dikerogammarus villosus and the indigenous *Gammarus roeselii.* Fundamental and Applied Limnology 173, 177-186.
- **Hochreutiner G.** 1896. Etude sur les phanérogames aquatiques du Rhône et du port de Genève. Revue Générale de Botanique 8: 90-110, 158-167, 188-200 et 249-265.
- **Hochreutiner G.** 1897. Notice sur la répartition des phanérogames du Rhône et du port de Genève. Bulletin de l'Herbier Boissier 5: 1-14.
- **Juget J.** 1967. La faune benthique du Léman: modalités et déterminismes écologiques du peuplement, Thèse de doctorat Université de Lyon.
- **Kelly DW, Dick JTA.** 2005. Introduction of the non-indigenous amphipod Gammarus pulex alters population dynamics and diet of junvenile trout Salmo trutta. Freshwater Biology, 50:127-140.
- **Lachavanne JB, wattenhofer R.** 1975. Les macrophytes du Léman. Ed. Conservatoire botanique de Genève, Genève.
- **Lambelet C, Naciri Y.** 2010. La littorelle à une fleur - conservation d'une espèce appartenant à un milieu très menacé en Suisse. La Feuille verte 41: 14-17.
- **Lang C.** 1974. Macrofaune des fonds de cailloux du Léman. Revue Suisse d'Hydrologie, 36: 301-350.
- **Leuven RS, van der Velde G, Baijens I, Snijders J, van der Zwart C, Lenders HJR, bij de Vaate A.** 2009. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. Biological Invasions, 11: 1989-2008.
- **Lods-Crozet B.** 1999. Invertébrés benthiques de la zone littorale du Léman. Evolution depuis le début du siècle. In: Musée du Léman & Slatkine (eds). Actes du colloque pluridisciplinaire, Découvrir le Léman, 100 ans après Forel. Genève, pp 103-122.
- **Lods-Crozet B, Reymond O.** 2006. Bathymetric expansion of an invasive gammarid (*Dikerogammarus villosus*, Crustacea, Amphipoda) in Lake Geneva. Journal of Limnology, 65: 141-144.
- **Lods-Crozet B.** 2013. Long-term biomonitoring of invertebrate neozoans in Lake Geneva - Towards a homogeneization of freshwater fauna. J. Limnol (submitted).
- **Lubini V, Knispel S, Sartori M, Vicentini H, Wagner A.** 2012. Listes rouges Ephémères, Plécoptères, Trichoptères. 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° 1212.
- **Magny M, Honegger M, Chalumeau L.** 2005. Holocene fluctuations of the level of Lake Neuchatel (Switzerland): New data from the sediment sequence of Marin-Les Piecettes. Eclogae Geologicae Helvetiae, 98: 249-259.
- **Médoc V, Bollache L, Beisel JN.** 2009. Etablissement d'une liste d'invertébrés usceptibles d'envahir les hydrosystèmes français: une mesure préventive dans le contexte des invasions biologiques. Revue Science Bourgogne-Nature, 9/10: 134-139.
- **Mörtl M.** 2003. Biotic interactions in the infralittoral of Lake Constance. PhD Thesis, University of Constance.
- **Mouthon J.** 1987. Contribution à la connaissance des Mollusques du lac Léman. Intérêt de l'étude des malacocénoses pour apprécier la qualité biologique des sédiments de ce plan d'eau. Revue suisse de Zoologie, 94: 729-740.
- **Mulattieri P.** 2006. Etude de l'impact des aménagements riverains sur les macroinvertébrés benthiques des rives genevoises du Léman, Travail de Diplôme Université de Genève.

- **Müller J.** 1881. Les characées genevoises. Bull. Soc. Bot. Genève, 2: 42-96
- **Mürle U, Ortlepp J, Rey P.** 2008. Koordinierte biologische Untersuchungen im Hochrhein 2006/07 – Makroinvertebraten. Umwelt-Wissen N°0822. Office Fédéral de l'Environnment, 104 p.
- **Musko, IB.** 2001. Aspects of the population dynamics of *Corophium curvispinum* G.O. Sars (Crustacea: Amphipoda) in the stony littoral zone along the trophic gradient in Lake Balaton (Hungary). Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 27: 3860-3866.
- **Panov VE, Alexandrov B, Arbaciauskas K, Binimelis R, Copp GH, Grabowski M, Lucy F, Leuven RS, Nehring S, Paunovic M, Semenchenko V, Son MO.** 2009. Assessing the risks of aquatic species invasions via european inland waterways: from concepts to environmental indicators. Integrated environmental assessment and management, 5: 110-126.
- **Piguet E, Bretscher K.**1913. Oligochètes. Catalogue des invertébrés de la Suisse, fascicule 7, Georg, Genève.
- **Platvoet D, van der Velde G, Dick JTA.** 2009. Flexible omnivory in *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894)(Amphipoda). Crustaceana, 82: 703-720.
- **Reuter G.F.** 1867. Catalogue des plantes vasculaires qui croissent naturellement aux abords de Genève, 2e éd. Librairie Kessmann, Genève.
- **Rey P, Ortlepp, J.** 2002. Koordinierte biologische Untersuchungen am Hochrhein 2000; Makroinvertebraten. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern. Schriftenreihe Umwelt 345: 1-98.
- **Rey P, Ortlepp J, Küry D.** 2004. Wirbellose Neozoen im Hochrhein 2001-2004. Office fédéral de l'environnement OFEV, n°380.
- **Rüetschi J, Stucki P, Müller P, Vicentini H, Claude F.** 2012. Rote Liste Weichtiere (Schnecken und Muscheln). Gefährdete Arten der Schweiz, Stand 2010. Bundesamt für Umwelt, Bern, und Schweizer Zentrum für die Kartografie der Fauna, Neuenburg. Umwelt-Vollzug Nr. 1216.
- **Schmidlin S, Baur B.** 2007. Distribution and substrate preference of the invasive clam *Corbicula fluminea* in the River Rhine in the region of Basel (Switzerland, Germany, France). Aquatic Science, 69: 153-161.
- **Schmidlin S, Schmera D, Baur B.** 2012. Alien molluscs affect the composition and diversity of native macroinvertebrates in a sandy flat of Lake Neuchâtel, Switzerland. Hydrobiologia, 679: 233-249.
- **Schmidlin S, Schmera D, Ursenbacher S, Baur B.** 2012. Separate introductions but lack of genetic variability in the invasive clam *Corbicula* spp. In Swiss lakes. Aquatic invasions, 7: 73-80.
- **Strayer DL, Malcom HM.** 2006. Long-term demography of a zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population. Freshwater Biology, 51: 117-130.
- **Turner H, Kuiper JGJ, Thew N, Bernasconi R, Rüetschi J, Wüthrich M, Gosteli M.** 1998. Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins. Fauna Helvetica 2, 527 p.
- **Van den Brink FWB, Velde G , Bij Vaate Ade,** 1993. Ecological aspects, explosive range extension and impact of a mass invader, *Corophium curvispinum* Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the Lower Rhine (The Netherlands). Oecologia, 93:224-232.
- **Villaret P.** 1951. La littorelle sur les rives du Léman. Bull. Cercle vaud. Bot., 2: 29-31.
- **Weber C.** 1958. La végétation de la Pointe-à-la-Bise. Trav. Soc. Bot. Genève 4: 47-53.
- **Werner S, Mörtl M.** 2004. Erstnachweis der Fluss-Körbchenmuschel *Corbicula fl uminea* im Bodensee. Lauterbornia, 49: 93–97.
- **Werner S, Rothhaupt KO.** 2007. Effects of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* on settling juveniles and other benthic taxa. Journal of the North American Benthological Society, 26: 673-680.
- **Werner S, Rothhaupt KO.** 2008. Effects of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* on benthic macroinvertebrate taxa in laboratory experiments. Fundamental and Applied Limnology, 173: 145-152.
- **Wittmann KJ.** 2007. Continued massive invasion of Mysidae in the Rhine and Danube river systems, with first records of the order Mysidacea (Crustacea: Malacostraca: Peracarida) for Switzerland. Revue suisse de Zoologie, 114: 65-86.
- **Wittmann KJ, Ariani AP.** 2009. Reappraisal and range extension of non-indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France. Biological Invasions, 11: 401-407.