

SURVEILLANCE DE LA MOULE QUAGGA DANS LE LÉMAN 2024

QUAGGA MUSSEL MONITORING IN LAKE GENEVA 2024

CAMPAGNE 2024

PAR

Piet SPAAK¹, Linus HOFSTETTER¹, Salomé BOUDET², Bastiaan IBELINGS²

¹ EAWAG, DEPARTMENT OF AQUATIC ECOLOGY, ÜBERLANDSTRASSE 133, 8600 DÜBENDORF

² UNIVERSITÉ DE GENÈVE, DÉPARTEMENT F.-A. FOREL DES SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT ET DE L'EAU ET INSTITUT DE SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT, 66 BOULEVARD CARL VOGT, 1205 GENÈVE

RÉSUMÉ

Ce rapport présente les résultats du deuxième programme d'échantillonnage à l'échelle du Léman, mené conjointement par l'UNIGE et l'Eawag en juin 2024, deux ans après la première campagne réalisée en 2022. Il s'agit d'un rapport préliminaire ; une analyse approfondie des données de surveillance et de leurs implications pour le fonctionnement du lac sera effectuée après la troisième et dernière campagne d'échantillonnage prévue en juin 2026.

*La moule quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) a été détectée pour la première fois en Suisse en 2014 dans le Rhin (via l'ADN environnemental), puis confirmée dans le Léman en 2015. Depuis, elle s'est propagée dans de nombreux lacs périalpins suisses. Des efforts visent à freiner son expansion, en raison de ses conséquences écologiques et économiques. Une surveillance systématique reste indispensable, notamment dans les grands lacs périalpins profonds comme le Léman, où les impacts à long terme sur l'écosystème demeurent mal connus. Les connaissances actuelles reposent en grande partie sur les observations issues des Grands Lacs nord-américains, colonisés depuis plus de 30 ans.*

La campagne d'échantillonnage a porté sur 72 sites répartis sur l'ensemble du Léman, entre 10 et 309 m de profondeur, organisés le long de transects. Elle a combiné des prélèvements de sédiments et de l'imagerie benthique, chaque site ayant été échantillonné en trois réplicats afin de garantir la robustesse des données. En laboratoire, les moules issues des prélèvements ont été comptées et mesurées, en distinguant les moules quagga des moules zébrées sur la base de la morphologie de leur coquille, afin d'obtenir des estimations de densité, de biomasse et de taille moyenne par site.

Les résultats indiquent qu'aucune moule zébrée vivante n'a été détectée en 2024 ; seules des moules quagga ont été trouvées, bien que l'ADN environnemental de la moule zébrée soit encore détectable dans le lac. La moule quagga colonise actuellement des profondeurs comprises entre 10 et 250 m. Les résultats de la benne à sédiment montrent que la densité et la biomasse des moules quagga diminuent fortement avec la profondeur. L'imagerie BIS révèle également une couverture quasi complète dans les zones peu profondes (< 30 m), diminuant avec la profondeur et devenant très faible au-delà de 200 m.

Les gradients environnementaux expliquent en grande partie la distribution spatiale des moules quagga dans le lac. La densité et la biomasse diminuent fortement lorsque la température de l'eau descend sous 5-6 °C ou lorsque la teneur en oxygène dissous est inférieure à 9-10 mg/L, en accord avec les seuils physiologiques connus. La capacité de l'espèce à coloniser des substrats meubles et des eaux plus profondes et froides lui confère un avantage compétitif marqué sur la moule zébrée, expliquant sa domination actuelle dans le Léman.

La discussion souligne qu'il reste prématuré de tirer des conclusions à partir de seulement deux campagnes : les trajectoires d'invasion peuvent être non linéaires, avec une phase d'expansion rapide suivie d'une stabilisation dépendante de la densité. Une surveillance continue, en 2026 et au-delà, sera essentielle pour mieux comprendre la dynamique à long terme.

Sur le plan écologique, la moule quagga est susceptible de transformer profondément l'écosystème du Léman. Son taux de filtration élevé réduit le phytoplancton, augmente la transparence de l'eau et modifie les cycles biogéochimiques, avec des répercussions sur l'ensemble du réseau trophique. Les effets devraient être spatialement hétérogènes, plus marqués dans les zones littorales où les densités sont les plus fortes.

ABSTRACT

This report presents the results of the second lake wide sampling program conducted on Lake Geneva in June 2024, jointly organised by UNIGE and Eawag, two years after the first campaign carried out in 2022. This is a preliminary report; a more comprehensive analysis of the monitoring data and their implications for lake functioning will be conducted after the third and final sampling campaign scheduled for June 2026.

*The quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) was first detected in Switzerland in 2014 in the Rhine River (via environmental DNA) and subsequently confirmed in Lake Geneva in 2015. Since then, it has spread to many peri-alpine Swiss lakes. Efforts are underway to stop its expansion because of its ecological and economic consequences. Systematic monitoring remains essential, especially in large, deep peri-alpine lakes such as Lake Geneva, where long-term ecosystem impacts remain poorly understood. Current knowledge relies largely on observations from the North American Great Lakes, which have been colonised for more than 30 years.*

The 2024 sampling campaign covered 72 sites distributed across the entire lake, at depths ranging from 10 to 309 m, organised along transects. It combined sediment sampling and benthic imaging, with three replicates per site to ensure data robustness. In the laboratory, mussels from the samples were counted and measured, distinguishing quagga from zebra mussels based on shell morphology, to estimate density, biomass, and mean size per site.

Results indicate that no living zebra mussels were detected in 2024; only quagga mussels were found, although zebra mussel environmental DNA remains detectable in the lake. The quagga mussel currently colonises depths between 10 and 250 m. Sediment grab results show that quagga mussel density and biomass decrease with depth. BIS imaging also reveals nearly complete coverage in shallow areas (<30 m), decreasing with depth and becoming very low beyond 200 m.

Environmental gradients largely explain the spatial distribution of quagga mussels in the lake. Density and biomass decrease sharply when water temperature drops below 5-6 °C or when dissolved oxygen falls below 9-10 mg/L, consistent with known physiological thresholds. The species' ability to colonise soft substrates and colder, deeper waters give it a strong competitive advantage over the zebra mussel, explaining its current dominance in Lake Geneva.

The discussion emphasises that it is still too early to draw firm conclusions based on only two campaigns: invasion trajectories can be non-linear, with a rapid expansion phase followed by density-dependent stabilisation. Continued monitoring in 2026 and beyond will be essential to better understand the long-term dynamics.

From an ecological perspective, the quagga mussel is likely to profoundly alter the Lake Geneva ecosystem. Its high filtration rate reduces phytoplankton abundance, increases water transparency, and modifies biogeochemical cycles, with cascading effects throughout the food web. These impacts are expected to be spatially heterogeneous, and strongest in littoral zones where mussel densities are highest.

1. INTRODUCTION

Parmi les nombreuses espèces exotiques envahissantes introduites en Europe de l'Ouest au cours des dernières décennies, la moule quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) représente aujourd'hui l'une des plus préoccupantes en raison de sa capacité de dispersion rapide et de ses impacts profonds sur les écosystèmes lacustres.

La moule quagga a été détectée pour la première fois en Suisse en 2014 dans le Rhin grâce à l'ADN environnemental (De Ventura et al., 2017). Depuis, elle a été observée dans plusieurs lacs suisses, notamment le Léman (2015), le lac de Constance (2017), le lac de Neuchâtel (2017) et le lac de Bienne (2019), entre autres (Haltiner et al., 2022). Sa congénère, la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*), est, quant à elle présente en Suisse depuis le XXe siècle.

Haltiner et al. (2022) ont compilé la première synthèse nationale de la présence et de l'absence de la moule quagga dans les lacs suisses. En parallèle, Eawag a lancé dès 2021 un programme de surveillance dans les lacs de Constance et de Bienne, dans le cadre du projet *SeeWandel*, aujourd'hui poursuivi sous le nom *SeeWandel Climate*.

S'appuyant sur cette initiative, l'Université de Genève (UNIGE) a rejoint Eawag en 2022 afin d'étendre cette approche de suivi standardisé au Léman. Deux campagnes d'échantillonnage ont déjà été menées, en 2022 et en 2024, et une troisième est prévue pour 2026. La méthodologie appliquée sur le terrain s'inspire directement des protocoles de suivi à long terme des macroinvertébrés développés dans les Grands Lacs nord-américains (Karatayev et Burlakova, 2025).

Dans les grands lacs périalpins, nos connaissances sur la dynamique des populations de moules quagga et leurs conséquences écologiques à long terme demeurent encore limitées. À ce jour, la compréhension du phénomène repose essentiellement sur les observations réalisées dans les Grands Lacs nord-américains, colonisés depuis plus de trente ans. Des études ciblées dans les lacs suisses sont donc indispensables pour évaluer de manière fiable l'impact de cette invasion dans un contexte local.

La moule quagga agit comme un véritable moteur de changement dans les écosystèmes lacustres. Par son activité de filtration intense, elle favorise un processus de benthification : un basculement des processus écologiques dominants de la zone pélagique vers la zone benthique (Higgins et Zanden, 2010 ; Mayer et al., 2014 ; Shen et al., 2018 ; Karatayev et Burlakova, 2022). Ce processus modifie profondément le cycle des nutriments : la moule joue un rôle central dans la régulation du phosphore (Li et al., 2021), augmente la transparence de l'eau et favorise la croissance des macrophytes et algues benthiques dans les zones littorales (Spear et al., 2022 ; Burlakova et al., 2023). Enfin, la moule quagga influence le réseau trophique en filtrant sélectivement le phytoplancton (Higgins et Zanden, 2010 ; Reavie et al., 2025) et en rejetant certaines cyanobactéries telles que *Microcystis aeruginosa* (Boegehold et al., 2025), favorisant ainsi le développement de proliférations algales nuisibles, comme observé dans le lac Érié (Vanderploeg et al., 2001).

Dans ce contexte, il est indispensable de connaître la distribution spatiale et la dynamique des populations de moules quagga dans le Léman afin de quantifier et d'évaluer leurs impacts sur l'écosystème. C'est dans cette optique qu'une campagne d'échantillonnage à grande échelle a été menée en juin 2024 sur 72 sites répartis en transects et à différentes profondeurs. Cette campagne a reproduit le protocole mis en œuvre en 2022 et sera reconduite en 2026, avec le soutien financier de la Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman (CIPEL).

2. MÉTHODES

2.1 CONCEPTION GÉNÉRALE

La campagne d'échantillonnage s'est déroulée sur le mois de juin 2024. Regroupés sous forme de transects, 72 sites du Léman ont été sélectionnés pour l'échantillonnage (Figure 1). Les critères de sélection pour ces sites visaient à couvrir un large gradient de profondeur, depuis le rivage jusqu'au centre du lac. Le site d'échantillonnage le moins profond se situe à 10 m de profondeur et le plus profond à 309 m. Chaque site a été échantillonné trois fois avec la benne à sédiment « Ponar » et le fond filmé avec le système d'imagerie benthique (BIS).

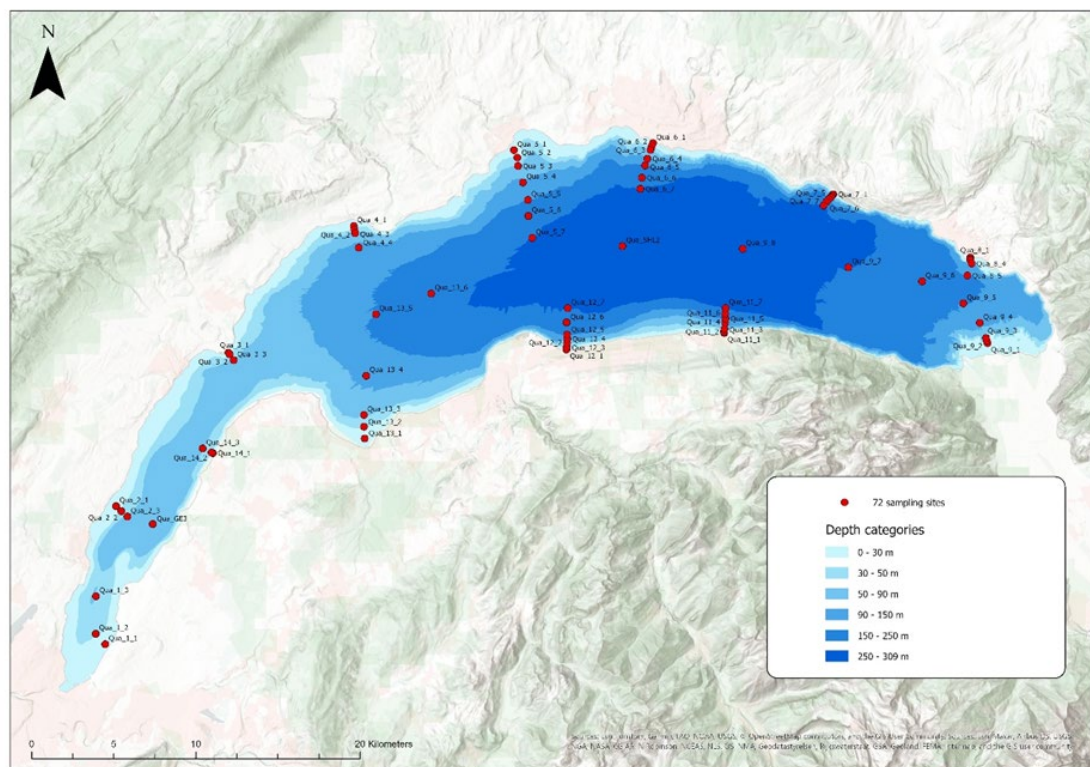


Figure 1 : Emplacement et profondeur relative de tous les sites échantillonnés.

Figure 1 : Location and relative depth of all sampled sites.

2.2 ÉCHANTILLONNAGE AVEC LA BENNE DE SÉDIMENT « PONAR »

Sur chaque site d'échantillonnage, trois prélèvements ont été réalisés à l'aide d'une benne à sédiment « Ponar » (Figure 2). Chaque échantillon a été lavé sur un tamis de 1 mm, stocké dans des sacs étiquetés, puis immédiatement congelé afin de préserver les moules pour les analyses ultérieures en laboratoire.

Pour chaque échantillon par site, jusqu'à 250 g par échantillon ont été analysés. Les échantillons ont d'abord été décongelés puis répartis uniformément dans un bac. Le poids total humide de l'échantillon a été enregistré, et une photographie a été prise pour assurer la traçabilité. Selon le poids total humide, l'ensemble de l'échantillon ou un sous-échantillon représentatif de 250 g a été traité. Afin de garantir l'homogénéité du sous-échantillonnage, les moules ont été sélectionnées aléatoirement dans différentes zones du bac. Toutes les moules ont été comptées et mesurées à l'aide d'un pied à coulisse Bluetooth, enregistrant automatiquement chaque mesure dans un fichier Excel.

Pour garantir une identification correcte des moules présentes dans les échantillons, il a été nécessaire de distinguer les différentes espèces de bivalves du Léman, à savoir *Dreissena rostriformis bugensis*, *Dreissena polymorpha*, *Corbicula fluminea* et les membres de la famille des *Unionidae*. Pour *Corbicula* et les *Unionidae*, une référence photographique suffisait pour une identification fiable.

Bien que génétiquement distinctes, les moules zébrées et quagga présentent un fort polymorphisme, pouvant compliquer l'identification visuelle. Cependant, au stade adulte, la plupart des spécimens bien conservés peuvent être identifiés de manière fiable par un examen attentif de la coquille. Le principal critère diagnostique utilisé était la forme de la suture ventrale entre les valves : les moules quagga présentent une suture ventrale en forme de sigmoïde, traduisant une asymétrie entre les deux valves, tandis que les moules zébrées présentent une suture ventrale droite, indiquant des valves symétriques (Mills et al., 1996). Cette caractéristique a même pu être utilisée efficacement par des non-spécialistes pour distinguer les deux espèces, comme le montrent les travaux de Teubner et al. (2016).

Pour les campagnes de 2022 et de 2024, la densité a été calculée pour chaque site. Pour chaque sous-échantillon d'un site donné, le nombre d'individus a été divisé par la proportion de l'échantillon analysée afin d'estimer le nombre total d'individus dans l'échantillon complet. Cette valeur a ensuite été divisée par la surface de la benne Ponar pour obtenir la densité de chaque échantillon. Pour déterminer la densité à l'échelle du site, les densités des trois sous-échantillons ont été moyennées, donnant ainsi le nombre d'individus par mètre carré.

Lors de la campagne de 2022, l'Eawag a analysé et compté les échantillons de 11 sites et a en outre calculé le poids sec sans cendres (Ash-Free Dry Weight) des moules provenant de ces sites, couvrant un large éventail de profondeurs et de tailles de coquilles dans le Léman. Pour déterminer l'AFDW, représentant la biomasse organique, les tissus ont d'abord été séchés pendant 48 heures à 60 °C afin d'obtenir le poids sec, puis incinérés à 550 °C pendant 2 heures avant d'être pesés à nouveau. L'AFDW a été calculé en soustrayant le poids des cendres du poids sec.

À partir de ces données, un modèle de régression a été développé sous RStudio (v. 4.5.1) pour prédire l'AFDW en fonction de la longueur de la coquille de toutes les moules mesurées. Le même modèle de régression a ensuite été appliqué pour estimer l'AFDW des campagnes de 2022 et de 2024.

L'AFDW moyen prédit a été calculé pour chaque sous-échantillon, et la biomasse par sous-échantillon a été obtenue en multipliant l'AFDW moyen prédit par la densité moyenne des moules. Comme pour la densité, les valeurs de biomasse ont ensuite été moyennées entre les trois sous-échantillons de chaque site, afin d'obtenir une moyenne représentative à l'échelle du site, exprimée en milligrammes par mètre carré.

Enfin, la longueur moyenne de coquille pour chaque site a été calculée en faisant la moyenne des longueurs de coquille obtenues en millimètre pour chacun des sous-échantillons.

Les 10 premiers mètres de la colonne d'eau n'ont pas été inclus dans l'étude étant donné que le bateau, La Licorne, ne pouvait pas y pénétrer. L'échantillonnage des profondeurs 0 - 10 m a été complété au mois de juin 2025 en collaboration avec l'INRAE (projet DRILL).

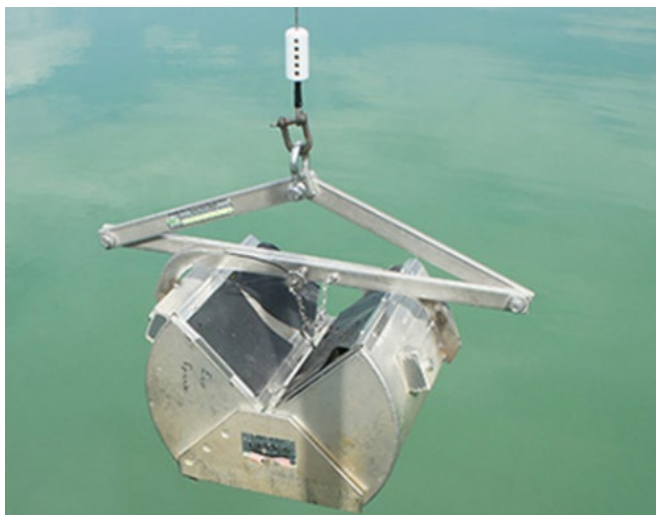


Figure 2 : Ponar grab utilisé pour la campagne (crédits : Eawag).

Figure 2 : Ponar grab used for the campaign (credits: Eawag).

2.3 SYSTÈME D'IMAGERIE BENTHIQUE (BIS)

Le BIS utilisé pour la campagne de surveillance du Léman en 2024 est la deuxième version modulaire BIS V2 développée à l'Eawag (Figure 3). Il se compose d'un cadre en aluminium assemblé, monté avec deux caméras GoPro, trois lampes de plongée, un ordinateur de plongée Shearwater PERDIX 2 et une sonde multiparamétrique EXO3. Dans le Léman, le BIS a été descendu au fond du lac au maximum cinq fois sur chaque site, afin d'obtenir au moins trois images à haute visibilité par emplacement. À partir de ces trois images, le pourcentage total recouvert de moules a été mesuré dans Photoshop sur une surface de 50 x 50 cm afin d'obtenir une moyenne comme approximation de la proportion couverte sur chaque site.

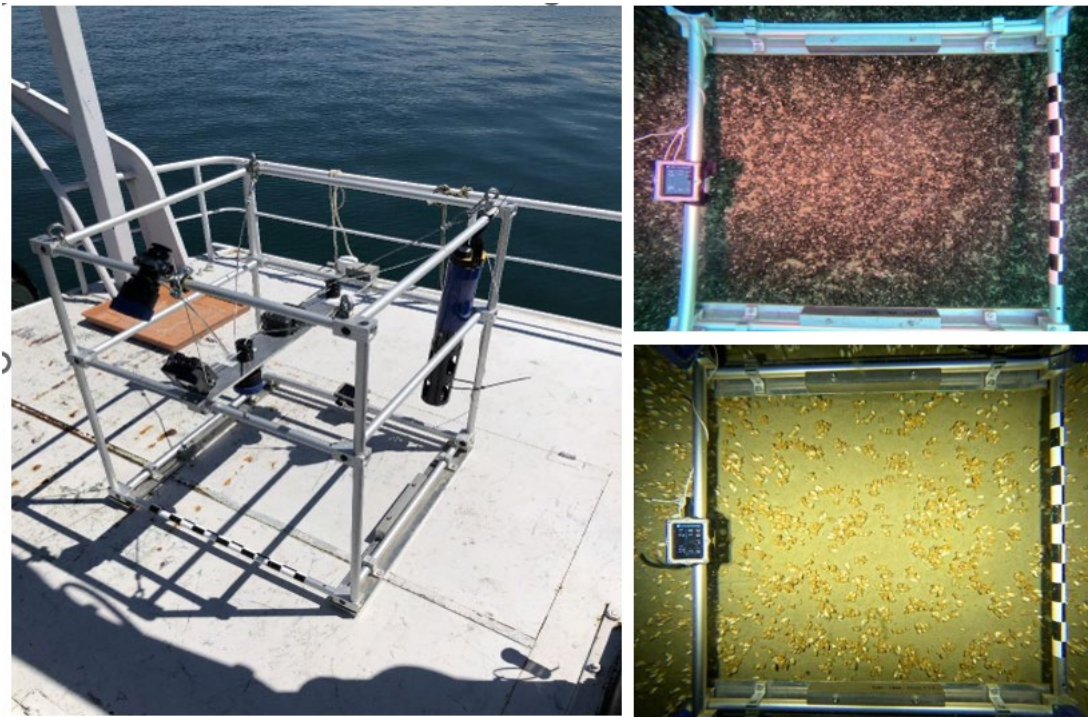


Figure 3 : Le BIS V2 entièrement assemblé pendant la surveillance (à gauche) et deux images brutes capturées pendant la campagne dans le Léman à faible profondeur (en haut à droite, 96 % de couverture) et à plus grande profondeur (en bas à droite, 35.1 % de couverture).

Figure 3 : The fully assembled BIS V2 during monitoring (left) and two raw images captured during the campaign in Lake Geneva at shallow depth (top right, 96 % coverage) and at greater depth (bottom right, 35.1 % coverage).

3. RÉSULTATS

3.1 BENNE À SÉDIMENTS

Les résultats des deux campagnes de suivi indiquent que les moules quagga ont largement remplacé les moules zébrées dans les zones peu profondes du Léman. En 2022, les moules zébrées ne représentaient que 0.7 % de l'ensemble des individus identifiés, contre 98.7 % pour les moules quagga. Quelques individus de *Corbicula fluminea* ont également été observés, accompagnés de moules zébrées, toutes deux limitées aux faibles profondeurs comprises entre 10 et 30 mètres. En 2024, seules des moules quagga ont été détectées dans les échantillons, confirmant qu'elles ont presque complètement remplacé les moules zébrées.

Concernant la distribution spatiale des moules quagga dans le Léman, la densité des moules quagga, tant en 2022 qu'en 2024, est fortement influencée par la morphométrie du lac, avec les densités les plus élevées dans les zones peu profondes, entre 10 et 30 mètres, et des densités encore significatives dans les zones intermédiaires entre 30 et 50 mètres (Figure 4). Au-delà de 50 mètres, les densités diminuent fortement, atteignant des valeurs très faibles à 150 mètres et aucun individu n'a été observé au-delà de 250 mètres. Les résultats comparables entre 2022 et 2024 suggèrent un schéma de distribution stable au cours de ces deux années, indiquant que la majorité des moules quagga reste pour l'instant concentrée dans les zones peu profondes (Figure 4).

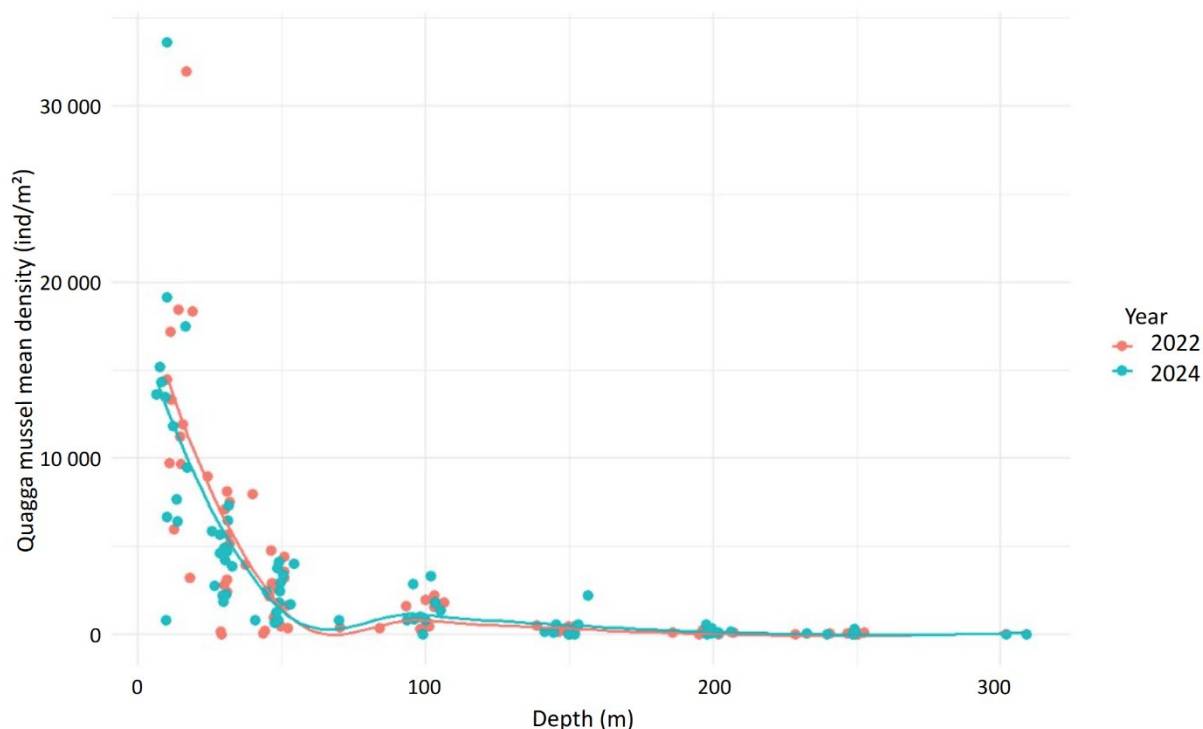


Figure 4 : Distribution de la densité moyenne de la moule quagga à un site d'échantillonnage donné en fonction de la profondeur dans le Léman. Les couleurs distinguent les deux années de campagne : en rose pour 2022 et en bleu pour 2024. Les courbes loess montrent une forte diminution de la densité des moules avec l'augmentation de la profondeur, les densités maximales étant observées à 20 m de profondeur. En dessous d'environ 50 m, les densités chutent rapidement et restent faibles vers les zones les plus profondes du lac, atteignant zéro au-delà de 250 m de profondeur.

Figure 4 : Distribution of quagga mussel mean density at a given sampling site as a function of depth in Lake Geneva. Colours distinguish between the two survey years, in pink for 2022 and in blue for 2024. The fitted loess curves show a sharp decline in mussel density with increasing depth, with maximum densities observed at 20 m depth. Below approximately 50 m, densities drop rapidly and remain low toward the deepest parts of the lake and reach zero under 250 m depth.

La carte représentant la densité des moules quagga pour chaque site en 2024 montre que cette dernière est la plus élevée dans les zones peu profondes et intermédiaires, tandis qu'elle demeure très faible dans les parties les plus profondes du lac, et ce pour l'ensemble des transects (Figure 5).

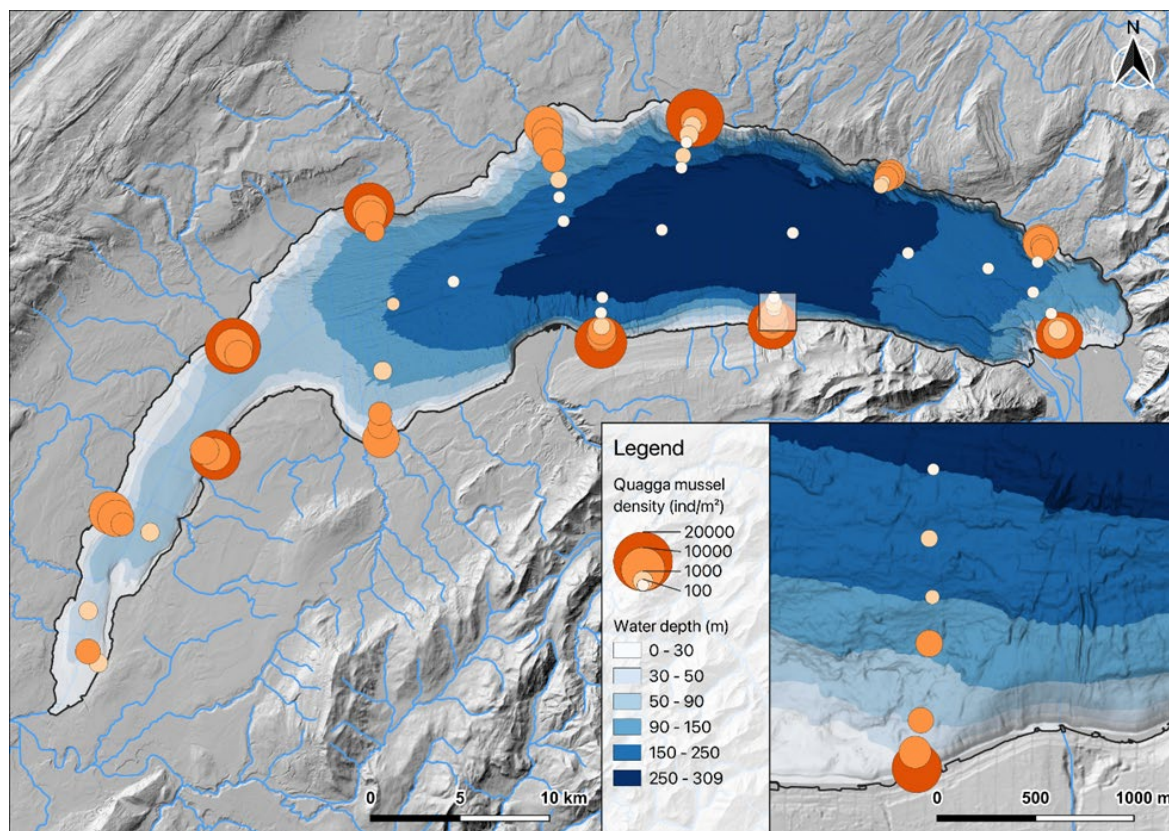


Figure 5 : Distribution spatiale de la densité moyenne par site de la moule quagga dans le Léman. La taille des cercles et l'intensité de leur couleur représentent la densité de moules à chaque site d'échantillonnage, tandis que les couleurs de fond indiquent la profondeur de l'eau. Les densités les plus élevées sont observées dans les zones peu profondes et de profondeur intermédiaire (10 à 50 m), tandis que la densité diminue fortement avec l'augmentation de la profondeur vers le bassin central profond.

CRS : ESPG 2056 CH1903+ LV95. References: Federal Office of Topography (swisstopo), National Institute of Geographic and Forest Information (IGN).

Figure 5 : Spatial distribution of quagga mussel mean density per site in Lake Geneva. Circle size and colour intensity represent mussel density at each sampling site, while background colours indicate water depth. The highest densities are observed in the shallow and mid-depth zones (10-50 m), whereas densities decrease sharply with increasing depth toward the central deep basin.

CRS : ESPG 2056 CH1903+ LV95. References: Federal Office of Topography (swisstopo), National Institute of Geographic and Forest Information (IGN).

La biomasse des moules quagga présente une tendance similaire avec la profondeur jouant un rôle clé (Figure 6). Là encore, la carte montre que pour l'année 2024 l'ensemble des transects suit également la même tendance (Figure 7).

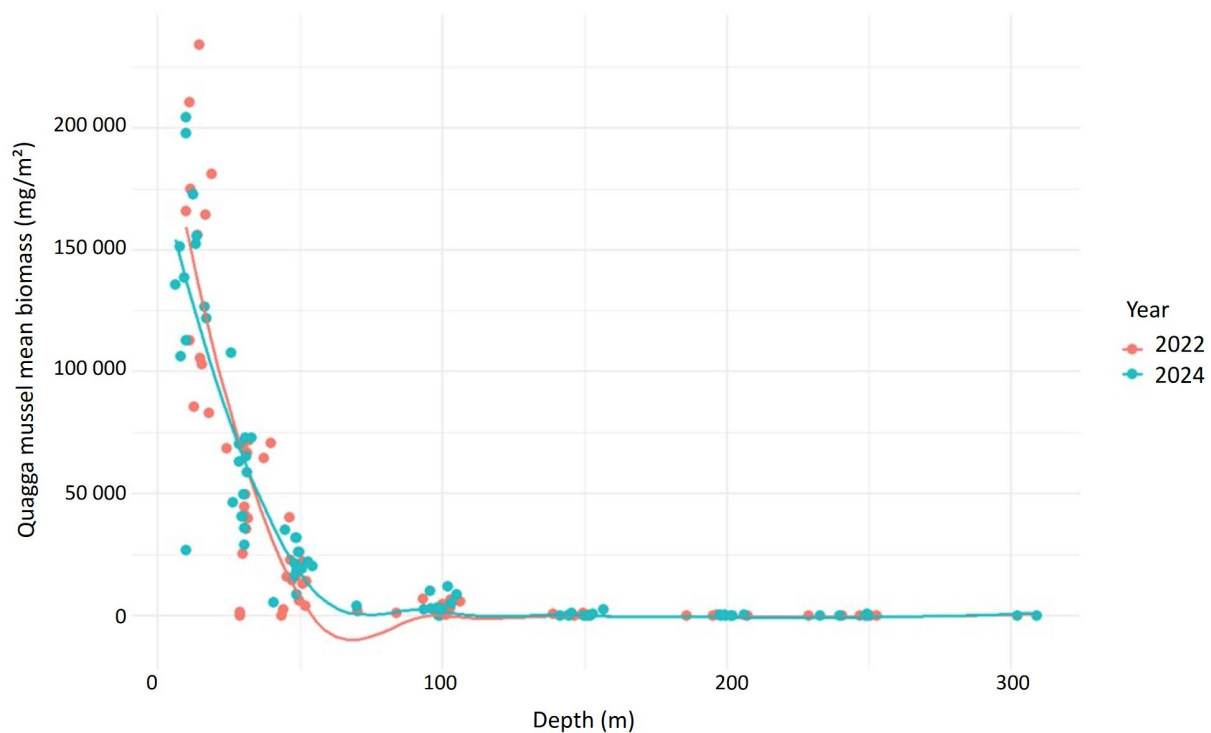


Figure 6 : Distribution de la biomasse moyenne des moules quagga par site dans le Léman en 2022 et 2024. Chaque point représente la biomasse moyenne mesurée à une profondeur spécifique, les couleurs distinguant les deux années. Les courbes loess montrent une forte diminution de la biomasse avec l'augmentation de la profondeur, avec des valeurs maximales observées à 20 m de profondeur. En dessous d'environ 50 m, la biomasse diminue rapidement et reste faible dans les zones les plus profondes. La similarité entre les deux années suggère que la distribution de la biomasse des moules quagga en fonction de la profondeur est restée relativement stable dans le temps, la population demeurante concentrée dans les zones peu profondes.

Figure 6 : Distribution of quagga mussel mean biomass in Lake Geneva in 2022 and 2024. Each point represents the mean biomass measured at a specific site depth, with colours distinguishing between years. The loess curves show a steep decline in biomass with increasing depth, with maximum values observed at 20 m depth. Below approximately 50 m, biomass decreases rapidly and remains low in the deepest zones. The similarity between years suggests that the depth-related biomass distribution of quagga mussels has remained relatively stable over time, with the population concentrated in shallow zones.

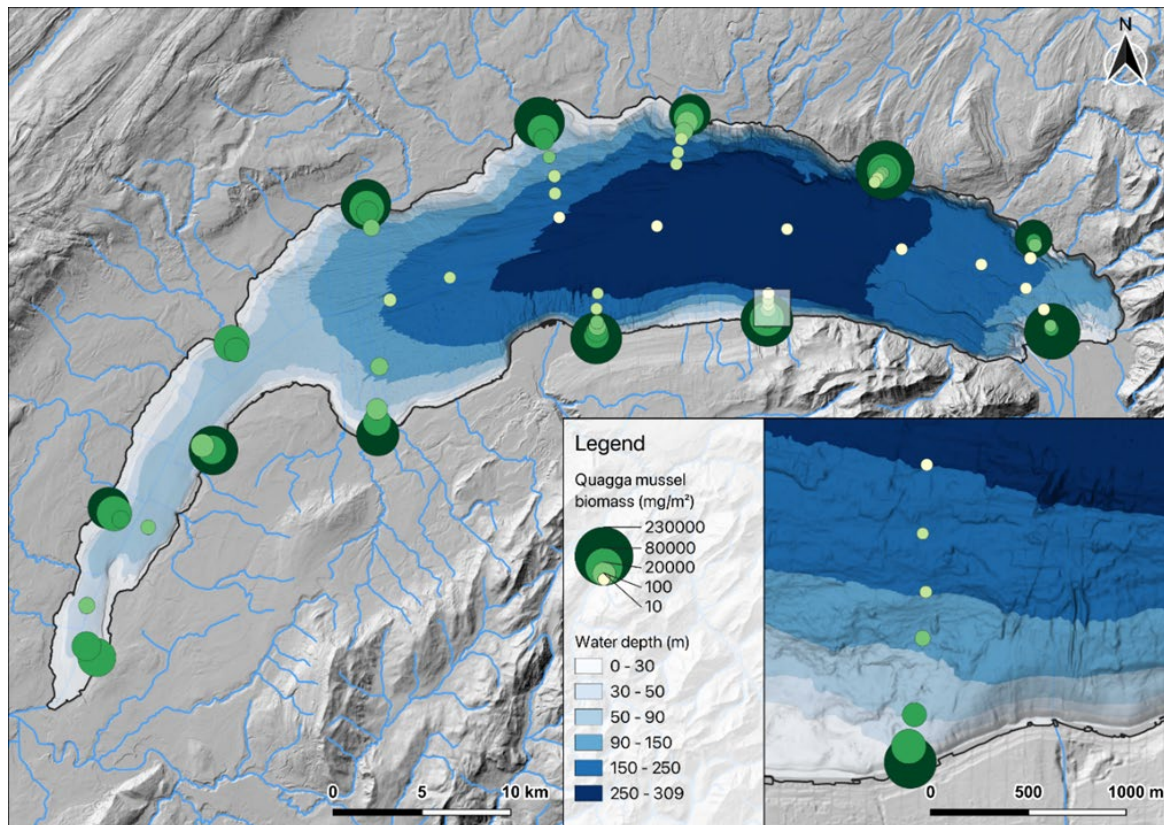


Figure 7 : Répartition spatiale de la biomasse moyenne par site des moules quagga dans le Léman. La taille et l'intensité de la couleur des cercles représentent la biomasse de moules à chaque site d'échantillonnage, tandis que le fond indique la profondeur de l'eau. Les biomasses les plus élevées sont observées dans les zones peu profondes et de profondeur intermédiaire (10 à 50 m), tandis qu'elles diminuent fortement avec l'augmentation de la profondeur vers le bassin central profond. CRS : ESPG 2056 CH1903+ LV95. References: Federal Office of Topography (swisstopo), National Institute of Geographic and Forest Information (IGN).

Figure 7 : Spatial distribution of quagga mussel mean biomass per site in Lake Geneva. Circle size and colour intensity represent mussel biomass at each sampling site, while background shading indicates water depth. The highest densities are observed in the shallow and mid-depth zones (10-50 m), whereas biomass decrease sharply with increasing depth toward the central deep basin. CRS : ESPG 2056 CH1903+ LV95. References: Federal Office of Topography (swisstopo), National Institute of Geographic and Forest Information (IGN).

À ce stade, après seulement deux campagnes de suivi et une période d'observation de deux ans, il reste difficile de déterminer clairement la dynamique de population des moules quagga dans le Léman. À l'échelle du lac dans son ensemble, aucun changement significatif n'a été observé pour la densité entre les campagnes de 2022 et de 2024, bien qu'il y ait une augmentation de la biomasse (Figure 8).

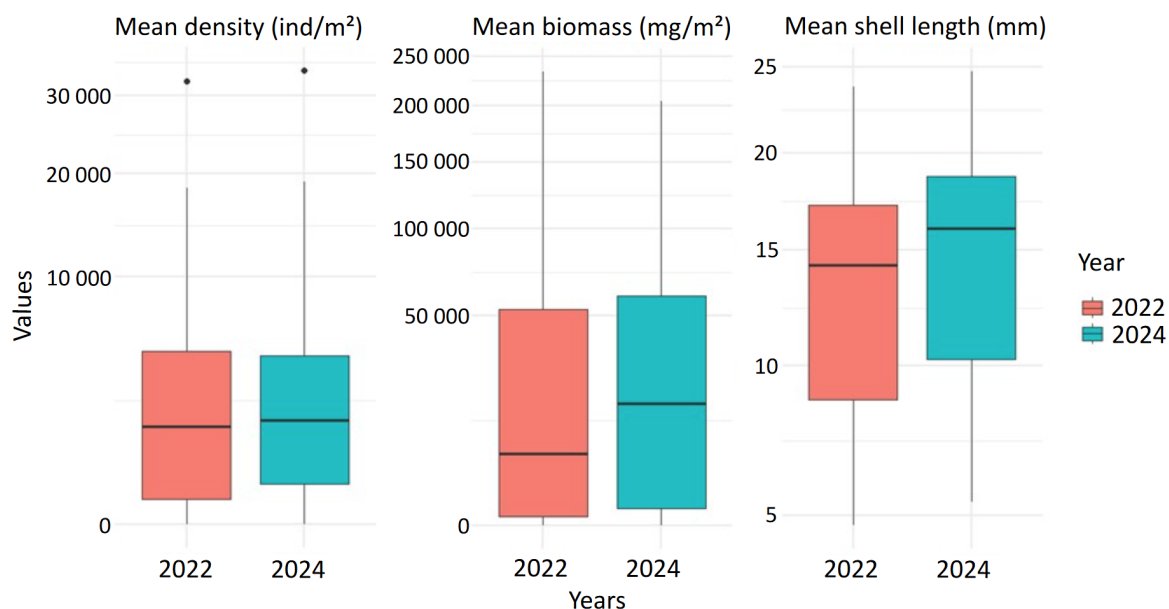


Figure 8 : Comparaison de la densité moyenne, de la biomasse moyenne et de la longueur moyenne des coquilles de moules quagga entre 2022 (en rose) et 2024 (en bleu) dans le Léman. Chaque boîte représente l'intervalle interquartile, avec la médiane indiquée par une ligne horizontale, et les moustaches illustrent la variabilité en dehors des quartiles supérieur et inférieur. Dans l'ensemble, la densité et la biomasse moyennes présentent des distributions similaires entre les deux années, tandis que la longueur moyenne des coquilles est légèrement plus élevée en 2024.

Figure 8 : Comparison of quagga mussel mean density, mean biomass, and mean shell length between 2022 (in pink) and 2024 (in blue) in Lake Geneva. Each box represents the interquartile range with the median shown as a horizontal line, and whiskers indicate variability outside the upper and lower quartiles. Overall, mean density and biomass show similar distributions between years, while mean shell length is slightly higher in 2024.

Entre 2022 et 2024, la longueur moyenne des coquilles a augmenté dans toutes les catégories de profondeur, indiquant une croissance générale des individus, plus grands au fil du temps, et sur l'ensemble des sites, comme le montrent les valeurs de delta entre 2024 et 2022 (Figure 9).

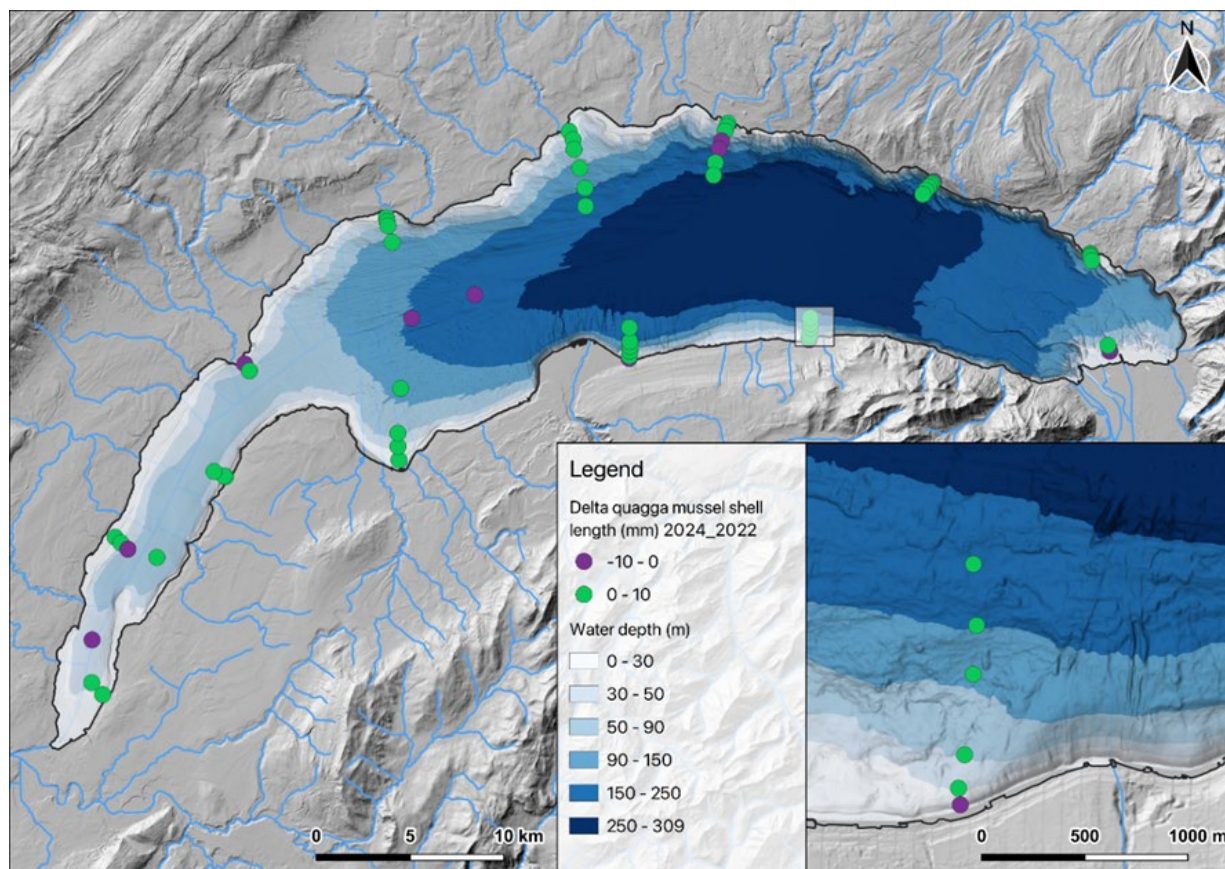


Figure 9 : Variation spatiale de la différence (delta) de la longueur moyenne des coquilles de moules quagga entre 2022 et 2024 dans le Léman. Les cercles représentent les sites d'échantillonnage, colorés en fonction de la différence calculée de longueur moyenne des coquilles (en mm) entre les deux années : le vert indique une augmentation et le violet une diminution de la taille moyenne. Le fond représente la bathymétrie du lac. La majorité des sites montrent une croissance positive (en vert), ce qui suggère une augmentation générale de la taille des moules à l'échelle du lac. CRS : ESPG 2056 CH1903+ LV95. References: Federal Office of Topography (swisstopo), National Institute of Geographic and Forest Information (IGN).

Figure 9 : Spatial variation in the difference (delta) in mean shell length of quagga mussels between 2022 and 2024 in Lake Geneva. Circles represent sampling sites, coloured according to the calculated difference in mean shell length (mm) between years: green indicates an increase and purple a decrease of the mean shell length. Background colours represent lake bathymetry. Most sites show positive growth (green), suggesting that mussel populations generally increased in size across the lake. CRS : ESPG 2056 CH1903+ LV95. References: Federal Office of Topography (swisstopo), National Institute of Geographic and Forest Information (IGN).

3.2 SYSTÈME D'IMAGERIE BENTHIQUE (BIS)

La surface couverte par les images BIS de 4 sites n'a pas pu être mesurée avec précision. Ces sites n'ont pas été pris en compte dans les graphiques ci-dessous, ce qui laisse 68 points de données.

Les Figures 10 et 11 montrent que, dans l'état actuel de la colonisation de la moule quagga dans le Léman, la proportion de la surface du lit du lac couverte par les moules varie en fonction de la profondeur. Cette couverture est maximale dans les zones peu profondes et diminue progressivement à mesure que la profondeur augmente. Dans les zones peu profondes proches du rivage, les dreissenidés couvrent jusqu'à 100 % des sédiments, avec une couverture bien supérieure à 50 % dans la plupart des sites dont la profondeur est inférieure à 50 m.

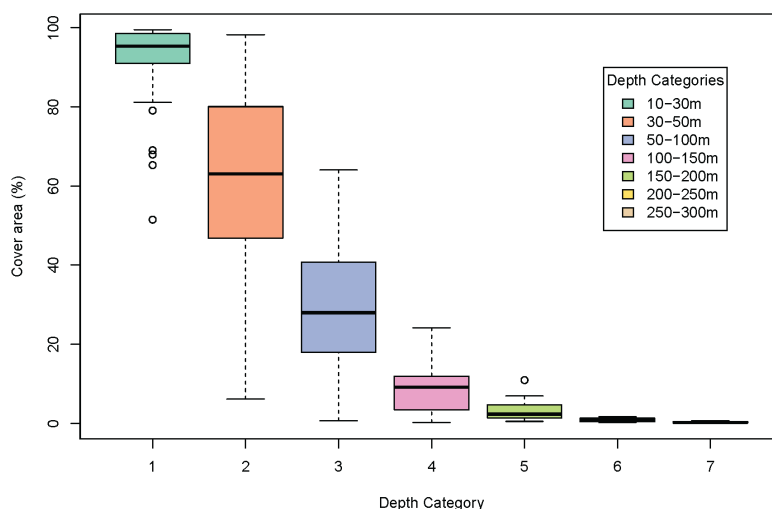


Figure 10 : La zone couverte par les dreissenidés en pourcentage par catégorie de profondeur. Avec l'augmentation de la profondeur, la zone couverte diminue, passant d'une couverture presque complète dans la catégorie 1 à une couverture presque nulle en dessous de 200 m (catégories 6 et 7).

Figure 10 : Area covered by dreissenids as a percentage by depth category. With increasing depth, the area covered decreases, from almost complete coverage in category 1 to almost zero coverage below 200 m (categories 6 and 7).

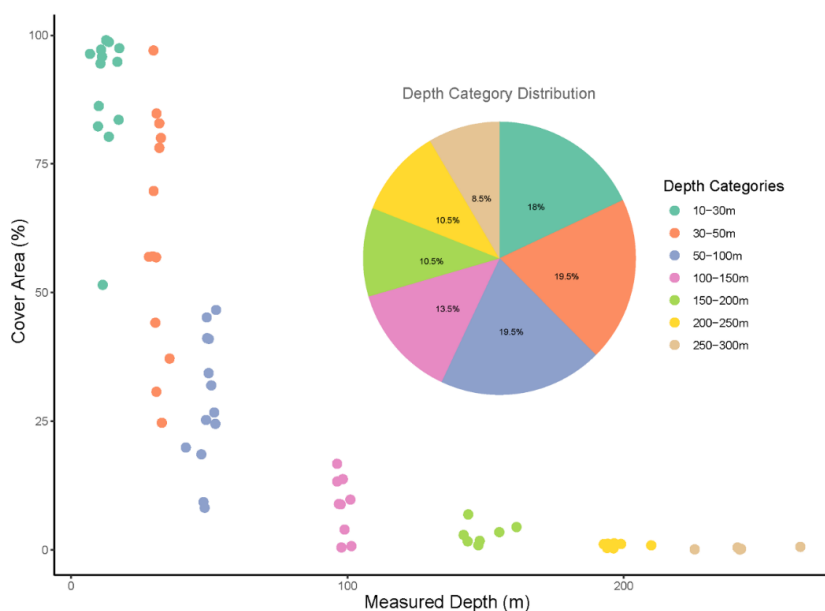


Figure 11 : Le pourcentage de la zone couverte par les dreissenidés en fonction de la profondeur du Léman. Chaque point représente un site échantillonné avec le pourcentage de couverture de moules calculé sur la moyenne de trois images BIS. Le camembert au centre de l'image montre l'abondance relative des sites prélevés lors de la campagne 2024 pour chaque catégorie de profondeur.

Figure 11 : The percentage of the area covered by dreissenids as a function of depth in Lake Geneva. Each point represents a sampled site with the percentage of mussel coverage calculated from the average of three BIS images. The pie chart in the center of the image shows the relative abundance of sites sampled during the 2024 campaign for each depth category.

Dans le « Grand Lac », la densité semble montrer une augmentation. Le diagramme à barres de la Figure 12 montre toutefois que les différences de pourcentage - à la hausse ou à la baisse - entre les deux années sont relativement faibles et que les barres d'erreur sont importantes. Toutefois les données montrent une tendance à la diminution dans les faibles profondeurs et une augmentation dans les zones profondes, suivant une colonisation toujours plus en profondeur.

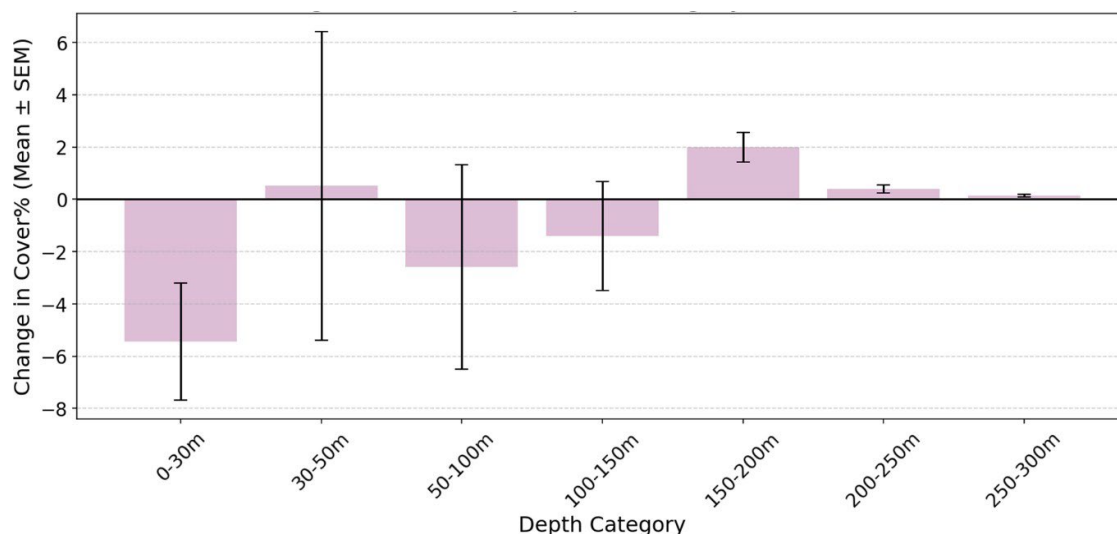


Figure 12 : Évolution du pourcentage de couverture par catégorie de profondeur.

Figure 12 : Change in percentage coverage by depth category.

3.3 PARAMÈTRES ENVIRONNEMENTAUX

Les relations observées entre la densité des moules quagga et les paramètres environnementaux suggèrent l'existence de seuils critiques : on constate une forte diminution à des températures inférieures à 5-6 °C (Figure 13) ou lorsque la concentration d'oxygène dissous descend en dessous de 9-10 mg/L (Figure 14).

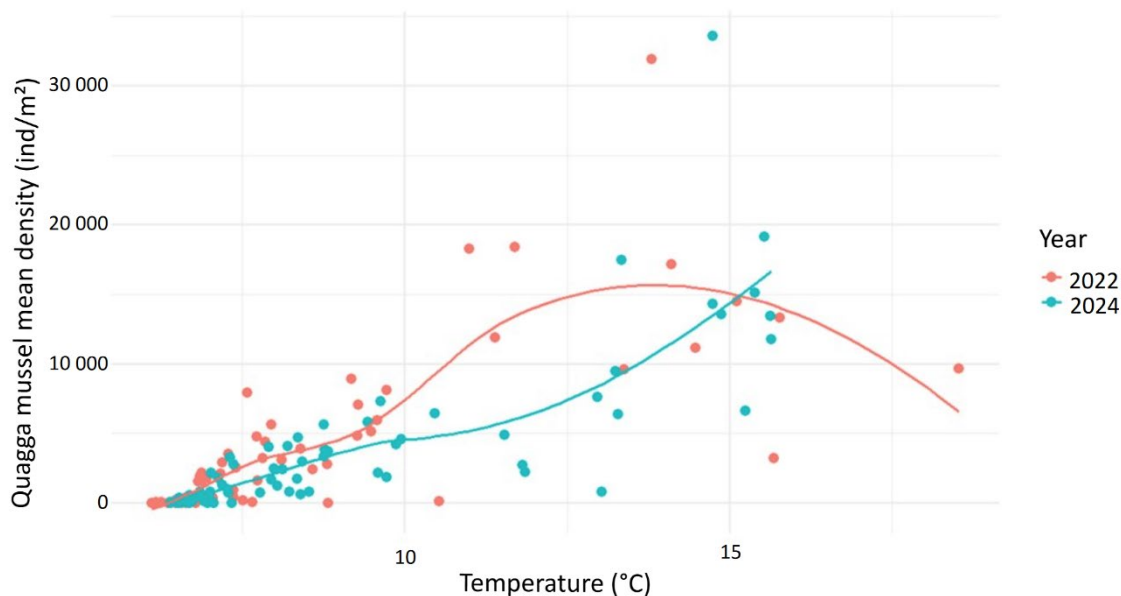


Figure 13 : Relation entre la densité moyenne des moules quagga et la température (°C) dans le Léman pour les années 2022 et 2024. Chaque point représente la densité moyenne mesurée à un site d'échantillonnage spécifique, et les lignes colorées montrent les tendances pour chaque année. La densité des moules quagga augmente généralement avec la température jusqu'à une plage optimale comprise entre 13 et 15 °C. Les schémas de réponse similaires observés au cours des deux années suggèrent que la température exerce un contrôle potentiel sur la répartition des moules dans le lac.

Figure 13 : Relationship between quagga mussel mean density and temperature (°C) in Lake Geneva for 2022 and 2024. Each point represents mean density measured at a specific sampling site, and coloured lines show loess fits for each year. Quagga mussel density generally increases with temperature up to an optimal range between 13 and 15 °C. The similar response patterns observed in both years suggest that temperature exerts potential control on mussel distribution in the lake.

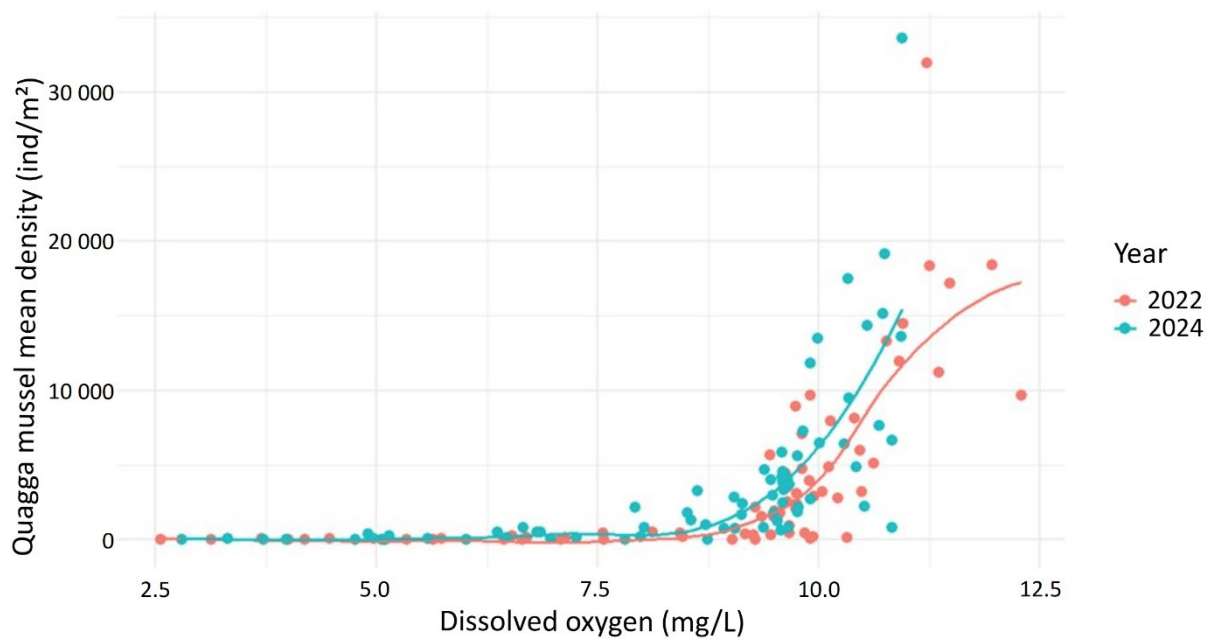


Figure 14 : Relation entre la densité moyenne des moules quagga et la concentration en oxygène dissous dans le Léman pour les années 2022 et 2024. Chaque point représente la densité moyenne à un site d'échantillonnage donné, et les lignes colorées montrent les tendances pour chaque année. La densité des moules reste faible dans des conditions hypoxiques à modérément oxygénées, puis augmente fortement au-delà d'environ 9 mg/L, indiquant une nette préférence pour les habitats bien oxygénés. La similarité des réponses entre les deux années suggère que la disponibilité en oxygène constitue un facteur environnemental clé structurant la répartition des moules quagga dans le lac.

Figure 14 : Relationship between quagga mussel mean density and dissolved oxygen concentration in Lake Geneva for 2022 and 2024. Each point represents the mean density at a given sampling site, and coloured lines show loess fits for each year. Mussel density remains low under hypoxic to moderately oxygenated conditions and increases sharply above approximately 9 mg/L, indicating a strong preference for well-oxygenated habitats. The similar response between years suggests that oxygen availability is a key environmental factor structuring quagga mussel distribution in the lake.

4. DISCUSSION

Depuis les premiers signalements de la moule quagga dans le Léman en 2015, l'espèce a colonisé l'ensemble de la colonne d'eau, entre 10 et 250 m de profondeur. Aucune moule zébrée vivante n'a été observée en 2024 dans les zones échantillonnées, bien que son ADN environnemental ait été détecté. Cette observation suggère que la moule quagga a rapidement supplanté la moule zébrée dans les zones de 10 à 30 m. Ce remplacement concorde avec les dynamiques observées dans d'autres grands lacs envahis, tels que les lacs Michigan et Constance, où la moule quagga a progressivement dominé les communautés de dreissénidés (Wüest et al., 2022 ; Karatayev & Burlakova, 2025). La littérature documente abondamment la supériorité concurrentielle de la moule quagga sur la moule zébrée dans de nombreux écosystèmes envahis, souvent attribuée à ses tolérances physiologiques plus larges, à ses taux de filtration plus élevés, à sa résistance à des températures plus basses et à sa capacité à coloniser des substrats mous.

L'absence d'échantillonnage dans les zones littorales superficielles (<10 m) empêche toutefois de conclure à une disparition totale de la moule zébrée. Il est probable qu'elle persiste localement dans les zones exposées à l'action des vagues, mieux adaptées à sa morphologie et à la résistance accrue de ses byssus. L'échantillonnage prévu en 2025 dans le cadre du projet DRILL sera déterminant pour confirmer cette hypothèse et évaluer l'existence d'un éventuel refuge littoral pour la moule zébrée.

La comparaison entre les campagnes de 2022 et 2024 montre que la densité moyenne des moules quagga n'a pas significativement augmenté. En revanche, la taille moyenne des individus a légèrement augmenté, suggérant une croissance de la biomasse totale malgré la stabilité des densités.

Alors que la propagation initiale rapide suggère un potentiel d'invasion élevé, l'absence d'augmentation significative de la densité au cours de cette période de deux ans justifie un examen plus approfondi. Il est possible que la phase initiale de colonisation rapide ait été suivie d'une période de régulation dépendante de la densité, au cours de laquelle des facteurs tels que la concurrence pour les ressources (par exemple, disponibilité de nourriture, substrat approprié) ou les interactions intraspécifiques commencent à limiter la poursuite de l'expansion de la population. Cependant, les moules du Léman ont tendance à devenir plus larges. Ainsi, bien que les densités n'aient pas augmenté de manière significative par rapport à 2022, la biomasse des moules quagga dans le lac augmente lentement.

La distribution en profondeur des moules quagga, telle que révélée par les images BIS illustrant le pourcentage de couverture du sédiment, met en évidence une nette diminution de leur densité avec l'augmentation de la profondeur. À des profondeurs supérieures à 50 mètres, la densité des moules quagga est environ deux fois plus faible que dans les zones moins profondes.

Cette répartition reflète principalement l'influence combinée de la température et de la concentration en oxygène dissous, identifiées comme facteurs limitants majeurs. Les seuils critiques estimés, autour de 5-6 °C pour la température et de 9-10 mg/L pour l'oxygène, sont cohérents avec les tolérances physiologiques rapportées dans la littérature (Karatayev & Burlakova, 2025).

Il est toutefois possible que cette distribution reflète aussi une colonisation progressive des zones profondes, encore incomplète. Les analyses expérimentales actuellement menées à l'EAWAG permettront de valider ces hypothèses en fournissant une compréhension mécanistique du rôle des contraintes abiotiques dans la délimitation de la niche écologique de la moule quagga dans le Léman.

Les résultats actuels montrent clairement que les moules quagga sont très présentes dans le Léman, les densités semblant même plus élevées que dans le lac de Constance (observation personnelle, Piet Spaak). En comparant deux années, il est impossible de conclure à une tendance quelconque. La poursuite de la surveillance, y compris la campagne d'échantillonnage prévue en 2026, sera cruciale pour déterminer si les tendances actuelles reflètent un plateau temporaire ou une transition vers une phase d'expansion plus lente et régulée. Comme nous l'avons souligné, tirer des conclusions définitives sur les tendances temporelles en se basant sur seulement deux points dans le temps peut être trompeur en raison de la variabilité interannuelle et de la dynamique complexe des invasions biologiques (Crooks, 2005, Simberloff, 2004). Comme le soulignent Strayer et al. (2019), les trajectoires d'invasion sont souvent non linéaires et les instantanés à court terme peuvent être trompeurs.

Nous recommandons que le suivi des quaggas, tel qu'il est actuellement effectué dans le cadre de ce projet, soit intégré de façon permanente au programme de suivi du Léman, selon une fréquence à déterminer. Ce n'est qu'ainsi que l'on pourra comprendre correctement les éventuels changements à long terme causés par les moules quagga dans le lac, comme cela a été nécessaire, par exemple, pour comprendre les effets de l'eutrophisation et de la réoligotrophisation du lac.

Les implications écologiques de la colonisation généralisée de la moule quagga dans le Léman sont importantes. En tant que filtreurs très efficaces, les moules quagga peuvent exercer un contrôle important sur les communautés de phytoplancton, ce qui entraîne une augmentation de la clarté de l'eau et une modification du cycle des nutriments (Li et al., 2021). Ces changements peuvent se répercuter en cascade sur le réseau trophique et avoir un impact sur la composition du zooplancton, les communautés d'invertébrés benthiques (par le biais de la concurrence et de la modification de l'habitat), et potentiellement même sur les populations de poissons. Le gradient de densité lié à la profondeur observé suggère que ces impacts pourraient être spatialement hétérogènes dans le Léman, avec des effets potentiellement plus importants dans les zones peu profondes (profondeurs intermédiaires) et à forte densité. Les recherches futures devraient se concentrer sur la quantification de ces conséquences écologiques dans le Léman, y compris l'évaluation des changements concernant les paramètres de qualité de l'eau, l'abondance du phytoplancton et du zooplancton et la structure de leur communauté, ainsi que la réponse de la faune benthique indigène à l'invasion de la moule quagga. La compréhension de ces impacts est cruciale pour l'élaboration de stratégies efficaces de gestion et de conservation des lacs visant à atténuer les conséquences négatives de cette invasion biologique.

En conclusion, la campagne d'échantillonnage 2024 fournit une image plus détaillée de l'invasion de la moule quagga dans le Léman, mettant en évidence leur expansion spatiale rapide, le rôle crucial des gradients environnementaux dans le façonnement de leur distribution, et une dynamique temporelle potentiellement non linéaire dans la densité de la population. La poursuite des efforts de surveillance, associée à des recherches ciblées sur les impacts écologiques et l'interaction entre la moule quagga et la moule zébrée, est essentielle pour développer une compréhension globale de ce changement écologique significatif dans le Léman. Les résultats de 2024 mettent à nouveau en évidence l'expansion spatiale rapide des moules quagga dans les zones intermédiaires du Léman depuis la première colonisation, et soulignent l'importance des facteurs environnementaux, en particulier la température et l'oxygène dissous, dans le façonnement de leur distribution en profondeur. La poursuite des efforts de surveillance, y compris l'échantillonnage de la zone littorale en 2025 et les campagnes à venir, sont essentiels pour comprendre pleinement les impacts écologiques et la dynamique à long terme de cette invasion biologique dans le Léman.

BIBLIOGRAPHIE

- Boegehold, Anna G., Paul Glyshaw, Henry A. Vanderploeg, and Reagan Errera. 2025. 'Microcystis Strains in Lake Erie Explain Interactions between a Selective Filter Feeder and the Phytoplankton Community'. *Hydrobiologia* 852 (14): 3703–18.
- Burlakova, Lyubov E., Alexander Y. Karatayev, Demetrio Boltovskoy, and Nancy M. Correa. 2023. 'Ecosystem Services Provided by the Exotic Bivalves *Dreissena Polymorpha*, *D. Rostriformis Bugensis*, and *Limnoperna Fortunei*'. *Hydrobiologia* 850 (12–13): 2811–54.
- Crooks, J. A. 2005. Lag times and exotic species : the ecology and demography of invasion in slow- motion (Temps de latence et espèces exotiques : l'écologie et la démographie de l'invasion au ralenti). *Oikos*, 108(2), 273-294.
- De Ventura, L., Kopp, K., Seppälä, K. et Jokela, J. 2017. Tracer l'invasion de la moule quagga le long du système fluvial du Rhin . *Management of Biological Invasions*.
- Haltiner, Linda, Hui Zhang, Orlane Anneville, et al. 2022. 'The Distribution and Spread of Quagga Mussels in Perialpine Lakes North of the Alps'. *Aquatic Invasions* 17 (2): 153–73.
- Higgins, S. N., and M. J. Vander Zanden. 2010. 'What a Difference a Species Makes: A Meta- Analysis of Dreissenid Mussel Impacts on Freshwater Ecosystems'. *Ecological Monographs* 80 (2): 179–96.
- Karatayev, Alexander Y., and Lyubov E. Burlakova. 2022. 'Dreissena in the Great Lakes: What Have We Learned in 30 Years of Invasion'. *Hydrobiologia* 852 (5): 1103–30. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04990-x>.
- Karatayev, Alexander Y., and Lyubov E. Burlakova. 2025. 'What We Know and Don't Know about the Invasive Zebra (*Dreissena Polymorpha*) and Quagga (*Dreissena Rostriformis Bugensis*) Mussels'. *Hydrobiologia* 852 (5): 1029–102.
- Li J, Ianaiev, V, Huff, A, Katsev, S 2021. Les envahisseurs benthiques contrôlent le cycle du phosphore dans le plus grand écosystème d'eau douce du monde. *PNAS* 25, 118 (6).
- Mayer, Christine M, Lyubov E Burlakova, Peter Eklöv, et al. 2014. Benthification of Freshwater Lakes.
- Mills, Edward L., Gary Rosenberg, Adrian P. Spidle, Michael Ludyanskiy, Yuri Pligin, et Bernie May. 1996. A Review of the Biology and Ecology of the Quagga Mussel (*Dreissena Bugensis*), a Second Species of Freshwater Dreissenid Introduced to North America . *American Zoologist* 36 (3): 271- 86.
- Reavie, Euan D., Katya E. Kovalenko, Meijun Cai, Elizabeth E. Alexson, Holly A. Wellard Kelly, and Anne E. Scofield. 2025. 'Phytoplankton Trends in the Laurentian Great Lakes (2001–2021) Reveal Significant Changes in Phytoplankton Abundance and Taxonomic Composition'. *Journal of Great Lakes Research* 51 (2): 102514.
- Shen, Chunqi, Qian Liao, Harvey A. Bootsma, Cary D. Troy, and David Cannon. 2018. 'Regulation of Plankton and Nutrient Dynamics by Profundal Quagga Mussels in Lake Michigan: A OneDimensional Model'. *Hydrobiologia* 815 (1): 47–63.
- Simberloff, D. 2004. Conséquences écologiques et évolutives des invasions biotiques. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 9-13.
- Spear, Michael J., Petra A. Wakker, Thomas P. Shannon, et al. 2022. 'Early Changes in the Benthic Community of a Eutrophic Lake Following Zebra Mussel (*Dreissena Polymorpha*) Invasion'. *Inland Waters* 12 (2): 311–29. <https://doi.org/10.1080/20442041.2021.2007744>
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M. et Pace, M. L. 2019. Comprendre les effets à long terme des invasions d'espèces. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(8), 682-694.
- Teubner, Diana, Ann-Katrin Wesslein, Peter Browne Rønne, Michael Veith, Christian Frings, et Martin Paulus. 2016. "Une différenciation visuo-haptique de la moule zébrée et de la moule quagga basée sur un seul caractère morphométrique externe de la coquille est-elle possible ? *Aquatic Invasions* 11 (2): 145-54. van der Velde, G., Rajagopal, S., & bij de Vaate, A. (2010). *The Zebra Mussel in Europe*. Leiden : Backhuys Publishers.
- Vanderploeg, Henry A, James R Liebig, Wayne W Carmichael, et al. 2001. 'Zebra Mussel (*Dreissena Polymorpha*) Selective Filtration Promoted Toxic Microcystis Blooms in Saginaw Bay (Lake Huron) and Lake Erie'. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58 (6): 1208–21. <https://doi.org/10.1139/f01-066>.
- Wüest, A., Müller, B. et Stötter, T. 2022. Expansion of quagga mussels in Lake Constance : implications for deep-water ecosystems. *Aquatic Sciences*, 84, 35.