

FLUX D'ESPÈCES EXOGÈNES ENVAHISSANTES BENTHIQUES DANS LE LÉMAN

SYNTHÈSE DES DONNÉES 2011-2019

PAR

Brigitte LODS-CROZET

HYDROBIOLOGISTE

RÉSUMÉ

Depuis le début du XXe siècle, les communautés d'invertébrés benthiques des lacs alpins ont changé suite au flux de nouvelles espèces en provenance principalement des régions ponto-caspiennes, asiatiques et nord-américaines. Plus d'une quinzaine d'espèces de macroinvertébrés aquatiques ont colonisé le Léman. Près de la moitié d'entre elles proviennent de la région ponto-caspienne. Afin d'évaluer l'impact des arrivées successives de ces espèces exogènes, des suivis ont été mis en place dès 2003. Un haut risque d'impacts écologiques et/ou socio-économiques existe pour quatre espèces de mollusques : l'escargot de Nouvelle-Zélande (*Potamopyrgus antipodarum*), les moules zébrée et quagga (*Dreissena polymorpha* et *D. rostriformis bugensis*), la palourde asiatique (*Corbicula fluminea*) et trois espèces de crustacés : le gammare du Danube (*Dikerogammarus villosus*), la crevette de vase (*Chelicorophium curvispinum*) et la crevette mysidé *Hemimysis anomala*. Depuis les années 2003, les fonds littoraux changent avec l'installation du gammare du Danube, de la palourde asiatique (2008), de la crevette de vase (2010) et enfin de la moule quagga (2015). La biodiversité littorale est en déclin rapide depuis le début des suivis avec une régression de la biomasse des grandes moules unionidés, du gammare indigène, de l'aselle et de la biodiversité des larves d'insectes. La moule quagga, avec sa capacité à coloniser des plus grandes profondeurs (jusqu'à 80 m) pose actuellement de sérieux problèmes aux services gestionnaires de pompage d'eau en obstruant les prises d'eau (potables, de refroidissement, etc.). De plus, sa grande aptitude à filtrer l'eau a des conséquences positives sur la transparence des eaux, mais aussi des risques de réduction de la biomasse planctonique dans les zones où elle prolifère.

ABSTRACT

Since the beginning of the 20th century, benthic invertebrate communities in alpine lakes have changed as a result of the influx of new species mainly from the Ponto-Caspian, Asian and North American regions. More than 15 species of aquatic macroinvertebrates have colonized Lake Geneva. Nearly half of the species come from the Ponto-Caspian region. Following successive new arrivals of exogenous species, monitoring of the littoral benthic macrofauna was set up in 2003. A high risk of ecological and/or socio-economic impacts exists for four mollusc species: the New Zealand snail (*Potamopyrgus antipodarum*), zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *D. rostriformis bugensis*), the Asian clam (*Corbicula fluminea*) and three species of crustaceans: the Danube shrimp (*Dikerogammarus villosus*), the mud shrimp (*Chelicorophium curvispinum*) and the mysid shrimp *Hemimysis anomala*. Since the 2003's, the littoral bottoms have been changing with the installation of the Danube shrimp, the Asian clam (2008), the mud shrimp (2010) and finally the quagga mussel (2015). Littoral biodiversity is in rapid decline with the major regression of the biomass of large unionid mussels, native Gammarus, Asellus and the insect larvae biodiversity. The quagga mussel, with its ability to colonise from greater depths (80 m deep), is currently posing serious problems for water pumping services by obstructing water intakes (drinking, cooling, etc.). Moreover, its great capacity to filter water has positive consequences on water transparency, but also risks reducing the planktonic biomass in areas where it proliferates.

1. INTRODUCTION

Un néozoaire, une espèce exotique, exogène ou encore non-indigène ou non-native peut être défini comme une espèce animale qui s'est déplacée en dehors de sa zone potentielle d'expansion naturelle suite à une introduction intentionnelle ou via des transports liés aux activités humaines. On pourrait aussi considérer que ce mécanisme d'expansion est en fait une recolonisation des zones géographiques inaccessibles lors des périodes glaciaires en Europe (DEVIN et al. 2005 ; BOLLACHE, 2015). Ce processus s'est toutefois accéléré au cours du siècle dernier en relation avec la mondialisation.

Auparavant, le fait que des espèces traversent des barrières biogéographiques était peu probable. 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 envahissante. C'est le temps qu'il faut à l'espèce pour s'adapter dans son nouvel environnement (LODS-CROZET et al., 2013).

Depuis le début du XXe siècle, les communautés d'invertébrés benthiques des lacs alpins ont changé suite au flux de nouvelles espèces en provenance principalement des régions ponto-caspiennes, asiatiques et nord-américaines. Plus d'une quinzaine d'espèces de macroinvertébrés aquatiques ont colonisé le Léman, en comptant les trois espèces d'écrevisses non-indigènes. Près de la moitié des espèces proviennent de la région ponto-caspienne. Après l'invasion majeure de la moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) dans les années 1960, l'installation des autres espèces a été plus ou moins spectaculaire à cause de leur taille, de leur prolifération ou des nuisances qu'elles ont engendrées. Plus de la moitié (7 espèces) sont des mollusques et des crustacés qui vivent dans la zone littorale.

Suite aux premières observations d'un gammare exogène à tendance envahissant (*Dikerogammarus villosus*) en 2002 dans la région de Thonon-les-Bains (BOLLACHE, 2004), un suivi de cette espèce a été mis en place en 2003 par le Service vaudois responsable de la surveillance de la qualité biologique des eaux. D'abord limité à un site et des relevés entre 0 et 10 m de profondeur, il a été ensuite étendu en sélectionnant un deuxième site, puis des plus grandes profondeurs ont été investiguées. Le suivi s'est ensuite élargi à d'autres espèces arrivées au cours de ces dernières années (LODS-CROZET & REYMOND, 2006 ; LODS-CROZET, 2014 ; LODS-CROZET & CHEVALLEY, 2018).

Des études ponctuelles ont été par la suite menées en vue d'évaluer l'impact de projets de renaturation, de la création de zones de baignade, de juger de l'état écologique du lac ou de dresser un état de référence. Elles ont permis de faire un point de situation quant aux espèces allochtones présentes (BOLARD, 2010 ; LACHAVANNE et al. 2013 ; KRUGLER & RAYMOND, 2013 ; DAGUET & MUNCH, 2014 ; MUNCH, 2015 ; MUNCH & RAYMOND, 2015 ; DESFORET & RAYMOND, 2017 ; MULATTIERI, 2018).

L'objectif ici est de réaliser un bilan des connaissances acquises sur ces espèces lors des différents suivis réalisés autour du lac en 1) présentant les aspects méthodologiques et les critères permettant de statuer sur leur caractère invasif, 2) de faire l'état 2019 et 3) de présenter les tendances depuis 2011.

2. METHODOLOGIE

2.1. SITES DE SUIVI ET D'ETUDES

2.1.1. Sites du suivi des néozoaires sur le canton de Vaud

Un premier site de suivi annuel est situé à Rivaz-gare (RG) (XY 2549774/1147151) sur la côte vaudoise de l'est du Léman (entre Lausanne et Vevey). Le site s'étend entre 0.50 et 20 m de profondeur. Le deuxième site, à Saint-Prex-débarcadère (SP), se situe sur la même côte vaudoise mais à l'ouest du Léman et entre 0.5 et 10 m de profondeur (XY 2524992/1147954). Ces suivis ont débuté respectivement en 2003 (RG) et 2010 (SP) (LODS-CROZET, 2014).

2.1.2. Sites d'études des macroinvertébrés benthiques sur le canton de Genève

Dans le cadre du projet de plage publique et d'agrandissement du port de la Nautique, trois sites ont été choisis dans la grande Rade de Genève (amont Port des Eaux-Vives, aval digue du jet d'eau, quai Wilson) et deux sites de référence (Pavillon de Ruth, Creux-de-Genthod) en 2011 afin d'évaluer l'impact potentiel de ces aménagements (LACHAVANNE et al. 2013). L'évaluation porte sur une profondeur de 0.30 à 4.5 m.

En 2017, le Service de l'Écologie de l'Eau (SECOE) du canton de Genève a mandaté une étude pour disposer d'un état de référence par rapport à l'impact de différents projets sur ces rives et sur les espèces exogènes (MULATTIERI et al., 2018). Dix sites ont été sélectionnés entre 0 et 3 mètres de profondeur en tenant compte des données d'études antérieures et de leur répartition similaire sur les deux rives du Petit-Lac (Figure 1).

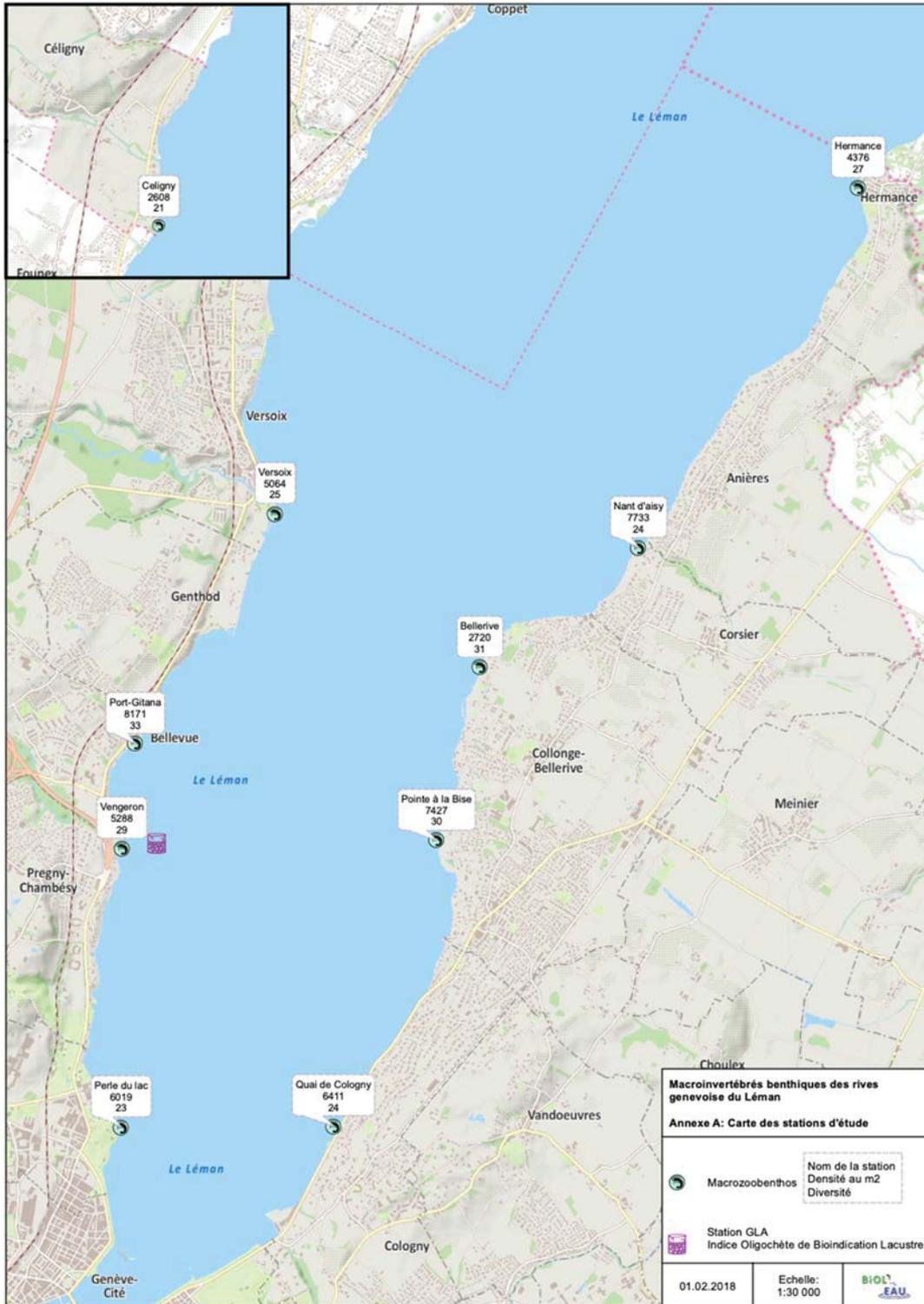


Figure 1 : Emplacement des sites sur les rives genevoises (d'après MULATTIERI et al., 2018).

2.1.3. Sites d'études des macroinvertébrés benthiques sur les rives françaises

Dans le but de réaliser un bilan fonctionnel de la zone littorale en relation avec la qualité de l'habitat, trois secteurs de rive ont été évalués en 2010 par l'ONEMA, Thonon-les-Bains (secteurs de Tougues, Amphion et Meillerie). Les profondeurs d'étude se sont focalisées entre 0 et 5 m de profondeur (BOLARD, 2010) (Figure 2).

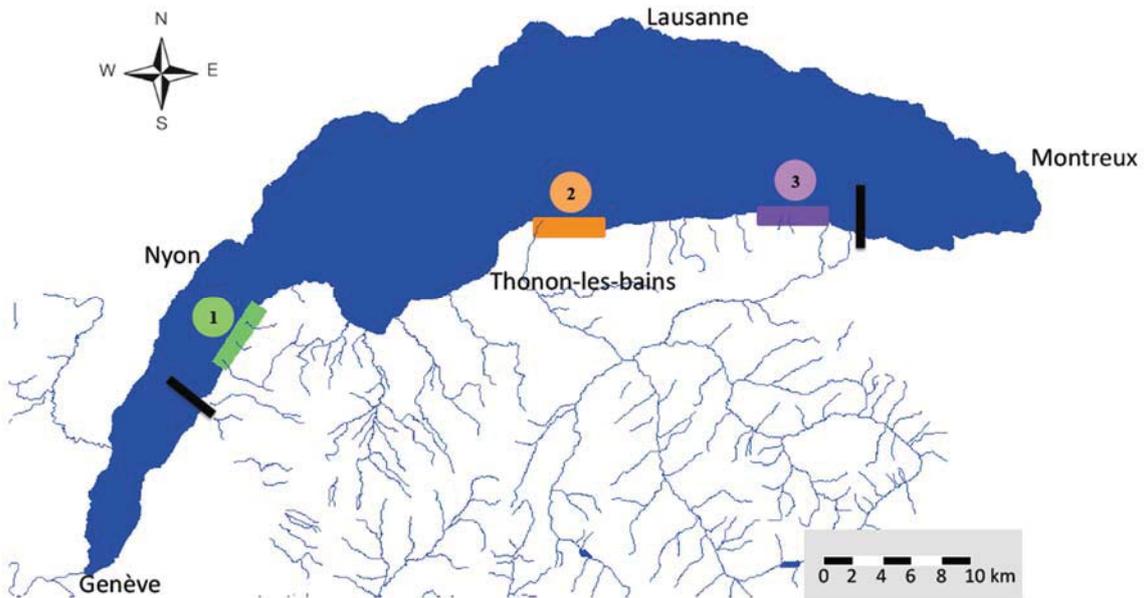


Figure 2 : Secteurs d'étude sur la rive française du Léman (d'après BOLARD, 2010).

En 2012, 2014 et 2016, trois études se sont succédées à Publier-Amphion-les-Bains (zone témoin) et Neuveucelle-Grande Rive (Est d'Evian-les-Bains) dans le cadre de la requalification de la rive de Grande Rive (un état initial et deux suivis après aménagements) (KRUGLER & RAYMOND, 2013 ; DAGUET & MUNCH, 2014 ; MUNCH & RAYMOND, 2015 ; DESFORET & RAYMOND, 2017). Les profondeurs échantillonnées s'échelonnent entre 0 et 1 m de profondeur.

Dans le cadre du projet de revitalisation de la zone littorale sur la Commune de Chens-sur-Léman, deux sites ont été étudiés en 2015 entre 0 et 1 m de profondeur (MUNCH, 2015) (Figure 3).

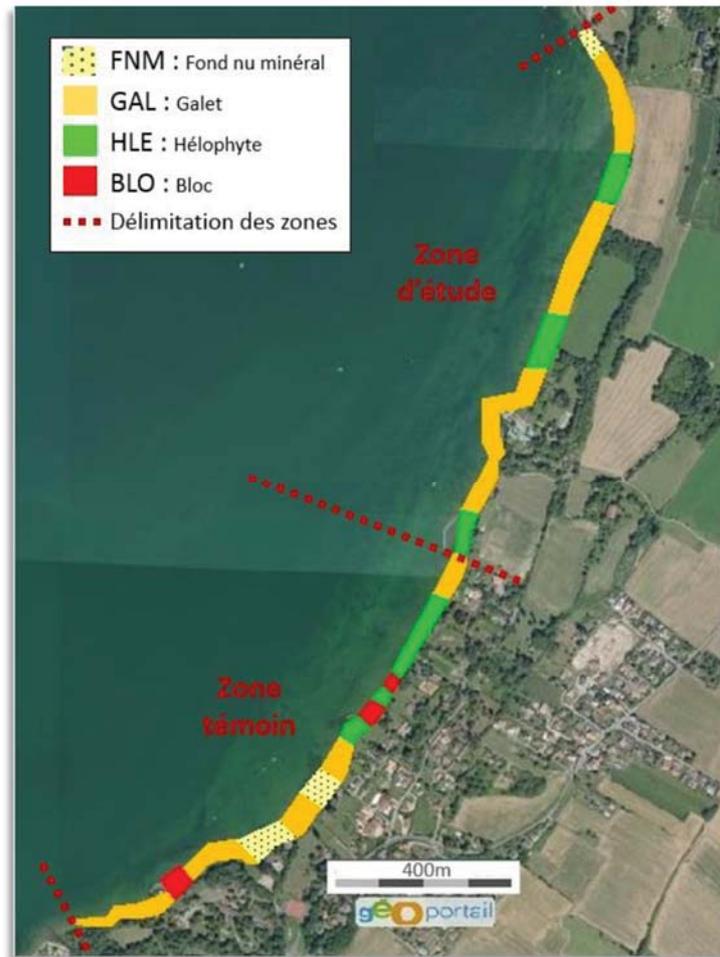


Figure 3 : Sites d'étude entre Hermance et Tougues sur la commune de Chens-sur-Léman (d'après MUNCH, 2015)

2.2. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

Les différents suivis et études ont utilisé des stratégies et protocoles d'échantillonnage divers, résumés dans le Tableau 1. Ils sont basés en majorité sur des prélèvements réalisés en période printanière ou automnale, c'est-à-dire hors de période d'émergence des insectes. La plongée en scaphandre autonome est la méthode de prélèvement privilégiée pour l'échantillonnage en-dessous de 1 m de profondeur et le moyen de prélèvement utilisé est principalement un filet Surber modifié (possibilité de fermer l'ouverture du filet après la prise de l'échantillon), d'ouverture de maille de 500 μm .

Tableau 1 : Stratégie d'échantillonnage des différents suivis et études autour du Léman

Entité admin.	Site	Code	Nb. Stations	Nb. Échant.	Profondeurs (m)	Périodicité	Période échant.	Type substrat	Méthode	Matériel pré-l.
VD	Rivaz gare	VD_RG	7	7 x 5 répliqués	0.5 à 20 ¹⁾	1x/an	fin automne	gravier, galet, sable, limon	PSA	Surber modifié 25 x 25 cm
VD	Saint-Prex	VD_SP	5	7 x 5 répliqués	0.5 à 10	1x/an	fin automne	gravier, galet, sable, limon	PSA	Surber modifié 25 x 25 cm
GE	Grande Rade	GE_GR	6	116	0.3 à 4.5	2011	avril	galet, sable, limon, macrophyte, dalle	PSA	Sac mini-grip, boîte, brosse
GE	Rives GE	GE_RGE	10	10 x 6-8 substrats	0 à 3	2017	fin août	bloc, galet, sable, limon, macrophyte	PSA	Surber modifié 25 x 25 cm
FR	Rives FR Tougues - Amphion - Meillerie	FR_RFR	3	3 x 42	0 à 5	2010	mai	bloc, galet, sable, limon, macrophyte	à pied et apnée	Surber 22 x 22 cm
FR	Grande Rive/Publier	FR_GR_PU	2	2 x 20	0 à 1	2012-14-16	fin avril	bloc, galet, sable, limon, macrophyte	à pied	Surber 22 x 22 cm
FR	Chens-sur Léman	FR_CHE	2	27	0 à 1	2015	mars	bloc, galet, sable, limon, macrophyte	à pied	Surber 22 x 22 cm
¹⁾ dès 2019 : 5 profondeurs échantillonnées entre 0.5 et 10 m										
PSA : plongée en scaphandre autonome										

2.3. CRITERES D'INVASIVITE

La revue bibliographique de PANOV et al. (2009) a établi une première liste noire des invertébrés aquatiques des eaux douces européennes. Elle se base sur le haut risque de dispersion et d'établissement dans un nouvel environnement et le haut risque d'impacts écologiques et/ou socio-économiques des espèces. Ainsi, une espèce peut être considérée comme pouvant causer des effets négatifs si la réponse à une de ces huit questions est affirmative :

- Est-ce qu'elle cause une perte de biodiversité au niveau espèce/population/communauté ou écosystème ?
- Y a-t-il des changements significatifs au niveau fonctionnel de l'écosystème ?
- Est-ce qu'elle cause une perte de la production (p. ex. nourriture, énergie, ressources) ?
- Y a-t-il un impact en termes d'accessibilité humaine aux ressources naturelles (p. ex. pêche, approvisionnement en eau) ?
- A-t-elle un impact sur la santé humaine ou celle des animaux domestiques et des cultures ?
- A-t-elle des répercussions sur les activités récréatives ?
- Est-ce qu'elle cause des dommages aux infrastructures ?
- Cela entraîne-t-il des coûts économiques ?

Il est possible d'évaluer le risque d'impact de ces espèces pour le Léman, en analysant les données des espèces (présence, abondance) et en les croisant avec la liste établie par PANOV et al. (2009). L'évaluation porte également sur le risque que font porter ces néozoaires à cinq espèces caractéristiques de la faune littorale lémanique : le gastéropode *Ancylus fluviatilis*, les crustacés *Gammarus fossarum/pulex* et *Asellus aquaticus*, ainsi que les larves de l'éphéméroptère *Caenis sp.* et du trichoptère *Tinodes waeneri*.

3. ANALYSE DES RESULTATS

3.1. ETAT 2019

18 espèces de macroinvertébrés aquatiques ont colonisé le Léman depuis les années 1900, en comptant les trois espèces d'écrevisses non-indigènes. Sept espèces proviennent de la région ponto-caspienne (Tableau 2). Leur apparition a été plus ou moins spectaculaire à cause de leur taille, de leur prolifération ou des nuisances qu'elles ont engendrées. Treize espèces sont des mollusques et des crustacés qui vivent pour la plupart dans la zone littorale. La liste comprend aussi des espèces pélagiques comme la méduse (*Craspedacusta sowerbyi*) et la crevette rouge sang de la famille des mysidés (*Hemimysis anomala*).

Tableau 2 : Faune invertébrée exogène dans le Léman depuis le début du XXe siècle et degré d'invasivité (selon PANOV et al. 2009 et données lémaniques); ? : données insuffisantes.

Groupe	Espèce	nom vernaculaire	Origine	Léman	Invasivité
Cnidaires	<i>Craspedacusta sowerbyi</i>	méduse d'eau douce	Asie du sud-est	1962	non
Turbellariés	<i>Dugesia tigrina</i>	planaire	Amérique du Nord	1970	non
Vers Oligochètes	<i>Branchiura sowerbyi</i>	ver oligochète	Asie du sud-est	après 1913	non
	<i>Potamothenix vejvodskyi</i>	ver oligochète	Ponto-caspien	après 1913	?
	<i>Potamothenix moldaviensis</i>	ver oligochète	Ponto-caspien	après 1960	non
Gastéropodes	<i>Gyraulus parvus</i>	planorbe	Amérique du Nord	après 1994	?
	<i>Physella (Haitia) acuta</i>	Physse pointue	sud-ouest Europe	1971	non
	<i>Potamorygus antipodarum</i>	escargot de Nouvelle-Zélande	Nouvelle-Zélande	1978/79	oui
Bivalves	<i>Dreissena polymorpha</i>	moule zébrée	Ponto-caspien	1962	oui
	<i>Dreissena rostriformis bugensis</i>	moule quagga	Ponto-caspien	2015	oui
	<i>Corbicula fluminea</i>	palourde asiatique	Asie du sud-est	2008	oui
Crustacés	<i>Astacus leptodactylus</i>	écrevisse à pattes grêles	Sud-Est Europe	< 1975	non
	<i>Pacifastacus leniusculus</i>	écrevisse signal	Amérique du Nord	1976	oui
	<i>Orconectes limosus</i>	écrevisse américaine	Amérique du Nord	1986	oui
	<i>Dikergammarus villosus</i>	gammare du Danube	Ponto-caspien	2002	oui
	<i>Hemimysis anomala</i>	crevette rouge sang	Ponto-caspien	2007	?
	<i>Chelicorophium curvispinum</i>	crevette de vase	Ponto-caspien	2010	oui

L'analyse des résultats s'est concentrée sur le suivi mis en place depuis 2003 dans le canton de Vaud et s'est focalisé sur six espèces benthiques qui ont colonisé le Léman depuis les années 1960 (Tableau 3).

Tableau 3 : Suivi de la macrofaune littorale du Léman dans les sites VD : néozoaires et espèces indigènes indicatrices, abondance moyenne (nb. individus/m²); p: présent

Groupe	Genre	Espèce	Année		2011		2012		2013		2014		2015		2016		2017		2018		2019	
			station	Prof. (m)	Rivaz	St Prex																
Gastéropodes	<i>Potamopyrgus</i>	<i>antipodarum</i>	p	p	113	139	122	507	74	34	250	206	421	1853	162	66	32	12	113	16		
	<i>Ancylus</i>	<i>fluviatilis</i>	p	p	2	53	11	99	19	57	134	160	58	69	74	11	21	22	75	57		
Bivalves	<i>Corbicula</i>	<i>fluminea</i>	0	0	19	8	4	30	2	2	10	82	12	40	11	15	p	40	p	p		
	<i>Dreissena</i>	<i>polymorpha</i>	p	p	1434	1546	1235	1810	100%	100%	100%	100%	1955	1330	238	176	10%	10%	10%	10%		
	<i>Dreissena</i>	<i>rostriformis bugensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3396	4023	1459	1199	90%	90%	90%	90%		
Crustacés	<i>Asellus</i>	<i>Asellus aquaticus</i>	p	p	132	2	102	6	34	0	101	4	7	22	0	2	3	0	5	0		
	<i>Gammarus</i>	<i>fossarum/pulex</i>	15	0	1	31	2	0	2	39	11	0	2	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>Dikergammarus</i>	<i>villosus</i>	53	244	77	44	31	64	102	104	90	176	114	116	177	259	217	742	624	964		
	<i>Chelicorophium</i>	<i>curvispinum</i>	178	0	2505	28	17	108	278	125	437	67	218	190	25	2	9	28	6	6		
Ephémères	<i>Caenis</i>	sp.	p	p	72	257	17	152	146	122	29	222	27	29	4	4	1	2	1	0		
Trichoptères	<i>Tinodes</i>	<i>waeneri</i>	p	p	3	12	16	14	7	35	14	4	1	4	0	0	0	0	0	0		

En 2019, les six espèces sont présentes sur les deux sites vaudois (Rivaz et Saint-Prex). Il n'a pas été fait un comptage de tous les néozoaires compte tenu de la prolifération massive de certaines espèces. L'espèce la plus abondante est la moule quagga (*Dreissena rostriformis bugensis* (90% des moules), observée pour la première fois en 2015. Elle est suivie par le gammare du Danube (*Dikergammarus villosus*) apparu en 2002 (abondance moyenne de 624 individus/m² à Rivaz et 964 à Saint-Prex). La moule zébrée (*Dreissena polymorpha*) représente maintenant environ 10% des populations de *Dreissena* alors qu'elle représentait 100% auparavant. La palourde asiatique (*Corbicula fluminea*) est présente sur les deux sites mais pas quantifiée. L'escargot de Nouvelle-Zélande (*Potamopyrgus antipodarum*) a une abondance moyenne (entre 0.5-10m) de 113 individus/m² à Rivaz, respectivement 16 à Saint-Prex. La crevette de vase (*Chelicorophium curvispinum*) est représentée par six individus par mètre carré dans les deux sites.

Pour disposer de données quantitatives sur l'ensemble des espèces exogènes, il faut remonter au suivi de l'année 2017 (Tableau 3). Sur le canton de Vaud, l'abondance relative des six espèces exogènes est supérieure à 70% de l'abondance totale de la faune invertébrée. La moule zébrée ne représente plus que 15% des populations de *Dreissena* et la moule quagga présente la plus forte abondance (68% des six néozoaires), suivi par le gammare du Danube (11%) et l'escargot de Nouvelle-Zélande (6%), puis la palourde asiatique (<1%) et la crevette de vase (<1%).

Sur le canton de Genève (Tableau 4), c'est l'escargot de Nouvelle-Zélande qui domine (920 individus/m², 59% des six néozoaires), suivi par le genre *Dreissena* (29%) (pas de dénombrement séparé des deux

espèces), le gammare du Danube (12%) puis la crevette de vase (<1%). La palourde asiatique n'a pas été mise en évidence sur les 10 sites investigués.

Tableau 4 : Etudes de la macrofaune littorale du Léman, sites FR et GE : néozoaires et espèces indigènes indicatrices, abondance moyenne (nb. individus/m²).

		Année	2010	2012	2014	2014	2016	2016	2015	2011	2017
		Sites	FR_RFR	FR_GR	FR_GR	FR_PU	FR_GR	FR_PU	FR_CHE	GE_GR	GE_RGE
		Prof.	0 - 5 m	0 - 1 m	0 - 1 m	0 - 1 m	0 - 1 m	0 - 1 m	0 - 1 m	0 - 4.5 m	0 - 3 m
Groupe	Genre	Espèce									
Gastropoda	<i>Potamopyrgus</i>	<i>antipodarum</i>	33	0	0	0	3	2	1425	> 50	920
	<i>Ancylus</i>	<i>fluviatilis</i>	8	0	0	0	0	0	65	> 50	33
Bivalvia	<i>Corbicula</i>	<i>fluminea</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Dreissena</i>	<i>polymorpha</i>	1650	3	184	12	46	21	1882	> 500	453
	<i>Dreissena</i>	<i>rostriformis bugensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Crustacea	<i>Asellus</i>	<i>Asellus aquaticus</i>	261	0	0	0	0	0	7	< 50	7
	<i>Gammarus</i>	<i>fossarum/pulex</i>	59	53	0	0	0	0	0	< 50	0
	<i>Dikerogammarus</i>	<i>villosus</i>	66	127	355	295	3515	591	582	> 50	197
	<i>Chelicorophium</i>	<i>curvispinum</i>	3	47	4	0	120	13	8	0	8
Ephemeroptera	<i>Caenis</i>	sp.	66	1	0	2		2	2713	< 50	28
Trichoptera	<i>Tinodes</i>	<i>waeneri</i>	3	6	0	0	57	5	10	< 50	2

3.2. TENDANCES DEPUIS 2011

En 2010-11, quatre espèces exogènes ont été recensées sur les différents sites du pourtour lémanique : *Potamopyrgus antipodarum*, *Dreissena polymorpha*, *Dikerogammarus villosus*, et *Chelicorophium curvispinum* (Tableaux 3 et 4).

Chelicorophium curvispinum (petit crustacé de 0.9 cm de long) colonise le Léman depuis 2010. Il a d'abord été observé dans sa partie orientale (Rivaz et Meillerie), puis à partir de 2012 sur tous les sites du lac. A Rivaz, les populations passent de quelques dizaines en 2010 à plus de 10'000 ind.m⁻² en 2012 à 2.50 m de profondeur. Cette prolifération a engendré une modification du substrat caillouteux par recouvrement d'un substrat constitué de sédiments fins et de tubes construits par l'animal avec des débris organiques. Depuis 2012, l'espèce colonise les plus grandes profondeurs et l'ensemble du pourtour lémanique avec des effectifs plus réduits et inférieurs à 100 individus/m² à partir de 2017.

Corbicula fluminea, observée pour la première fois en 2008 à proximité du delta du Rhône (plage du Bouveret), étend ses populations progressivement le long de la rive vaudoise à partir de 2012. Sinon, elle n'a été observée qu'en 2012 dans la région de Grande-Rive en France. Cette espèce n'est pas non plus recensée dans le Petit-Lac (site de Chens-sur-Léman en 2015), ni sur les rives genevoises (2013 et 2017) (Tableau 4).

Les premières observations de *Dreissena rostriformis bugensis* datent de décembre 2015 à Rivaz (2 individus juvéniles à 5 et 13 m de profondeur). Un an plus tard, l'expansion de la colonisation et l'abondance de cette espèce est très nette (jusqu'à 20 m de profondeur, abondance moyenne : 5'705 individus/m²ind./m², > 20'000 individus/m² à 10 m). La taille de certains individus (env. 3 cm) semble montrer que la colonisation a dû être antérieure à 2015 d'environ 3 ans. Sur les sites genevois, la moule quagga est bien représentée en 2017 mais non comptabilisé séparément de la moule zébrée ; au total 453 individus/m² (MULATTIERI, 2018).

3.3. INVASIVITE DES ESPECES EXOGENES

D'après la revue bibliographique de Panov et al. (2009), un haut risque d'impacts écologiques et/ou socio-économiques existe pour quatre espèces de mollusques (*Potamopyrgus antipodarum*, les deux espèces de *Dreissena*, *Corbicula fluminea*), trois espèces de crustacés (*Dikerogammarus villosus*, *Chelicorophium curvispinum* et la crevette mysidé *Hemimysis anomala*). A noter que *Potamopyrgus antipodarum* prolifère plutôt dans le Petit-Lac (site de Chens-sur-Léman, 2015 et rives genevoises, 2017). En revanche, *Corbicula fluminea* a été très peu observé sur les rives françaises et le Petit-Lac par rapport à son abondance sur les rives vaudoises (Tableau 3).

Le risque de perturbations écologiques (compétition pour l'habitat/nourriture, prédation, etc.) des espèces d'invertébrés benthiques indigènes a été évalué en se basant sur cinq espèces caractéristiques de la faune littorale : le gastéropode *Ancylus fluviatilis*, les crustacés *Gammarus fossarum/pulex* et *Asellus aquaticus* et les larves d'insectes éphéméroptère *Caenis sp.* et trichoptère *Tinodes waeneri*.

Le gastéropode *Ancylus fluviatilis*, espèce abondante au début du XXe siècle, avait fortement régressé dans les années 1970-80 suite à l'eutrophisation des eaux. Il est en ré-expansion à partir de 1990 (LODS-CROZET et al., 2013). Depuis 2011, ses effectifs sont plus ou moins stables.

Le gammare indigène *Gammarus fossarum/pulex*, commun et abondant avant le début du XXe siècle sur les fonds de cailloux de la zone littorale du Léman (250 individus/m² avant 1990, Lods-Crozet – données non publiées) a fortement régressé. Encore présent dans les années 1990 dans le Petit-Lac (LACHAVANNE et al. 2013), il n'est plus observé que de 5m à 13m de profondeur dès 2004 (LODS-CROZET et al., 2013). A partir de 2017, il n'est plus collecté dans aucun site. Il pourrait cependant se retrouver de temps en temps en marge à des profondeurs supérieures à 10m. La forte augmentation de l'abondance de *Dikerogammarus villosus* depuis 2003 dans les mêmes habitats que ceux du gammare indigène est certainement un facteur prépondérant à la chute de ces effectifs et à son déplacement en profondeur.

L'autre crustacé suivi, *Asellus aquaticus*, colonisateur des fonds de galets, sable/limon, coquilles vides de *Dreissena* a une tendance nette à la régression depuis 2011.

La larve d'éphémère, *Caenis* sp., caractéristique des fonds littoraux, avait des effectifs abondants jusqu'en 2015 (222 individus/m² à Saint-Prex entre 0.5 et 10m de profondeur en 2015). A partir de 2017, son abondance s'effondre sur les sites vaudois et dans une moindre mesure sur les autres sites (1 individu/m² à Rivaz en 2019).

La larve de trichoptère sans fourreau *Tinodes waeneri* colonise les substrats durs littoraux. Les suivis mettent en évidence sa nette régression depuis 2016 dans les deux sites vaudois et son absence dès 2017 dans les deux stations. Dans les autres sites, il y a également une tendance à la diminution de ses effectifs.

Force est de constater que la macrofaune invertébrée indigène du Léman est fortement impactée par le flux d'arrivées d'espèces exogènes à fort pouvoir de nuisance. Depuis les années 2003, les fonds littoraux changent avec l'installation du gammare du Danube, de la palourde asiatique (2008), de la crevette de vase (2010) et enfin de la moule quagga (2015). La biodiversité littorale est en chute libre avec la régression majeure du gammare indigène, de l'aselle et des larves d'insectes. La prolifération de la moule quagga a uniformisé les fonds littoraux en recouvrant de plusieurs centimètres les zones de galets et blocs, lieux d'habitats et de refuges de toute une petite faune invertébrée. La moule zébrée (invasive naturalisée) est en très forte diminution (90 à 10 % des *Dreissena*). Les grandes moules *Anodonta* et *Unio* déjà impactées par la fixation des moules zébrées sur leur coquille, sont très probablement impactées par le recouvrement uniforme des fonds par les moules quagga, les empêchant de respirer, creuser des galeries dans le sédiment et se nourrir.

Il semble toutefois que les mollusques gastéropodes soient pour le moment moins impactés.

La moule quagga a également la capacité de coloniser des plus grandes profondeurs (jusqu'à 80 m) par rapport à la moule zébrée (zone des 30 m), n'a pas besoin de substrat dur pour former des agglomérats et peut se déplacer plus facilement. Elle peut donc s'arrimer sur presque tous les types de substrat. Elle pose actuellement de graves problèmes aux services gestionnaires de pompage d'eau car elle obstrue les prises d'eau (potables, refroidissement, etc.) et peut se retrouver dans les conduites et les stations de traitement des eaux (larves planctoniques et/ou moules).

Un autre aspect à souligner est la grande aptitude des moules quagga à filtrer l'eau pour se nourrir de plancton. Du fait de leur grand nombre, cela a des conséquences a priori positives sur la transparence des eaux. Néanmoins, une réduction de la biomasse planctonique est très probable dans les zones où elles prolifèrent.

On peut encore parler de la crevette rouge sang de la famille des mysidés (*Hemimysis anomala*) qui fait aussi partie des espèces à haut risque d'impacts environnementaux et socio-économiques. Non intégrée aux différents suivis car elle est pélagique, elle vit souvent en nuages très denses. Elle est observée depuis 2007 en plongée à de nombreux endroits autour du Léman, principalement en période hivernale jusqu'à plus de 50 m de profondeur (GOLAZ et VAÏNÖLÄ, 2013). Elle se nourrit du phytoplancton, de débris organiques et de zooplancton et peut même être cannibale. Elle semble déjà s'intégrer à la faune lémanique et offrir de nouvelles ressources pour les poissons comme la perche mais aussi les oiseaux d'eau comme le grèbe à cou noir.

3.4. EXPANSIONS A VENIR

Le flux constant des invasions via les fleuves et leurs interconnexions avec les canaux et les océans ainsi que les échanges commerciaux et déplacement terrestres de bateaux de loisir vont 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, 2020). 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). Le Rhin constituant une voie majeure d'entrée dans le nord du territoire suisse, on peut s'attendre à une arrivée potentielle de plus d'une dizaine d'espèces non-indigènes ces prochaines années. Dans une moindre mesure, le Rhône est une porte d'entrée par le sud et de l'ordre de neuf espèces présentes en amont de Lyon pourraient prochainement coloniser le Léman (OLIVIER et al. 2020).

4. CONCLUSION

Le Léman, comme d'autres plans d'eau européens, fait et devra faire face à ces flux d'espèces exogènes qui soumettent les écosystèmes à des perturbations, ré-équilibres fonctionnels fréquents et pertes majeures de biodiversité. La mise en place de programmes de suivi à long-terme, initiés pour suivre l'invasion d'une seule espèce en 2003 sur les rives vaudoises, est pertinent pour explorer les changements quantitatifs et la distribution bathymétrique des espèces exogènes envahissantes parmi les communautés invertébrées du Léman. A l'avenir, il serait pertinent de réfléchir à la mise en œuvre d'un suivi standardisé et pérenne de ces communautés par les différentes entités.

BIBLIOGRAPHIE

- ANEBO 2020. Aquatische Neozoen im Bodensee. Available at : <http://www.neozoen-bodensee.de/neozoen>
- BOLARD A. 2010. Évaluation 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, 94 p.
- BOLLACHE L. 2004. *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda): another invasive species in the Lake Geneva. *Revue suisse de Zoologie* 111: 303-307.
- BOLLACHE, L. 2015. Les espèces invasives sont-elles dangereuses ? In : Le tour des grands lacs alpins naturels en 80 questions, Chapitre 2. Biologie et écologie. Ed. GRAIE et ZABR, pp. 46-47.
- DAGUET J, MUNCH L. 2014. Evolution de la qualité biologique et piscicole de zones littorales lacustres. Restauration de la roselière du Bout du Lac d'Annecy et remodelage des berges d'une station lémanique. Mém QuEST Univ. Fr.-Comté : 130 p.
- DESFORET L, RAYMOND JC. 2017. Suivis de l'état hydrobiologique de la zone littorale lémanique suite à l'aménagement de la station Grande Rive. Rapport Agence Française pour la Biodiversité (AFB), Unité Spécialisée Milieux Lacustres, Thonon-les-Bains, 33 p.
- DEVIN S, BEISEL JN, USSEGLIO-POLATERA P, MORETEAU JC. 2005. Changes in functional biodiversity in an invaded freshwater ecosystem: the Moselle River. *Hydrobiologia* 542. 113-120.
- GOLAZ F, VAÏNÖLÄ 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.* 93 :101-117.
- KRUGLER E, RAYMOND JC. 2013. Faune piscicole et macrobenthique de la zone littorale lémanique sur la station de Grande Rive-Petite Rive. État initial avant travaux. Rapport ONEMA, délégation régionale Rhône-Alpes, Unité Spécialisée Milieux Lacustres, Thonon-les-Bains, 26 p.
- LACHAVANNE JB, JUGÉ R, OERTLI B, GREENMAN A. 2013. Flore et faune aquatique de la Grande Rade de Genève. Diversité biologique et valeur patrimoniale des espèces. Qualité écologique des peuplements. Évolution et état actuel. Impact potentiel du projet de plage publique des Eaux-Vives et de l'agrandissement du port de la Nautique. Université de Genève et HEPIA, 150 p.
- 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. 2014. Long-term biomonitoring of invertebrate neozoans. *Archives des Sciences* 67: 101-108.
- LODS-CROZET B, REYMOND O. 2006. Bathymetric expansion of an invasive gammarid (*Dikerogammarus villosus*, Crustacea, Amphipoda) in Lake Geneva. *J. Limnol.* 65: 141-144.
- LODS-CROZET B, CHEVALLEY PA. 2018. Flux d'espèces envahissantes benthiques, implications sur l'écosystème lacustre de grands lacs périalpins. Rapport DGE, Division Protection des eaux, Section Biologie des eaux, Canton de Vaud, 20 p.
- LODS-CROZET B, GERDEAUX D, PERFETTA P. 2013. Changements des communautés biologiques littorales et piscicoles dans le Léman en relation avec les pressions sur l'écosystème. *Archives des Sciences* 66: 137-156.
- MULATTIERI P, VIVIEN R, FERRARI B, STUCKI P. 2018. Macroinvertébrés benthiques des rives genevoises du Léman. Investigations 2017. Rapport pour le Service de l'écologie de l'eau (DGEau – SECOE) du Canton de Genève, 45 p.
- MUNCH L. 2015. Faune macrobenthique et piscicole de la zone littorale lémanique. Projet de revitalisation des milieux littoraux – Commune de Chens-sur-Léman. État initial avant travaux. Rapport ONEMA, SYMASOL et Association Synusie-eau, 19 p.
- MUNCH L, RAYMOND JC. 2015. Evolution hydrobiologique et piscicole de la zone littorale lémanique sur la station de Grande Rive. Suivi de l'impact des aménagements. Rapport intermédiaire ONEMA, délégation régionale Rhône-Alpes, Unité Spécialisée Milieux Lacustres, Thonon-les-Bains, 38 p.
- OLIVIER JM, CARREL G, LAMOUREUX N, DOLE-OLIVIER MJ, MALARD F, BRAVARD JP, PIÉGAY H, CASTELLA E, BARTHÉLÉMY C. 2020 (à paraître). The Rhône River Basin. Chapter 7. In : *Rivers of Europe* (2nd Edition). Eds. Tockner K, Zarfl C, Robinson C, 62 p.
- 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.