

DISTRIBUTION ET STRUCTURE DES ASSEMBLAGES DE  
CHIRONOMIDES DANS LE LEMAN, SELON PLUSIEURS  
PARAMETRES BATHYMETRIQUES, PHYSIQUES ET CHIMIQUES  
CAMPAGNE SEDLEM25

ENZO JIMENEZ

MASTER QUALITÉ DES EAUX, DES SOLS ET TRAITEMENT – QUEST

*Deuxième année*

*Mention Systèmes aquatiques et bassins versants*

2024/2025

**Maitre de stage : Marle Pierre – Hydrobiologiste – DGE, Section biologie des eaux**

**Tuteur universitaire : Verneaux Valérie – MCF**

**Directeur de stage : Degiorgi François – MCF**

**Encadrants : Lucot Eric – MCF**

**Bertrand Catherine – Professeure en hydrogéologie**

## Remerciements

Ce rapport de fin d'étude marque l'aboutissement d'un parcours qui n'aurait pas pu voir le jour sans le précieux soutien de certaines personnes. Au travers de ce petit texte, je tiens à exprimer ma gratitude à tous ceux qui ont contribué, de près ou de loin, à la concrétisation de ce chapitre de ma vie.

Au-delà d'un maître de stage, Pierre est la première personne à laquelle j'adresse mes amicales salutations. Quel étudiant aurait pu aspirer à un meilleur mentor ? Merci à toi de m'avoir pris sous ton aile lors de ce stage, ton dévouement et ton humour à toute épreuve ont transformé des heures de montages en de brefs instants de rigolade.

Comment pourrais-je ne pas remercier Nathalie pour sa bonne humeur contagieuse qui avait le don de rendre tout plus simple et agréable au labo. Ainsi que Fabio pour ton expertise fine et ta capacité à m'enseigner l'art délicat de la nuance en matière de protection lacustre.

Quelle chance j'ai eu d'avoir l'appui technique de Ralph Etter dont le coup de main et la technique de montage Veveyssanne se sont révélés salvateurs pour respecter les échéances de ce projet. Mes meilleurs vœux t'accompagnent pour la suite de ton parcours, en espérant que nos chemins se croiseront à nouveau.

Toute ma gratitude à l'équipe de la DGE pour cet accueil authentiquement suisse – bienveillant et chaleureux – et pour m'avoir encouragé du début à la fin de ce stage. Un grand merci également à l'équipe de la campagne SEDLEM25, pour leur gentillesse, mais aussi pour ces moments mémorables : cette fondue d'anthologie sous 40°C restera un souvenir exquis ! Tout comme nos bennes Ekman prenant le large dès le premier jour – un départ en trombe qui nous a donné des sueurs froides, mais qui constitue aujourd'hui l'une de mes anecdotes favorites.

Un grand merci à Sylvain qui s'est pleinement investi lors de l'une de nos sorties à bord de la Licorne, et qui, à peine de retour au port, a eu la bonne idée d'organiser une dégustation de vins improvisée. Une double contribution qui a rendu cette campagne mémorable.

Mes remerciements sincères à Mme. Verneaux, ma tutrice universitaire, pour son œil expert et ses critiques toujours justes qui ont affiné ma réflexion. Je n'oublie pas non plus M. Degiorgi, directeur de stage, qui m'a poussé à tenter ma chance pour ce stage ambitieux – un défi que je n'aurais peut-être pas osé relever sans ses encouragements.

Merci à toute ma promo pour ces deux années intenses et pleines de rebondissements que nous avons vécues ensemble. Un merci particulier à mes

deux compères, autrement dit aux deux gros gammes, dont les fous rires contagieux et la bonne humeur ont transformé chaque galère en souvenir précieux.

Merci à mes parents, Fred et Catherine, d'avoir encouragé le petit dernier de la fratrie à se lancer lui aussi à 100% dans de longues études. Votre soutien sans faille dans chacune de mes épreuves, défaites comme réussites, a contribué à forger en moi l'abnégation qui m'a permis d'aller au bout de mon objectif. Alors que vous entamez cette retraite tant méritée, je mesure combien vous nous avez préparés à prendre le relais.

Un grand merci à mon frère et ma sœur, ainsi qu'à leurs moitiés, pour tous ces conseils bienveillants, ces encouragements répétés et cette exigence affectueuse qui m'ont aidé à me surpasser au quotidien.

À mes amis proches du cœur, Thomas, Victor, Léo, Antoine, Nelly, Hugo, Clément, Marco, Arnaud et Clem, pour leur soutien émotionnel dans les bons comme dans les mauvais moments, sans qui la traversée de cette épreuve finale aurait été tout bonnement impossible.

Je tiens aussi à remercier Emilie et Heidi, ainsi qu'à l'intégralité de l'amicale du Fenouil, pour leur accueil bienveillant en terre helvétique et pour avoir été, jour après jour, une source constante de motivation et d'encouragement.

Je tiens également à remercier Louveline, qui a su me décrocher de mes longues heures de stats pour me faire découvrir les coins sympas de Lausanne et ses alentours.

Un merci tout particulier à la joyeuse bande que forment Snorri, Agathe, Blaise, Louison, Isa et Luna pour leur énergie contagieuse et leur talent indéniable à orchestrer des évènements complètement dingues pendant toutes ces années d'études qui resteront gravés dans ma mémoire.

« *Heureusement qu'il y'a les chiros* »

## RÉSUMÉ

Les chironomidés constituent des indicateurs pertinents pour évaluer l'état trophique des grands lacs profonds. Cette étude analyse la distribution des assemblages chironomidiens dans le Léman à travers 30 sites d'échantillonnage (21 à 309 m) prélevés en avril 2025 sur toute la surface du lac, comparés aux données historiques (1764-2015) via plusieurs indices de bioindication et analyses multivariées. Un total de 1 484 individus appartenant à 17 taxons a été recensé, avec une absence totale d'individus au-delà de 276 mètres. L'analyse révèle une trajectoire écologique complexe : les communautés profondes témoignent d'un retour vers des conditions oligotrophes avec des taxons sensibles (*P. nigritulum*-type, *M. contracta*-type), tandis que le compartiment sublittoral reste marqué par les pressions anthropiques et la colonisation de la moule Quagga. L'absence de brassage complet depuis 2012 et l'hypoxie progressive de l'hypolimnion ( $< 4 \text{ mg/L O}_2$ ) limitent la recolonisation des zones profondes. Malgré l'amélioration des conditions trophiques, les assemblages actuels divergent qualitativement et quantitativement des conditions naturelles, invalidant les exigences de la DCE et de l'Ordonnance sur la protection des eaux suisse, dans un contexte de changement climatique modifiant les dynamiques de brassage lacustre.

Mots-clefs : Chironomidés ; Léman ; Bioindication ; État trophique ; Hypoxie hypolimnique

## ABSTRACT

Chironomids constitute relevant indicators for assessing the trophic status of large deep lakes. This study analyzes the distribution of chironomid assemblages in Lake Geneva through 30 sampling sites (21 to 309 m) collected in April 2025 across the entire lake surface, compared to historical data (1764-2015) using several bioindication indices and multivariate analyses. A total of 1,484 larvae belonging to 17 taxa were recorded, with complete absence of larvae beyond 276 meters depth. The analysis reveals a complex ecological trajectory: deep communities show a return to oligotrophic conditions with sensitive taxa (*P. nigritulum*-type, *M. contracta*-type), while the sublittoral compartment remains influenced by anthropogenic pressures and colonization by the quagga mussel. The absence of complete mixing since 2012 and progressive hypolimnetic hypoxia ( $< 4 \text{ mg/L O}_2$ ) limit recolonization of deep zones. Despite improved trophic conditions, current assemblages diverge qualitatively and quantitatively from natural reference conditions, failing to meet the requirements of the Water Framework Directive and the Swiss Waters Protection Ordinance, in a context of climate change altering lake mixing dynamics.

Keywords : Chironomids ; Lake Geneva ; Bioindication ; Trophic status ; Hypolimnetic hypoxia

<b>1. INTRODUCTION .....</b>	<b>1</b>
<b>2. MATÉRIEL ET MÉTHODES .....</b>	<b>3</b>
2.1 CONTEXTE GÉNÉRAL .....	3
2.1.1 Caractéristiques du bassin Lémanique .....	3
2.1.2 Stations de mesures .....	4
2.1.3 Hydrologie et évolution trophique du Léman .....	5
2.1.4 Contexte limnologique .....	7
2.1.5 Écologie et biologie des chironomidés en milieu lacustre .....	9
2.1.6 Historique des études sur le Léman .....	11
2.2 STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE ET MÉTHODES .....	13
2.2.1 Zone d'étude .....	13
2.2.2 Méthodes d'échantillonnage de terrain .....	14
2.2.3 Analyses en laboratoire .....	14
2.2.4 Évaluation de la qualité écologique par bioindication .....	16
2.3 EXPLORATION ET REPRÉSENTATION DES RÉSULTATS .....	18
2.3.1 Analyses statistiques et SIG .....	18
2.3.2 Compléments méthodologiques .....	19
<b>3. RÉSULTATS .....</b>	<b>20</b>
3.1 INVENTAIRE FAUNISTIQUE ET DISTRIBUTION SPATIALE .....	20
3.2 ANALYSE DES ASSEMBLAGES CHIRONOMIDIENS MODERNES .....	23
3.2.1 Cluster K-means et taxons indicateurs .....	23
3.2.2 Évaluation de la qualité écologique : approche multi-indicateurs .....	25
3.2.3 Structures des communautés et facteurs associés .....	27
3.3 APPROCHE COMPARATIVE : ÉVOLUTION TEMPORELLE ET VARIABILITÉ INTER-LACUSTRE .....	30
3.3.1 Comparaison avec les conditions de référence faunistique .....	30
3.3.2 Méta-analyse du Léman .....	32
<b>4. DISCUSSION .....</b>	<b>33</b>
4.1 ÉVOLUTION TEMPORELLE DES ASSEMBLAGES CHIRONOMIDIENS : DE LA RÉFÉRENCE HISTORIQUE AUX CONDITIONS ACTUELLES .....	33
4.2 DISTRIBUTION BATHYMETRIQUE DES ASSEMBLAGES CHIRONOMIDIENS AU COURS DU TEMPS .....	37
4.3 ASSEMBLAGES TAXONOMIQUES ET CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES ASSOCIÉES .....	38
4.4 EXIGENCES DCE ET ORDONNANCE DE PROTECTION DES EAUX .....	39
4.5 LIMITES DE L'ÉTUDE .....	40
<b>5. CONCLUSION .....</b>	<b>42</b>
<b>6. BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>43</b>
<b>7. ANNEXES .....</b>	<b>53</b>

FIGURE 1 : BATHYMETRIE DU LÉMAN - SOURCE : SWISSBATHY3D. ....	3
FIGURE 2 : PRÉSENTATION CARTOGRAPHIQUE DES ZONATIONS DU LÉMAN.....	4
FIGURE 3 : POSITION DES STATIONS DE MESURE SHL2 ET GE3 - (RAPIN ET AL., 2001). ....	4
FIGURE 4 : EMPRISE DU BASSIN VERSANT TOPOGRAPHIQUE DE 7 975 KM <sup>2</sup> DU LÉMAN. 5	5
FIGURE 5 : ÉVOLUTION DES DÉBITS DU RHÔNE AMONT À PORTE DE SCEX (HAUT) ET DU RHÔNE AVAL À GENÈVE, HALLE DE L'ILE (BAS) - MOYENNES MINIMALES, MÉDIANES ET MAXIMALES DE LA PÉRIODE DE RÉFÉRENCE 1991 - 2020 (OFEV, 2025). ....	6
FIGURE 6 : VARIABILITÉ ANNUELLE DU PHOSPHORE TOTAL À 20 M DANS LE GRAND LAC (DONNÉES SHL2, OLA). ....	6
FIGURE 7 : VARIABILITÉ ANNUELLE DE L'OXYGÈNE DISSOUS (300 - 309 M) DANS LE LÉMAN (DONNÉES SHL2, OLA), LIGNE ROUGE : SEUIL RÈGLEMENTAIRE DE 4MG/L D'O <sub>2</sub> DÉCRIT DANS L'ANNEXE II DE L'ORDONNANCE DE PROTECTION DES EAUX SUISSE. ....	7
FIGURE 8 : COMPARAISON GRAND LAC/PETIT LAC (1974-2018) - ÉVOLUTION DES TEMPÉRATURES MOYENNES ANNUELLES DE SURFACE (0 - 10M ; GAUCHE) - ÉVOLUTION DES TEMPÉRATURES MOYENNES ANNUELLES DE FOND (DROITE). ....	8
FIGURE 9 : COMPARAISON GRAND LAC/PETIT LAC (1974-2018) - ÉVOLUTION DES GRADIENTS THERMIQUES FOND-SURFACE .....	8
FIGURE 10 : SÉQUENCE DES TEMPÉRATURES DE FOND DURANT LE DÉBUT DE L'ANNÉE 2012 – PENG ET AL. 2024.....	9
FIGURE 11 : CYCLE VITAL HOLOMÉTABOLE DU CHIRONOME – ADAPTÉ DE WALKER (1987) .....	10
FIGURE 12 : CIPEL 2024 - ÉVOLUTION DE L'INDICE TROPHIQUE PHYTOPLANCTON BRETTUM (1989) DANS LE GRAND LAC (SHL2). ....	12
FIGURE 13 : RÉPARTITION SPATIALE DES SITES D'ÉCHANTILLONNAGE.....	13
FIGURE 14 : SYSTÈME D'ÉCHANTILLONNAGE DOUBLE. BENNE EKMAN DE 15x15 CM POUR LE COMPARTIMENT BIOLOGIQUE ET DE 25x25 CM POUR L'ANALYSE SÉDIMENTAIRE ET ÉCOTOXICOLOGIQUE .....	14
FIGURE 15 : POSTE DE TAMISAGE SOUS HOTTE ASPIRANTE .....	15
FIGURE 16 : POSTE DE MONTAGE DE CAPSULES CÉPHALIQUES.....	15
FIGURE 17 : CAPSULE CÉPHALIQUE DE PRODIAMESA OLIVACEA.....	15
FIGURE 18 : COMPARAISON DES RÉPARTITIONS BATHYMETRIQUES DES RICHESSES TAXONOMIQUES DE CHIRONOMES DANS LE LÉMAN ENTRE LODS-CROZET (1987) ET ACTUELLES (2025) .....	22
FIGURE 19 : RÉPARTITION DES STATIONS DE PRÉLÈVEMENT AVEC ASSIGNATION DES DIFFÉRENTS GROUPES FAUNISTIQUES .....	23
FIGURE 20 : DISTRIBUTION BATHYMETRIQUE DES NICHES ÉCOLOGIQUES DE CHIRONOMES - LÉMAN (2025), BARRES ÉPAISSES = Q1 (0.25) -Q3 (0.75), BARRES FINES = MIN-MAX, POINTS = MOYENNE PONDÉRÉE .....	24
FIGURE 21 : PRÉSENTATION SPATIALE DES RÉSULTATS DE L'APPROCHE MULTI- INDICATEURS - HAUT : IQBCH, MILIEU : BQI, BAS : INDICE TROPHIQUE.....	26
FIGURE 22 : ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES AVEC DISTANCE DE HELLINGER DES SITES DU LÉMAN 2025 À PARTIR DES COMMUNAUTÉS	

CHIRONOMIDIENNES. LES COULEURS DES POINTS CORRESPONDENT AU CLUSTERING K-MEANS .....	28
<b>FIGURE 23 : LOGARITHME DE BASE 10 DES DENSITÉS DE CHAQUE SITE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR. LES POINTILLÉS BLEUS REPRÉSENTENT LA PROFONDEUR MAXIMALE BRASSÉE PAR ANNÉE DEPUIS 2013. LA LIGNE ORANGE CORRESPOND AU POINT D'INFLexion DU MODÈLE POLYNOMIAL DE DEGRÉ 3 AVEC SON INTERVALLE À 95%. LES POINTS DES SITES SONT COLORÉS SELON LE CLUSTERING K-MEANS..</b>	29
<b>FIGURE 24 : ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (HELLINGER) À PARTIR DES COMMUNAUTÉS CHIRONOMIDIENNES DES SITES DU LÉMAN 2025 ET DES SITES DE LAROCQUE (2015) DES ANNÉES DE 1764 À 1914.....</b>	30
<b>FIGURE 25 : COMPARAISON DES DENSITÉS ACTUELLES (2025) ET DES DENSITÉS PALÉOLIMNOLOGIQUES (LAROCQUE, 2025) EN FONCTION DE LA PROFONDEUR...</b>	31
<b>FIGURE 26 : MÉTA-ANALYSE : ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES (HELLINGER) À PARTIR DES COMMUNAUTÉS CHIRONOMIDIENNES DES SITES DU LÉMAN 2015 ET 2025 SELON DIFFÉRENTS LACS TÉMOINS DE RÉFÉRENCE ET DÉGRADÉS.....</b>	32
<b>FIGURE 27 : COMPARAISON DÉCENNALE (2015 ET 2025) DES DENSITÉS DE CHIRONOMES.</b>	33
<b>TABLEAU 1 : CLASSES DE QUALITÉ DÉFINIES DANS L'INDICE DE BRETTUM (CIPEL, 2024)</b>	12
<b>TABLEAU 2 : RICHESSES TAXONOMIQUES HISTORIQUES ET ACTUELLES</b>	21
<b>TABLEAU 3 : COMPARAISON DES DENSITÉS DE JUGET (1958) ET ACTUELLES (2025)</b>	22
<b>TABLEAU 4 : RÉSULTATS DE L'INDICE BIOLOGIQUE LACUSTRE – LES DONNÉES DE 2011 SONT ISSUES DU RAPPORT DU SOERE, 2011 – LE PROTOCOLE RÉALISÉ POUR LES RÉSULTATS DE 2025 DIFFÈRE DU PROTOCOLE CLASSIQUE (Cf. 2.2.4).</b>	27
<b>TABLEAU 5 : RÉSULTATS DES RÉGRESSIONS LINÉAIRES ET POLYNOMIALES DES RELATIONS ENTRE DIFFÉRENTS PARAMÈTRES PHYSIQUES, BIOLOGIQUES, TOXICOLOGIQUES ET BATHYMETRIQUES AVEC LES COORDONNÉES X ET Y DES SITES DE L'AFC DE LA FIGURE 22</b>	28
<b>ANNEXE I : DÉBITS MOYENS ANNUELS DES TRIBUTAIRES ET PRÉCIPITATIONS ANNUELLES À LA STATION DE THONON-LES-BAINS (KLEIN, 2013).....</b>	53
<b>ANNEXE II : VARIATION INTRA-ANNUELLE (2024) DES CONCENTRATIONS EN OXYGÈNE DISSOUS POUR L'ANNÉE 2024 (DONNÉES OLA).</b>	54
<b>ANNEXE III : OXYGÈNE DISSOUS (Q10) EN MG/L DE L'ANNÉE 2024 PAR SITE D'ÉCHANTILLONNAGE EN FONCTION DE LA PROFONDEUR (DONNÉES OLA) .....</b>	54
<b>ANNEXE IV : DISTRIBUTION SPATIALE DES COEFFICIENTS DE CONTAMINATION DANS LES SÉDIMENTS SUPERFICIELS DU LÉMAN. LES INTERVALLES DE VALEURS DE COEFFICIENT SUR L'ÉCHELLE DE COULEUR CHANGENT À 10 POUR UNE MEILLEURE LISIBILITÉ (LOIZEAU ET AL., 2017).</b>	55
<b>ANNEXE V : TABLEAU DE CONTINGENCE DE LA FAUNE CHIRONOMIDIENNE DU LÉMAN 2025 PAR ÉCHANTILLONS. LE SUFFIXE « _P » CORRESPOND AUX ABONDANCES DE PUPES.</b>	56

## 1. INTRODUCTION

Les écosystèmes lacustres représentent des milieux aquatiques relevant d'une complexité remarquable, caractérisés par une stratification verticale des paramètres chimiques de l'eau, entraînant une simplification progressive des communautés biologiques aquatiques avec la profondeur (Verneaux, 1996). L'utilisation du benthos comme indicateur de ces caractéristiques physico-chimique lacustres n'est plus à démontrer. En effet, la faune benthique constitue une variable robuste capable d'intégrer les processus autogènes (e.g productivité biologique) et allogènes (e.g apports du bassin versant) lacustres ainsi que les perturbations de ces fonctions (Lods-Crozet, 1987 ; Verneaux, 2004). Plus particulièrement, les chironomes, organismes ubiquistes présentant une grande diversité d'espèces aux sensibilités variables, capables de supporter les conditions extrêmes des grands lacs profonds, représentent des taxons de choix en termes d'évaluation du niveau trophique lacustre selon plusieurs auteurs (Brundin, 1949 ; Saether, 1979, 1980 ; Wiederholm, 1980 ; Lods-Crozet, 1987). Par ce prisme, de nombreux auteurs se sont attelés à la caractérisation des conditions mésologiques du Léman au fil du temps (Zebrowska, 1914 ; Juget, 1958 – 1967 ; Lods-Crozet, 1987 – 2016 ; Lang, 1999 ; Verneaux & Millet, 2011 ; Larocque, 2015). Ces travaux mettent en évidence que la composition et la structure des assemblages de chironomes varient de manière significative en fonction des conditions environnementales rencontrées au sein du Léman.

Le monitoring lacustre est une démarche primordiale dans le cadre de l'évaluation de l'évolution de la qualité des eaux superficielles. Cette approche ayant permis de documenter l'impact de la phase d'enrichissement en nutriments qu'ont connu les lacs du plateau (DGE, 2024), culminant au cours de la seconde moitié du 20<sup>e</sup> siècle, au même titre que de nombreux autres lacs à travers le monde (Vonlanthen et al., 2012 ; OFEV, 2022). Bien que l'eutrophisation constitue un processus naturel (Barroin, 2003), elle résulte aujourd'hui principalement des apports anthropiques en phosphore et en azote issus des activités domestiques, industrielles et agricoles (Dorioz et al., 2004).

Parallèlement, le changement climatique constitue l'une des menaces les plus sévères pour les écosystèmes lacustres (Woolway et al., 2020). Par le réchauffement différentiel des eaux de surface et de profondeur, ce phénomène modifie les dynamiques de brassage, limitant le renouvellement des couches profondes et induisant des déficits en oxygène dissous au sein de l'hypolimnion (Peng et al., 2024). Dans ce contexte, l'étude des communautés chironomidiennes représente un cadre pertinent pour analyser l'évolution de ces pressions sur les masses d'eau, comme l'ont démontré de nombreux travaux sur des lacs d'Angleterre (Brooks et al., 2001 ; Langdon et al., 2006), d'Amérique du Nord, d'Europe, d'Asie, d'Océanie et d'Afrique de l'Est (Eggermont & Heiri, 2012).

Depuis 1963, la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman (CIPEL) œuvre en tant qu'organisme intergouvernemental franco-suisse dans l'objectif de coordonner la gestion et la protection des eaux du bassin lémanique. En 2015, la CIPEL mène une première campagne de prélèvement visant à

quantifier les conséquences des pressions par le biais d'études des compartiments sédimentaires et écotoxicologiques (UNIGE ; Centre Ecotox, EAWAG ; LOIZEAU et al., 2017) et biologiques (DGE – Canton de Vaud ; Lods-Crozet & Chevalley, 2016). Concernant la biologie, la campagne de 2015, limitée à six points d'échantillonnage dans le grand lac, n'a pas permis de caractériser l'ensemble du Léman. Or, des différences de fonctionnement entre le petit lac (secteur Nyon–Genève) et le grand lac (secteur Lausanne–Thonon–Montreux) ont depuis été mises en évidence (Peng et al., 2024). Par ailleurs, une analyse plus détaillée des peuplements de chironomes par profondeur, combinée à une meilleure couverture spatiale, permettrait non seulement d'évaluer l'impact des brassages partiels observés depuis 2012 (Jenny et al., 2023), année du dernier brassage complet, mais aussi d'identifier plus précisément les zones potentiellement dégradées.

Face à ces enjeux, plusieurs hypothèses se dessinent. À l'instar des grands lacs profonds, le Léman présente un important hypolimnion qui devrait permettre de maintenir des conditions oligotrophes avec de faibles teneurs en matière organique ainsi que des eaux fraîches et bien oxygénées (Lindegaard, 1995). Cependant, le dernier brassage complet remontant à 2012, les conditions de la zone profonde du Léman se sont vues modifiées (Jenny et al., 2023), avec une réduction de la quantité d'oxygène dissous et une température en constante augmentation. Ainsi, il est attendu que les densités de chironomes chutent en fonction de la profondeur jusqu'à l'absence totale d'individus au niveau de la fosse centrale à 309m. La colonisation exponentielle des fonds du Léman par la moule Quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) depuis 2016 (Lods-Crozet, 2020), devrait également provoquer des modifications, aussi bien en termes de flux d'énergie au sein du réseau trophique du Léman, qu'en termes de concurrence inter-spécifiques concernant l'occupation de l'espace. Il est alors supposé que la présence de la moule Quagga induise une réduction de la diversité et de la densité chironomidiennes, cette diminution affectant prioritairement les taxons les plus sensibles.

Ainsi, la présente étude visera à caractériser l'évolution des chironomidés à travers l'analyse de leurs densités, diversité taxonomique, de leur distribution et de leur lien avec certaines conditions environnementales typiques des grands lacs profonds, en les comparant aux données historiques et en proposant une interprétation écologique de leur répartition. L'utilisation d'indices de qualité écologique permettra d'évaluer la conformité aux exigences de l'Ordonnance sur la protection des eaux (« Oeaux »). Parallèlement, des analyses multivariées compareront les peuplements de chironomidés observés dans le cadre de la présente étude avec ceux décrits dans les études historiques (Juget, 1958 ; Lods-Crozet, 1987 – 2016 ; Larocque, 2015), afin de mieux comprendre l'évolution de la faune du Léman et d'apprécier la tendance vers un retour à un état de référence tel qu'exigé par la Directive Cadre sur l'Eau (« DCE », ci-après). Sur le plan écologique et faunistique, ce travail apportera également des éléments de compréhension sur la répartition de différents taxons chironomidiens dans un environnement soumis à diverses pressions.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1 Contexte général

#### 2.1.1 Caractéristiques du bassin Lémanique

Le bassin Lémanique est un système lacustre transfrontalier d'une superficie de 580 km<sup>2</sup>, sur le tracé du Rhône. Couplé à une profondeur atteignant les 309 m au niveau de sa plaine centrale (figure 1), ce lac présente un volume atteignant 88,9 km<sup>3</sup> (CIPEL, 2025 ; Peng et al., 2024). Le temps de résidence de l'eau du Léman est estimé à 11,3 ans (CIPEL, 2022 ; Peng et al., 2024).

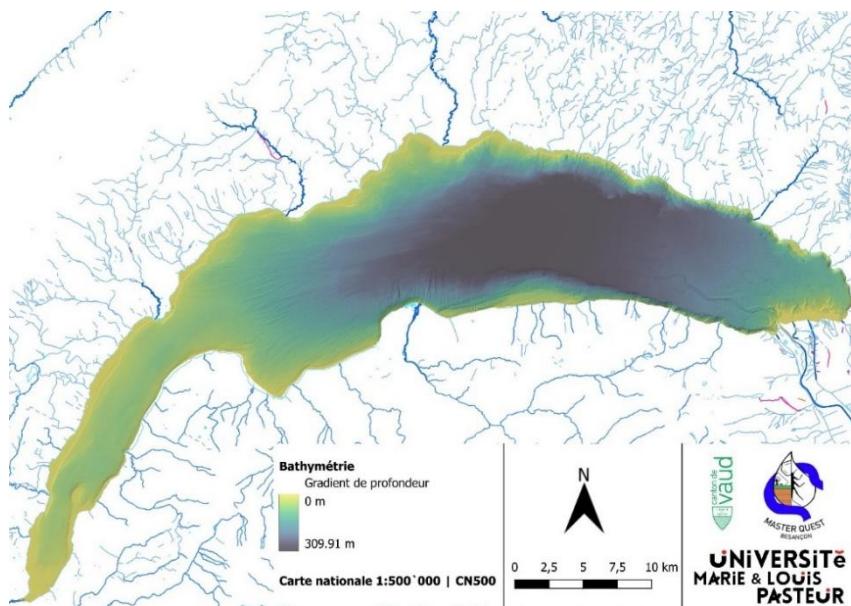


Figure 1 : Bathymétrie du Léman - Source : swissBATHY3D.

Le Léman est couramment qualifié par trois zones, le petit, le grand, et le haut lac (figure 2). Le petit lac s'étend de la baie de Genève à Nyon, caractérisé par une profondeur maximale d'environ 75 m et subdivisé en trois cuvettes peu profondes, séparées par le plateau de Corsier aux alentours de 12m de profondeur (Lang, 1999). Le grand lac posté en zone centrale, la plus étendue des trois zones, englobe la plaine benthique centrale de 309 m de profondeur. À l'Est, le haut lac, caractérisé par l'arrivée des eaux du Rhône, où la bathymétrie révèle des pentes abruptes et un réseau de canyons sous-lacustres sculpté par les courants et le dépôt de sédiments.

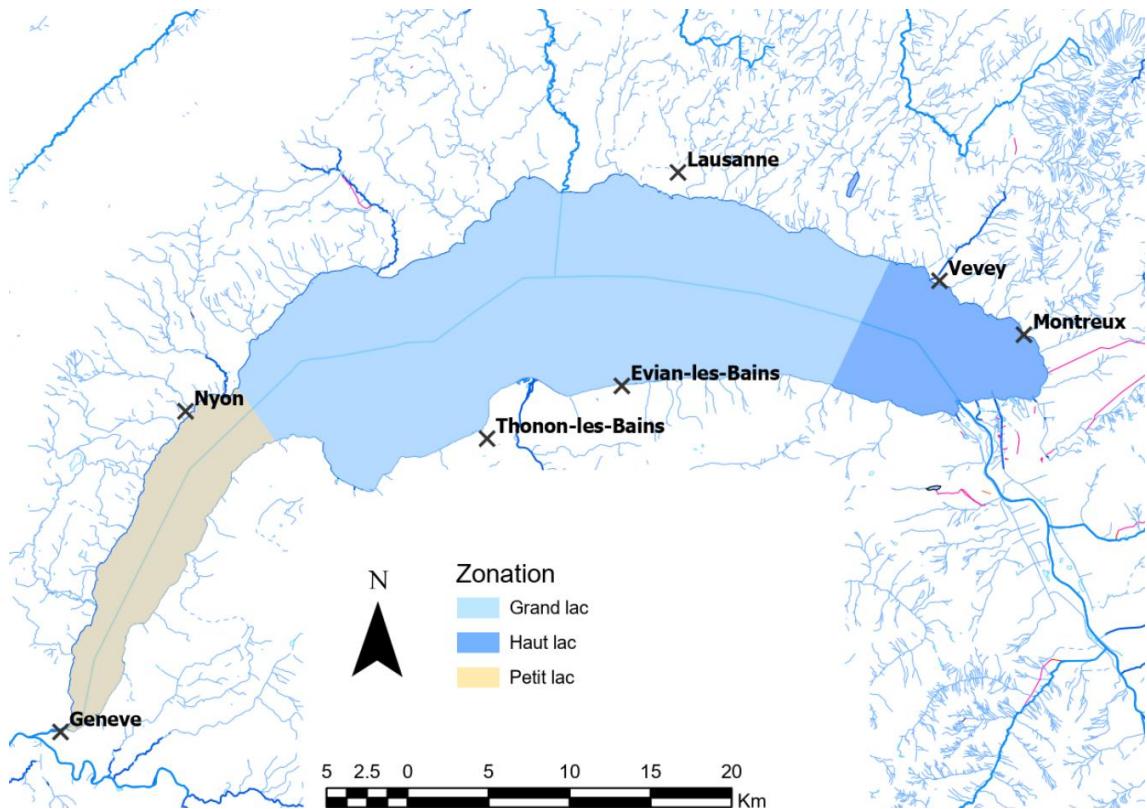


Figure 2 : Représentation cartographique des zonations du Léman.

### 2.1.2 Stations de mesures

Le Léman dispose de deux stations de mesures des paramètres physico-chimiques, GE<sub>3</sub> au centre du petit lac dans la fosse de Chevrens (71 m), et SHL<sub>2</sub> sondant les eaux du grand lac au niveau de la plaine centrale entre Évian et Lausanne (309 m) (figure 3).

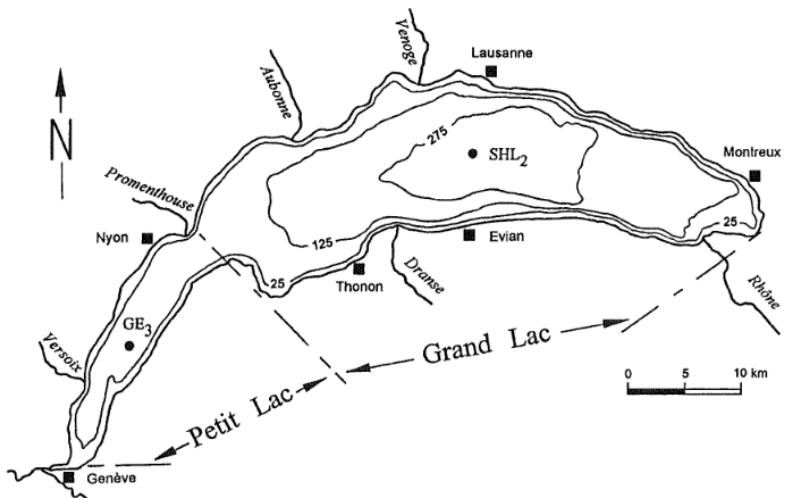


Figure 3 : Position des stations de mesure SHL2 et GE3 - (Rapin et al., 2001).

La station SHL2 est admise comme représentative du Grand Lac d'un point de vue physico-chimique quant à l'évolution à long terme (Blanc et al., 1993). Les données de cette station, accessibles par le biais de la plateforme OLA (Observatoire des Lacs), comprennent notamment des mesures de température, d'oxygène dissous, et de phosphore total, pH ou encore de transparence. Ce point de prélèvement représente également le site de référence pour d'autres paramètres biologiques (zooplancton, chlorophylle, production primaire, etc.).

### 2.1.3 Hydrologie et évolution trophique du Léman

Au total, le Léman reçoit les eaux de 10 affluents principaux, répartis de manière asymétrique sur son pourtour, principalement côté Suisse à l'exception de la Dranse qui rejoint le Léman aux environs de Thonon-les-Bains. Il draine les eaux d'un bassin versant étendu de 7 975 km<sup>2</sup> représenté dans la figure 4.

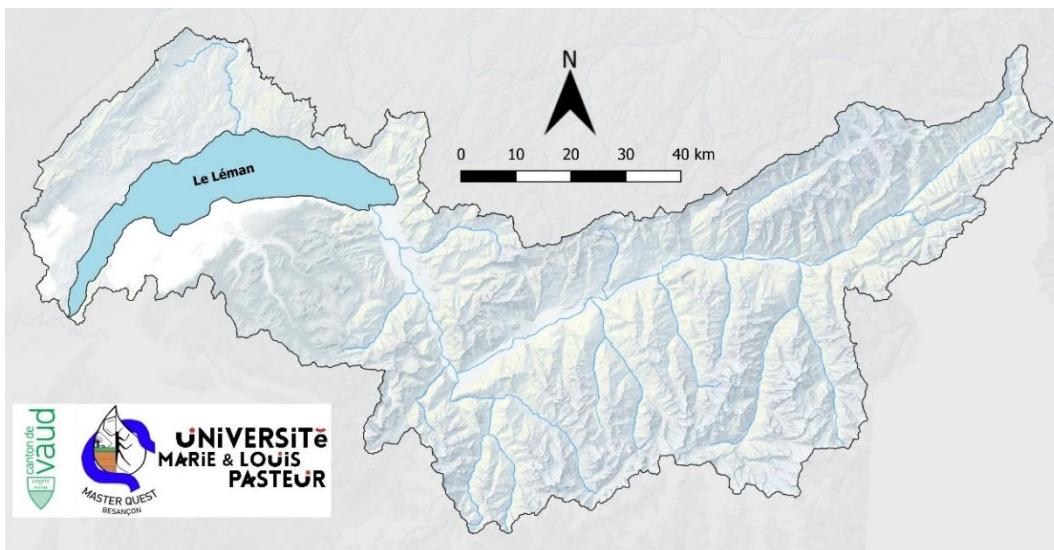


Figure 4 : Emprise du bassin versant topographique de 7 975 km<sup>2</sup> du Léman.

Le bilan hydrique du Léman présente des fluctuations d'une année sur l'autre, liées à la pluviométrie (Klein, 2013). Cette variabilité se reflète dans les débits des principaux affluents : le Rhône amont (figure 5), représentant près de 75% des apports totaux au lac avec un volume d'eau fortement lié à la fonte des neiges printanière (Klein, 2013), avec un débit moyen interannuel de 182 – 184 m<sup>3</sup>/s contre 245 – 249 m<sup>3</sup>/s au niveau de la station aval (figure 5) à Genève (Klein, 2013 ; Sabaratnam & Oriez, 2019 ; OFEV, 2025). Bien qu'un lac d'une telle ampleur présente une évaporation considérable, cette différence amont – aval démontre une contribution non négligeable des affluents secondaires.

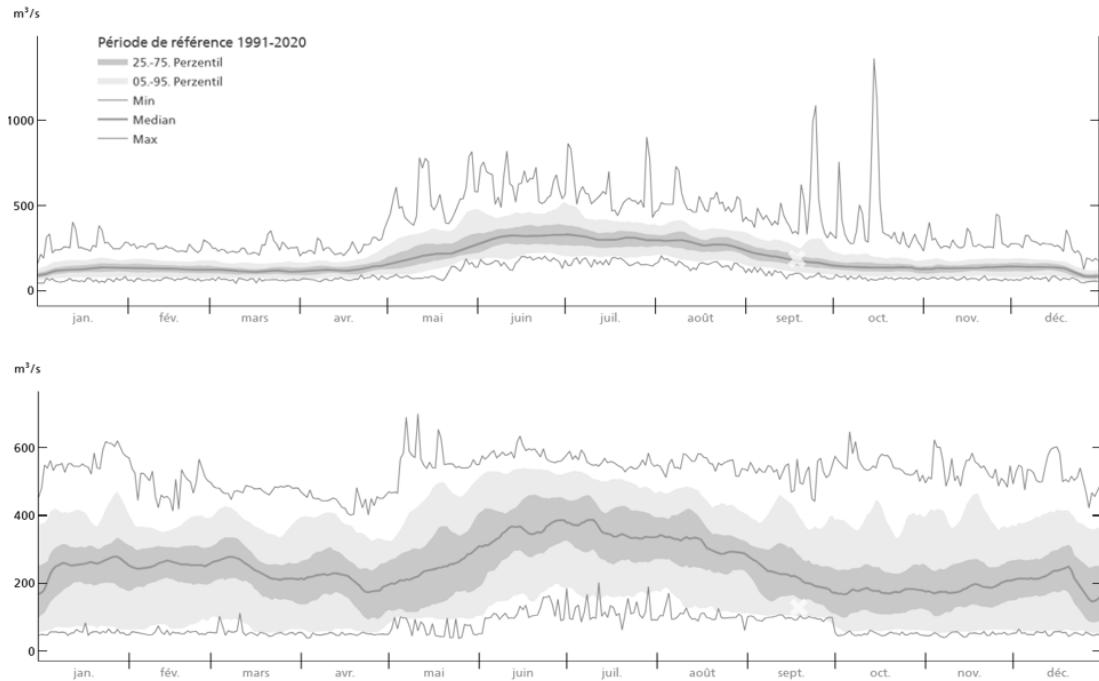


Figure 5 : Évolution des débits du Rhône amont à Porte de Scex (Haut) et du Rhône aval à Genève, Halle de l'Île (Bas) - moyennes minimales, médianes et maximales de la période de référence 1991 - 2020 (OFEV, 2025).

Klein (2013) rapporte également que le Rhône contribue à hauteur de 91% des apports en phosphore total au lac (Annexe I). C'est en 1960 que les teneurs en phosphore total connaissent une expansion rapide dans le Léman (figure 6). Pour cause, les orthophosphates contenus dans les lessives, couplés à des systèmes d'assainissements vieillissants (Quetin, 2005).

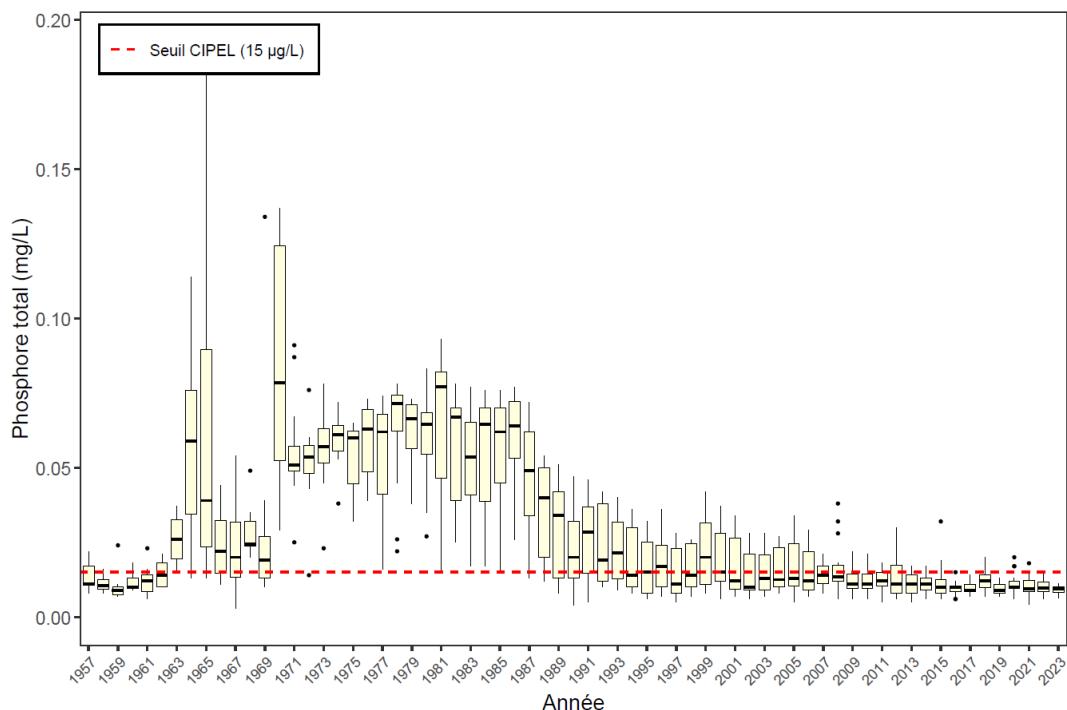


Figure 6 : Variabilité annuelle du phosphore total à 20 m dans le Grand Lac (Données SHL2, OLA).

Lang (1999) cite Juget (1967) comme référence documentant l'état oligotrophique du Léman aux alentours des années 1940 – 1955, précédant alors la phase d'eutrophisation des années 1963 – 1979. La phase de réoligotrophisation débute en 1979 d'après Lang (1999), avec des concentrations en phosphore diminuant régulièrement dans l'eau du Léman en réponse aux mesures d'assainissement prises. C'est cependant en 1986 que l'on observe une diminution significative des teneurs en phosphate dans le Léman, date clef de l'interdiction en Suisse des phosphates dans les détergents textiles, couplés aux effets de la mise en place de déphosphatation dans les stations d'épuration (Quentin, 2005). Il faudra cependant attendre 2007 pour que la France s'aligne sur cette mesure avec la suppression du phosphate dans les lessives (Klein, 2013).

#### 2.1.4 Contexte limnologique

Défini par un régime oligomictique caractérisé par une stratification thermique marquée entre avril et janvier et des dynamiques de brassages irrégulières, le Léman n'a pas vu sa colonne d'eau brasser jusqu'à sa profondeur maximale depuis 2012 (Jenny et al., 2023). Cette rupture du cycle de brassages complets est accentuée par le réchauffement progressif des eaux, provoqué notamment par le changement climatique, amenant à un déficit en oxygène dissous grandissant au sein de strates d'eaux de moins en moins profondes. Ainsi, ce lac historiquement oligotrophe à eaux fraîches et bien oxygénées présente aujourd'hui un hypolimnion de plus en plus marqué par l'hypoxie (Jenny et al., 2023) (figure 7). La variation en oxygène dissous en 2024 pour chaque site d'échantillonnage est présentée en Annexe II.

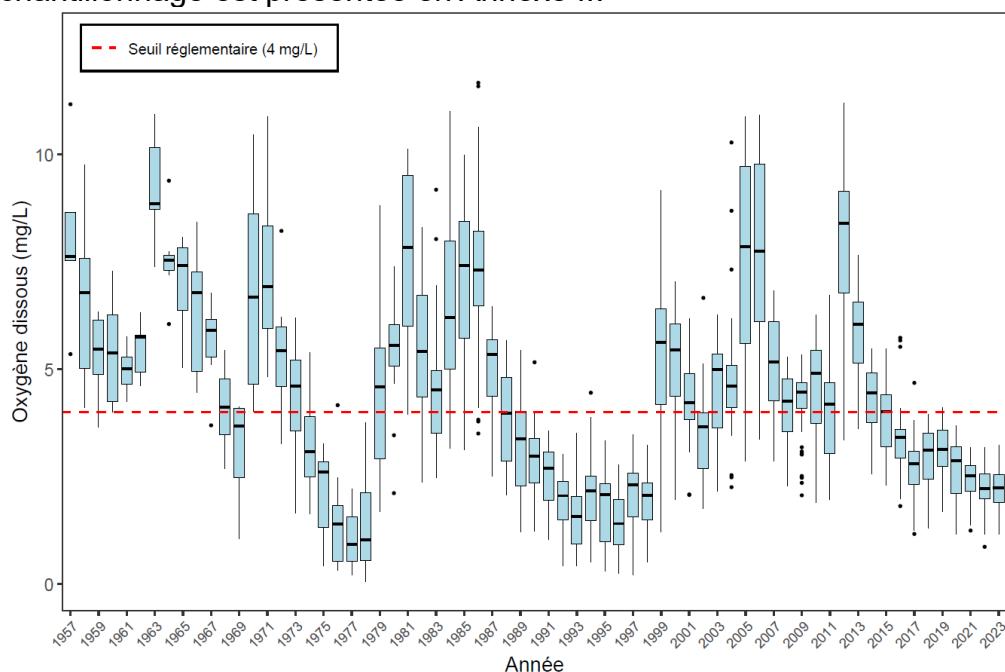


Figure 7 : Variabilité annuelle de l'oxygène dissous (300 - 309 m) dans le Léman (données SHL2, OLA), ligne rouge : Seuil réglementaire de 4mg/L d' $O_2$  décrit dans l'Annexe II de l'Ordonnance de protection des eaux suisse.

Les stations de mesures GE3 et SHL2 (données CIPEL, 2020) ont permis de documenter ce phénomène, attestant d'un réchauffement des eaux superficielles plus rapide que les eaux profondes des deux bassins du Léman (figure 8).

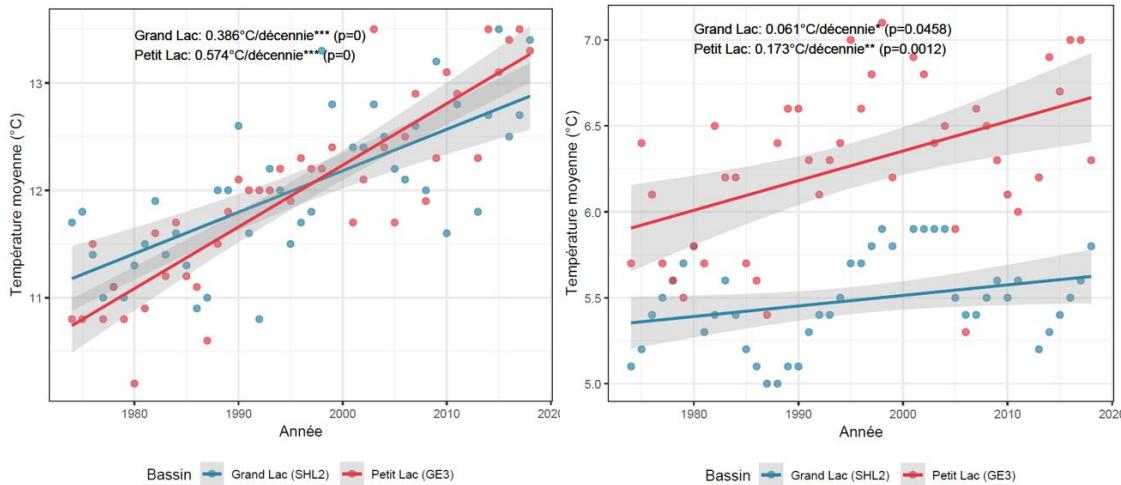


Figure 8 : Comparaison Grand Lac/Petit Lac (1974-2018) - Évolution des températures moyennes annuelles de surface (0 - 10m ; Gauche) - Évolution des températures moyennes annuelles de fond (Droite).

Les différences de dynamiques thermiques entre les deux bassins sont liées aux caractéristiques morphométriques qui leur sont propres. Là où les eaux superficielles sont sujettes à un réchauffement rapide, les températures des eaux profondes du grand lac évoluent plus lentement que celles du petit lac.

Ainsi, les gradients thermiques surface-fond restent plus marqués pour le bassin du grand lac, et tendent à augmenter au cours des années induisant des phases de brassages qui se raréfient et dépendent de phénomènes climatiques particuliers (figure 9) (Dresti et al., 2023).

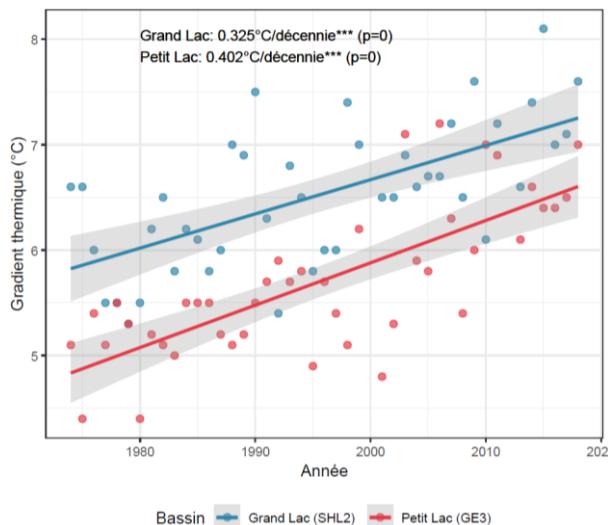


Figure 9 : Comparaison Grand Lac/Petit Lac (1974-2018) - Évolution des gradients thermiques fond-surface

Peng et al. (2024) précisent que les phénomènes de convection verticaux des eaux du Léman se limitent désormais à environ 200 m de profondeur, laissant les

phases de renouvellement des eaux des strates inférieures exclusivement dépendantes des processus d'advections latérales (figure 10).

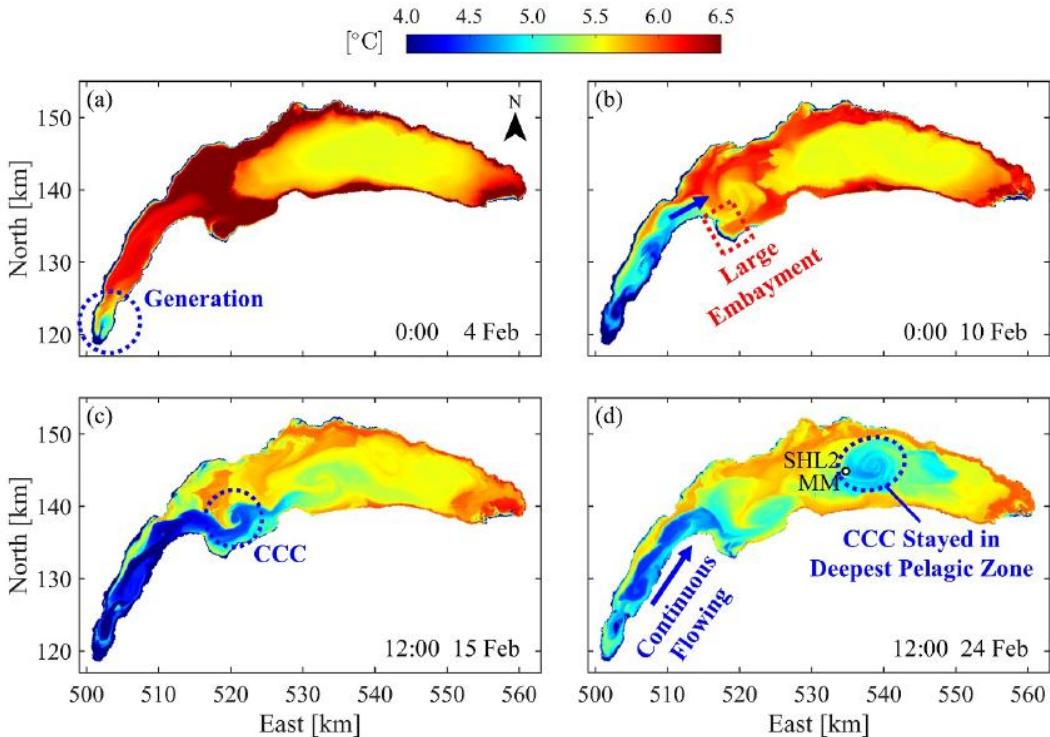


Figure 10 : Séquence des températures de fond durant le début de l'année 2012 telle que simulée par le modèle Lac Entier (EL), montrant l'évolution des Courants Denses Froids Latéraux (CDFL) qui se sont formés dans le Petit Lac peu profond et en ont été évacués : (a) D'abord, les CDFL ont été générés dans le coin le plus superficiel (sud-ouest) du Petit Lac. (b) Les CDFL ont pris de l'ampleur et se sont déplacés le long de la rive sud du Petit Lac, puis se sont déversés dans la zone profonde du Grand Lac. (c) Dans la grande baie (voir (b)), une Circulation Cyclonique Froide (CCC) s'est formée et déplacée le long du fond du lac. (d) Finalement, la CCC a atteint et est restée dans la zone pélagique la plus profonde autour des stations Mouillage du Milieu du Lac (MM) et SHL2, et a considérablement refroidi les couches profondes de l'hypolimnion. Notez qu'au même moment, les CDFL continuent de s'écouler du Petit Lac vers le Grand Lac. – Peng et al. 2024.

Ce constat va dans le sens d'une raréfaction du renouvellement des eaux profondes, devenues tributaires de conditions météorologiques exceptionnellement froides, permettant un refroidissement suffisant pour contrer les gradients de température fond-surface grandissants du Léman.

Les concentrations en oxygène dissous (Quantile 10) de l'année 2024 par site d'échantillonnage en fonction de la profondeur sont présentées en Annexe III.

### 2.1.5 Écologie et biologie des chironomidés en milieu lacustre

Géographiquement, les chironomidés font partie des insectes holométaboles les plus largement répartis (Armitage et al., 1995). Estimée au bas mot à près de 15 000 espèces à l'échelle du monde, la famille des Chironomidae représenterait pour environ 50% de la communauté macrobenthique en termes d'abondance, particulièrement au sein des écosystèmes lacustres (Serra et al. 2016). Ils jouent un rôle majeur au sein du processus de recyclage de la matière organique, par

la consommation des particules en suspension, et assurent le transfert d'énergie aux organismes des niveaux trophiques supérieurs.

Recensées dans des conditions physico-chimiques variées, parfois extrêmes, comme à de très faibles concentrations d'oxygène dissous, les larves de chironomes peuvent se retrouver à être les seuls insectes présents au sein du compartiment benthique lacustre. Certains taxons ont même pu être observés au sein des zones glaciaires des plus hautes montagnes, comme à des altitudes de près de 5 600 m au sein de la chaîne de l'Himalaya (Kohshima, 1984 ; Sæther & Willassen, 1987). Pour illustrer leur large capacité d'adaptation, le lac Baïkal abriterait également des larves de *Sergentia* au-delà de 1000 m de profondeur (Linevitch, 1963).

### Cycle vital

En tant que taxons holométaboles, leur cycle vital est divisé en quatre stades distincts, l'œuf, la larve, la pupe et l'imago (figure 11).

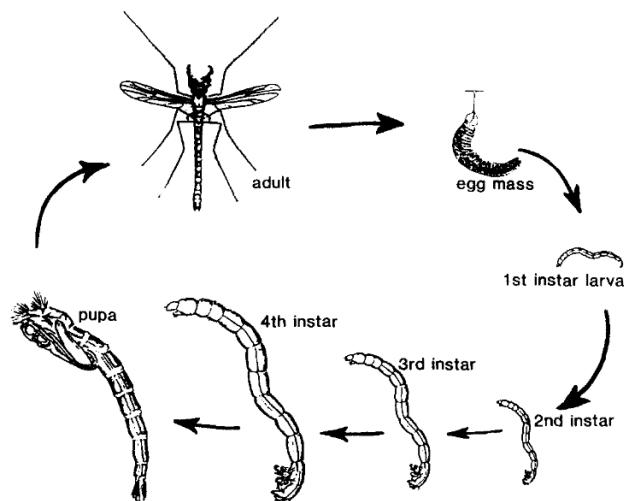


Figure 11 : Cycle vital holométabole du chironome – adapté de Walker (1987)

Majoritairement uni ou bivoltin au sein des régions tempérées, il n'est pas rare d'observer certaines espèces de chironomes réaliser 3 à 5 cycles vitaux au sein d'une même année (Lesage & Harrison, 1981 ; Drake, 1982 ; Armitage et al., 1995). Certains taxons présenteraient également des stratégies de développement variables, avec des cycles pluriannuels pouvant s'étendre considérablement. Butler (1982) a ainsi documenté un cycle de sept années chez deux espèces de *Chironomus*, démontrant la remarquable capacité d'adaptation de ces organismes vis-à-vis des contraintes environnementales propres à leur écosystème.

La famille des Chironomidae, par leur large répartition au sein des écosystèmes aquatiques, leur diversité ainsi que leur abondance (Seminara et al. 1990), représentent un taxon de choix en termes de bio-indication des milieux aquatiques, et particulièrement concernant les écosystèmes lacustres (Warwick, 1975 ; Gallepp, 1979 ; Saether, 1979).

Hayford et al. (2015) décrivent ces taxons comme sensibles aux enrichissements en nutriments, ces derniers étant directement reliés aux changements de niveaux trophiques. Cette sensibilité s'observant autant au sein d'un même milieu qu'entre habitats distincts, leur caractère ubiquiste couplé à leurs niveaux différents de sensibilité aux conditions mésologiques permet également de statuer sur l'état trophique des lacs (Saether, 1979 ; Nicacio & Juen, 2015).

Selon Brundin (1949, 1951), les assemblages profonds de chironomes se structurent graduellement selon trois paramètres abiotiques.

En première position, la concentration en oxygène minimale annuelle est considérée comme étant le facteur principal influençant les assemblages profonds de chironomes. Viennent ensuite le potentiel trophique, puis la température. Il convient de noter que ces trois paramètres sont dans l'ensemble influencés par la profondeur ainsi que par les dynamiques de stratification thermique et de brassage d'un lac. Certains tributaires peuvent aussi présenter une certaine influence locale sur ces paramètres.

Cependant, plusieurs scientifiques ont eu tendance à intervertir le potentiel trophique avec la concentration en oxygène minimale en termes d'importance vis-à-vis de la réponse des assemblages chironomidiens (Warwick, 1975 ; Saether, 1979 ; Wiederholm, 1980a). Cette divergence de point de vue provient du type d'écosystème lacustre étudié, un lac peu profond verra sa disponibilité en oxygène dissous varier particulièrement en relation avec son niveau trophique.

#### 2.1.6 Historique des études sur le Léman

Depuis le XX<sup>e</sup> siècle, le Léman a fait l'objet de nombreux travaux visant à décrire sa faune benthique et ses communautés d'invertébrés. À commencer par la trilogie de Forel (1892, 1895 et 1904), pionnier majeur de la limnologie. Cette première approche a posé les prémisses scientifiques de l'étude du lac et constitue la première description systématique de l'écosystème. Par la suite complétés par des travaux comme la thèse de Zebrowska (1914) sur les chironomes du lac, et les recherches de Juget (1958, 1967) renseignant sur la richesse taxonomique en chironomes caractéristique du Léman dans les années 1940 – 1955, avant la période d'eutrophisation.

La période d'eutrophisation progressive du Léman lors des années 1960 a vu émerger une nouvelle génération d'études ayant pour objectif de caractériser l'évolution des communautés benthiques. Les travaux de Lang (1975 – 2000) se sont attelés à la description de l'évolution de l'état trophique du Léman au travers des communautés de vers oligochètes, révélant des réponses biologiques aux variations des concentrations de phosphore. En parallèle, Lods-Crozet (1987 – 2016) a significativement contribué à la documentation de cette période concernant les communautés chironomidiennes sur plusieurs décennies à différentes échelles du lac, renseignant également sur la phase de réoligotrophisation amorcée aux alentours des années 1980.

Une étude de 2015, non publiée, mais capitale pour la présente étude, a été entreprise par la paléolimnologue Larocque, décrivant les assemblages chironomidiens à 150, 200 et 309 m de profondeur sur une période de 1764 à 2005.

Plus de 30 ans après les premières améliorations de l'état trophique du lac, le Léman est toujours majoritairement caractérisé par des conditions mésotropes à oligo-mésotropes par le biais d'études du peuplement phytoplanctonique (CIPEL, 2022 ; Noyer, 2024). Le rapport 2024 sur les études et recherches entreprises dans le bassin Lémanique en 2023 décrit des populations phytoplanctoniques caractéristiques d'un bon état écologique (valeur : 3.84 ; figure 12) selon l'indice trophique phytoplancton de Brettum (1989).

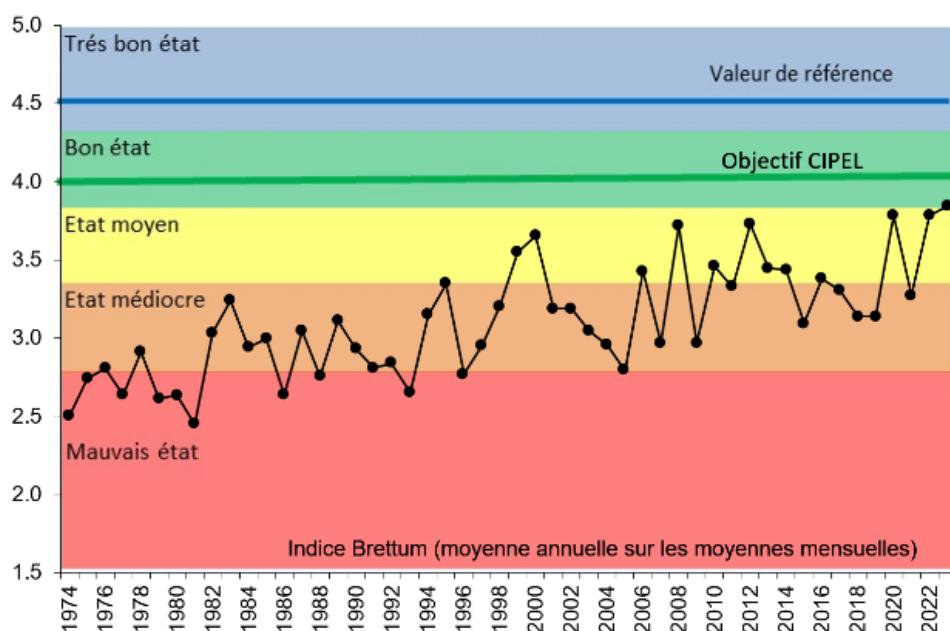


Figure 12 : Cipel 2024 - Évolution de l'indice trophique phytoplancton Brettum (1989) dans le Grand Lac (SHL2). Les valeurs des limites de classes de qualité écologique correspondent aux lacs du type L-AL-3 (Large alpine lakes) selon l'intercalibration Lake type (Wolfram et al. 2010). La CIPEL a fixé à 4 l'objectif à atteindre pour le Léman. La valeur de référence correspond à un écosystème non impacté par les activités humaines.

Tableau 1 : Classes de qualité définies dans l'indice de Brettum (Cipel, 2024)

D'après le même auteur, la qualité des eaux du Léman est actuellement qualifiée d'oligo-mésotrophe (Tableau 1) en termes de concentration en phosphore total d'après le rapport CIPEL 2024.

Classes	[Ptot]	État trophique
6	$\leq 5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Ultra-oligotrophe
5	$5-8 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Oligotrophe
4	$8-15 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Oligo-mesotrophe
3	$15-30 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Meso-eutrophe
2	$30-60 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Eutrophe
1	$> 60 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$	Hyper-eutrophe

Aujourd'hui, la CIPEL réactualise les connaissances en termes de distribution de chironomes dans le Léman au travers du présent rapport. Ce dernier s'intégrant dans un programme large de suivi de composants biotiques (oligochètes) et abiotiques (granulométrie, contaminants, etc.) regroupant plusieurs structures

scientifiques et universitaires françaises et suisses (INRAE, UNIL, UNIGE, EPFL, Direction générale de l'environnement du canton de Vaud).

## 2.2 Stratégie d'échantillonnage et Méthodes

### 2.2.1 Zone d'étude

Au total, 30 sites ont été échantillonnés sur toute la surface du lac (figure 13) à l'aide d'une benne type Ekman de 15x15 cm, balayant des profondeurs allant de 21 m à 309 m représentant la profondeur maximale du Léman. Le choix de l'utilisation de ce type de benne s'explique par la capacité de ce matériel à fournir des estimations quantitatives fiables de la faune benthique (chironomidés, oligochètes, bivalves). Lors d'essais menés dans le lac Winnipieg (Flannagan, 1970), cette benne a permis de capturer des densités d'organismes comparables à celles obtenues par le biais de carottes de sédiments réalisées en plongée, constituant une référence quantitative.

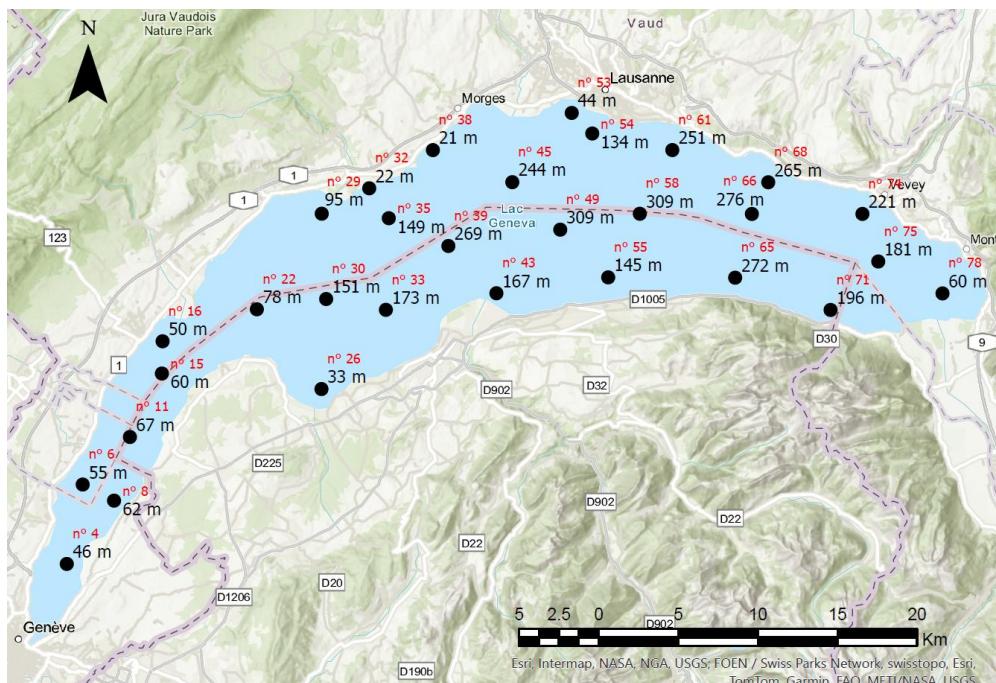


Figure 13 : Répartition spatiale des sites d'échantillonnage

Les 30 sites retenus dans le cadre de cette étude ont été positionnés selon un consensus des différents protocoles réalisés lors de cette campagne 2025, basés sur les sites préalablement échantillonnés lors de la campagne d'évaluation globale de la contamination des sédiments superficiels du Léman de 2015 (Annexe IV) (Loizeau et al. 2017), permettant une comparaison des résultats au fil des décennies.

Ainsi, l'analyse des six sites échantillonnés (n°30, 32, 35, 38, 49 et 58) dans le cadre de l'étude du compartiment biologique réalisée en 2015 (Lods-Crozet & Chevalley, 2016) est reconduite, permettant une comparaison précise des structures de chironomidés à l'échelle décennale sur ces sites. Néanmoins, la présente étude adopte une approche plus globale en intégrant l'analyse de

l'ensemble des 30 sites, posant ainsi les bases d'un cadre méthodologique solide pour les futures études.

## 2.2.2 Méthodes d'échantillonnage de terrain

La période de prélèvement s'est étalée sur l'entièreté du mois d'avril 2025 (du 08/04/25 au 29/04/25) à l'aide d'un bateau motorisé d'une quinzaine de tonnes équipé d'un treuil hydraulique (figure 14).

Pour chaque site, trois échantillons de sédiments ont été prélevés, élevant le nombre de prélèvements total à 90. Après extraction manuelle du contenu de chaque benne, le surnageant est tamisé à l'aide d'un tamis de 200 µm afin de garantir une fixation optimale au formol à 4 % (pH neutre) en vue de préserver l'intégrité des échantillons pour d'éventuelles analyses ADN. Les prélèvements ont ensuite été stockés en chambre froide (4°C) chaque fin de journée. Des contraintes techniques ont cependant mené à la perte de 3 échantillons appartenant respectivement aux sites ; 43, 53, et 55, qui se contenteront donc d'uniquement 2 réplicats chacun.



Figure 14 : Système d'échantillonnage double. Benne Ekman de 15x15 cm pour le compartiment biologique et de 25x25 cm pour l'analyse sédimentaire et écotoxicologique

Les prélèvements biologiques sont réalisés en coordination avec les relevés habituellement effectués dans le cadre des campagnes CIPEL comprenant l'application de bioessais écotoxicologiques (Centre Ecotox, Eawag – EPFL), des analyses sédimentaires (Université de Genève) et microbiennes (INRAE). Les oligochètes et les nématodes ont également été échantillonnés, mais aucun résultat n'était encore disponible pour ces organismes lors de la rédaction du présent rapport.

## 2.2.3 Analyses en laboratoire

La présence de formaldéhydes au sein des sédiments prélevés a impliqué l'utilisation d'une hotte aspirante pour la phase de tamisage. Une colonne de tamis constituée d'un tamis de 0.5 cm, pour récolter les débris grossiers, surplombant un tamis de 315 µm (figure 15), respectant le protocole de manipulation recommandé selon la norme IOBL (AFNOR 2016). Un tamis de 500 µm est éventuellement employé pour les quelques échantillons sableux ou chargés en débris organiques afin d'éviter de dégrader le matériel biologique et faciliter la manipulation. Le refus de tamis ainsi récolté est ensuite fixé à l'éthanol absolu  $\simeq 99.8\%$ , annoté puis stocké en chambre de congélation à -20°C afin de

stopper la dégradation du matériel biologique dans le cadre de potentielles analyses ADN.



Figure 15 : Poste de tamisage sous hotte aspirante

La phase de tri est réalisée sous loupe binoculaire, de manière à maintenir un effort d'échantillonnage constant et rigoureux pour chaque prélèvement tout au long de cette étape du protocole.

La totalité des chironomes récoltés sont montés entre lame et lamelle, à l'exception du site n°26, très dense (466 individus capturés), qui a fait l'objet d'un sous-échantillonnage aléatoire de 50 individus, suivant le protocole normalisé NF T90-393 de l'IOBL (AFNOR, 2016), par benne soit 150 individus au total. Avant le montage sur lame, le matériel biologique se doit de subir un pré-traitement permettant l'éclaircissement des capsules céphaliques (figure 16) :

Ainsi, le matériel biologique est plongé dans une solution de potasse (KOH - 10%) chauffée à 80°C pendant une dizaine de minutes permettant de dissoudre les éléments musculaires. S'en suit un rapide bain d'acide lactique ( $C_3H_6O_3$  - 10%) permettant de stopper la réaction et d'éventuellement dissoudre les cristaux calcaires.



Figure 16 : Poste de montage de capsules céphaliques

Le montage des individus se fait sous loupe binoculaire, à l'aide d'une goutte de liquide de montage (Aquatex®). Une fois l'individu incorporé dans la goutte, sa capsule céphalique est séparée de son corps, puis placée en vue ventrale avant de placer la lamelle qui entraînera l'extension de ses pièces buccales, facilitant son identification (figure 17). De manière générale, selon sa taille, le corps est juxtaposé en vue latérale sous une autre lamelle.



Figure 17 : Capsule céphalique de *Prodiamesa olivacea*

L'identification des individus est réalisée à l'espèce ou au groupement d'espèces. Certains taxons difficilement déterminables au groupement d'espèces au stade larvaire conserveront une identification au genre. Cette phase technique s'appuie principalement sur la liste non exhaustive d'ouvrages spécialisés de détermination suivante :

- Dedieu, N., & Verneaux, V. (2019). Guide d'identification des larves de Chironomidae (Diptères, Insecta) des hydrosystèmes lacustres de France. Systématique des sous-familles d'Orthocladiinae, de Chironominae (Chironomini, Tanytarsini, Pseudochironomini), de Tanypodinae, de Prodiamesinae et de Diamesinae. Version 2.
- Bendt, T., & Schiffels, S. (2021 - 2023). Taxonomie für die Praxis Bestimmungshilfen - Makrozoobenthos (4) Chironomidenlarven : Band 1-3. LANUV.
- Vallenduuk, H. J. (2017). Chironomini Larvae of Western European Lowlands (Diptera : Chironomidae): Keys with Notes to the Species : with a Redescription of Glyptotendipes (Caulochironomus) Nagorskayae and a First Description of Glyptotendipes (Caulochironomus) Kaluginae New Species. Erik Mauch Verlag.
- Brooks, S. J., Langdon, P. G., & Heiri, O. (2007). The identification and Use of Palearctic Chironomidae Larvae in Paleoecology. Quaternary Research Association.

Pour certains taxons, les 4<sup>èmes</sup> et 5<sup>èmes</sup> segments abdominaux sont prélevés pour analyse ADN afin d'obtenir une double confirmation. Les analyses ADN ont été effectuées au Naturéum – Musée cantonal de zoologie de Lausanne, mais leurs résultats n'étaient pas disponibles avant la finalisation du présent rapport.

#### 2.2.4 Évaluation de la qualité écologique par bioindication

Dans une optique d'évaluation et de caractérisation de la qualité écologique des différents sites échantillonnés, quatre indices se basant sur la structure du peuplement macrobenthique, ont été réalisés conjointement.

Afin d'affiner l'analyse, les sites du Léman sont regroupés selon les caractéristiques des assemblages chironomidiens, à l'aide de la méthode de clustering de la fonction K-means. En plus de représenter spatialement les sites comparables entre eux, certains indices de bioindication seront calculés pour chacun des clusters identifiés plutôt qu'en confondant l'ensemble des sites étudiés à l'échelle du lac, permettant d'affiner l'analyse, tout en conservant les informations intra-sites.

##### *Benthic Quality Index (BQI)*

L'indice BQI de Wiederholm (1980) propose une approche permettant l'évaluation des sédiments profonds à partir des communautés de chironomidés. En rattachant certains taxons considérés comme dénominateurs d'un niveau

trophique lacustre précis à une note (cf. Wiederholm, 1980). L'auteur permet d'obtenir une valeur chiffrée reflétant la qualité du milieu à partir de la composition faunistique observée. Le descriptif du calcul de l'indice est le suivant :

$$BQI = \sum_{i=0}^5 \frac{ni \cdot ki}{N}$$

- $ki$  : Valeur indicatrice du taxon  $i$  (de 0 à 5)
- $ni$  : Nombre d'individus du taxon  $i$
- $N$  : Nombre total d'individus des taxons indicateurs

#### *Indice de qualité benthique lacustre (IQB<sub>CH</sub>)*

L'IQB<sub>CH</sub> de Marle et al. (2025) s'inspire de la méthode de Wiederholm (1980) et correspond à une moyenne pondérée des valeurs indicatrices de différents taxons indicateurs (chironomidés) selon leur abondance relative. Cet indice cherche à caractériser plus précisément les lacs Suisses par l'intégration de six taxons indicateurs présents dans la région (cf. Marle et al., 2025). Le descriptif du calcul de l'indice est le suivant :

$$IQBCH = \sum (ki \cdot pi)$$

- $ki$  : Valeur indicatrice du taxon  $i$  (de 1.1 à 4)
- $pi$  : Abondance relative du taxon  $i$  par rapport à la somme des six taxons indicateurs

#### *Chironomid indicator communities*

Saether (1979) décrit une méthode basée sur un système de classification subdivisant différentes communautés chironomidiennes en 15 types distincts associés à un gradient trophique de (1)  $\alpha$ -oligotrophe à (15)  $\omega$ -eutrophe. Cette approche se base sur les abondances relatives des taxons retenus à l'échelle du groupement de sites. Les différentes typologies lacustres définies par l'auteur s'articulent comme suit :

- Types  $\alpha - \zeta$ , (1 à 6) : lacs oligotrophes (Dominance de *Heterotrissocladius*, *Protanypus*, *Micropsectra*)
- Types  $\eta - \iota$ , (7 à 9) : lacs mésotrophes (Transition avec *Stictochironomus*, *Sergentia*)
- Types  $\kappa - \omega$ , (10 à 15) : lacs eutrophes (Dominance de *Chironomus plumosus*, *Tanypodinae*)

### *Lake Biotic Index (IBI) ou Indice Biologique Lacustre (IBL)*

L'IBL de Verneaux et al. (2004) intègre deux composantes complémentaires pour évaluer la capacité biogénique d'un lac : l'indice biotique littoral (BI) et l'indice de déficit taxonomique (Df). À noter que la présente étude observera une version légèrement alternative calquée sur une stratégie d'échantillonnage différente de celle préconisée par l'auteure. Le descriptif du calcul de l'indice est le suivant :

$$IBL = 2.5 \cdot \sqrt{Bl \cdot Df}$$

- Indice Biotique Littoral  $Bl = (\sqrt{vl})(\log_e dl)$ 
  - $vl$  : Richesse taxonomique littorale
  - $dl$  : Densité littorale (ind/m<sup>2</sup>)
- Indice de Déficit Taxonomique  $Df = \sqrt{\frac{k.vf}{vl}} \cdot ql$ 
  - $k$  : Coefficient de correction =  $(0.033 \cdot vl) + 1$
  - $ql$  : Indice de qualité de la faune littorale
  - $vf$  : Richesse taxonomique profonde

La campagne de prélèvement de 2025 ayant l'objectif de décrire l'ensemble de la zone profonde du bassin lémanique, le nombre de prélèvements positionnés à  $0.66 \cdot Zmax$  est limité. Le choix s'est donc porté sur un élargissement de la zone profonde, compris entre [0.5 et 0.66]  $Zmax$  comprenant 17 échantillons. Aucun prélèvement littoral n'ayant été réalisé lors de la présente étude, les données de prélèvements récoltés dans le cadre du monitoring lacustre de la Direction Générale de l'Environnement 2024 seront utilisées. Le protocole littoral observe 2 sites de prélèvements entre 1 et 3m comprenant 3 échantillons poolés suivant le guide méthodologique de la DGE (2025).

Dans une optique de comparaison, les résultats d'un IBL réalisé sur le Léman en 2011 dans le cadre du SOERE seront analysés (Verneaux & Millet, 2011). Ce protocole a compris 15 échantillons en zone littorale contre 12 à  $0.66 Zmax$ , pour un total de 27 échantillons.

## 2.3 Exploration et représentation des résultats

### 2.3.1 Analyses statistiques et SIG

Les logiciels ArcGis et Qgis sont utilisés dans le cadre de la production de cartographies et d'intégrations des données environnementales dans l'espace.

Les analyses statistiques ont été réalisées sous R et RStudio (version 4.4.1 ; R Core Team 2024.4.1.748). Le clustering hiérarchique des sites a été effectué à l'aide de la méthode K-means (Hartigan & Wong, 1979) du package natif à R "stats", qui est une méthode de partitionnement non-supervisée qui examine la répartition spatiale des données pour délimiter des clusters homogènes (Borcard et al., 2018). Une transformation d'Hellinger a été préférée pour cette étude,

adaptée à l'analyse de tableaux de faune, permettant de réduire l'influence des doubles absences, et donnant une importance moindre aux espèces rares au sein du jeu de données (Rao, 1995 ; Legendre & Gallagher, 2001).

En parallèle, la méthode Indval (Dufrene & Legendre, 1997) du package R "*labdsv*" (Roberts, 2025) a permis de déterminer les taxons indicateurs spécifiques à chaque cluster selon leur valeur indicatrice.

L'Analyse Factorielle des Correspondances (« AFC », ci-après) (Benzécri, 1973) du package R "vegan" (Dixon, 2003), est une méthode d'ordination développée spécifiquement pour les tableaux de contingence (Borcard et al., 2018). Elle fonctionne en standardisant les profils marginaux et en appliquant une pondération selon la métrique du  $\chi^2$ . Cette approche permet d'apprécier simultanément les similarités entre sites et entre espèces sur un même plan factoriel.

L'AFC révèle les associations entre taxons en analysant les écarts à l'indépendance statistique. Cette méthode donne une importance plus marquée aux espèces rares (Legendre & Gallagher, 2001). Cependant, une expression trop marquée des faibles occurrences taxonomiques risquerait de masquer les patterns écologiques créés par les taxons structurants des assemblages chironomidiens (Braak & Smilauer, 1998). Ainsi, au même titre que pour le clustering K-means, une transformation d'Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001) préalable est réalisée. À noter que les calculs matriciels de l'AFC nécessitent que toutes les lignes du tableau aient une masse positive. Ainsi, les sites exempts d'observations seront naturellement écartés de l'analyse.

Les graphiques sont élaborés à l'aide du package R "ggplot2" (Wickham, 2016).

### 2.3.2 Compléments méthodologiques

L'analyse des échantillons de la campagne 2025 a révélé une certaine variabilité au sein de l'écosystème du Léman. Une métta-analyse a donc été réalisée en comparant les données brutes du Léman (campagne 2025 et campagne 2015) avec celles de quatre lacs témoins : deux aux conditions peu altérées (Lac de Neuchâtel et de Constance) (DGE, 2024 ; IGKB, 2005) et deux aux conditions dégradées en termes de teneurs en oxygène dissous (Lac de Lugano et de Joux) (Rapport Cipais, 2012 ; Lepori et al., 2025). En plus de ces témoins plus modernes, sont intégrés les résultats de l'étude paléolimnologique de Larocque (2015), en prenant soin d'intégrer exclusivement les taxons caractéristiques des zones profondes. Cette approche comparative permet de positionner l'hétérogénéité intra-lacustre du Léman au sein d'un gradient de conditions écologiques régionales historiques.

Afin de permettre la comparaison inter-lac et de limiter les erreurs entre observateurs, l'effort de détermination a été ramené au genre plutôt qu'à l'espèce ou au groupe d'espèce. Seules les ellipses (intervalle de confiance de 0.80) des témoins sont gardées graphiquement.

Par ailleurs, les résultats de l'étude de Larocque (2015) constitueront la base de données du peuplement chironomidien profond quantifié, dit de « référence » (période 1764 – 1914) pour la suite de ce rapport. Les densités de références seront ensuite corrigées selon l'équation adaptée aux carottiers de 63 Ø (Frossard et al., 2017).

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1 Inventaire faunistique et distribution spatiale

En observant les données des études historiques réalisées, au total, 76 taxons ont été identifiés (> 20m) dans le Léman dont 26 déterminés à l'espèce, 17 au groupe d'espèces et 33 au genre (Tableau 2). Ils se répartissent parmi 4 sous-familles et 2 tribus selon les proportions suivantes :

- Tanypodinae : 8 taxons,
- Diamesinae : 2 taxons,
- Orthocladiinae : 19 taxons,
- Chironominae :
  - o Chironomini : 32 taxons,
  - o Tanytarsini : 15 taxons.

Au cours de la campagne 2025, un total de 1'484 individus appartenant à 17 taxons a été recensé dans la zone profonde du Léman, entre 21 et 276 mètres de profondeur. Aucun chironome n'a toutefois été collecté au-delà de 276 mètres. Parmi eux, 11 chironomes ont été identifiés à l'espèce, 4 au groupe d'espèces et 2 au genre. La répartition des taxons au sein des différentes sous-familles s'effectue comme suit :

- Tanypodinae : 2 taxons,
- Diamesinae : 1 taxon,
- Orthocladiinae : 1 taxon,
- Chironominae :
  - o Chironomini : 9 taxons,
  - o Tanytarsini : 4 taxons.

Les données détaillées concernant la campagne de prélèvement 2025 sont regroupées dans l'annexe V.

L'étude paléolimnologique a recensé un total de 37 taxons à 150, 200 et 309 m de profondeur entre les années 1764 et 2010 (Tableau 2). Les études traitant des communautés chironomidiennes présentes affichent des richesses taxonomiques variables selon les stratégies d'échantillonnage adoptées. Ces richesses restent strictement inférieures à celles observées par l'approche paléolimnologique (37 taxons). Variant de 11 pour la campagne SedLem15 à 27 pour Lods-Crozet (1987). La présente étude recense 17 taxons, soit moins de la moitié de la richesse taxonomique issue de l'étude paléolimnologique.

Tableau 2 : Richesses taxonomiques historiques et actuelles

TAXONS	SedLem25	SedLem15	Lods-Crozet 2009 - Petit lac	Lods-Crozet 1987	Juget 1958 - 1967	Paleo 2015
<b>TANYPODINAE</b>						
<i>Ablabesmyia phatto</i>			•			
<i>Conchapelopia melanops</i>					•	
<i>Macropelopia cf. nebulosa</i>	•					
<i>Macropelopia fehlmanni</i>		•			•	
<i>Macropelopia sp.</i>	•			•		•
<i>Pentaneurimi sp.</i>						
<i>Procladius (Holotanypus) sp</i>	•	•	•	•		
<i>Procladius sp.</i>					•	•
<b>DIAMESINAE</b>						
<i>Diamesa sp.</i>						•
<i>Prodiamesa olivacea</i>	•			•		
<b>ORTHOCLADIINAE</b>						
<i>Chaetocladius sp.</i>						•
<i>Corynoneura sp.</i>						•
<i>Cricotopus bicinctus</i>	•					
<i>Cricotopus (C.) fuscus</i> gr.			•			
<i>Cricotopus sylvestris</i> gr.				•		
<i>Cricotopus sp.</i>						•
<i>Eukieferiella brevicalcar</i>				•		
<i>Eukieferiella sp.</i>			•			•
<i>Heterotanytarsus</i> sp.						
<i>Heterotrisocadius grimshawi</i> -type						•
<i>Heterotrisocadius marcidus</i> -type						•
<i>Limnophyes</i> sp.						•
<i>Nanocladius</i> sp.						•
<i>Orthocladius</i> sp.		•		•	•	•
<i>Parakieferiella</i> sp.		•				•
<i>Rheocricotopus</i> sp.					•	
<i>Psectrocladius sordidellus</i> -type				•		•
<i>Pseudosmittia</i> sp.						•
<i>Smittia</i> sp.						•
<b>CHIRONOMINI</b>						
<i>Chironomus annularius</i>				•		
<i>Chironomus anthracinus</i>	•	•			•	•
<i>Chironomus bernensis</i>				•		
<i>Chironomus commutatus</i>				•	•	
<i>Chironomus liridus</i>				•		
<i>Chironomus nuditarsis</i>				•		
<i>Chironomus obtusidens</i>				•		
<i>Chironomus plumosus</i>	•	•		•		•
<i>Chironomus riparius</i>				•		
<i>Chironomus</i> sp.				•		•
<i>Cryptochironomus redekei</i>		•				
<i>Cryptochironomus rostratus</i>	•					
<i>Cryptochironomus</i> sp.			•	•	•	•
<i>Dicrotendipes</i> sp.		•		•	•	•
<i>Endochironomus tendens</i>	•					
<i>Harnischia</i> sp.	•					
<i>Microtendipes chloris</i>	•		•			
<i>Microtendipes pedellus</i>				•		•
<i>Microtendipes</i> sp.						
<i>Pagastiella arophila</i>					•	
<i>Pagastiella</i> sp.						•
<i>Parachironomus</i> sp.					•	
<i>Paracladopelma</i> gr. <i>Camptolabis</i>						
<i>Paracladopelma nigritulum</i> -type	•	•	•		•	•
<i>Paracladopelma</i> sp.	•					
<i>Paratendipes albimanus</i>	•					
<i>Polypedilum nubeculosum</i>	•	•	•			
<i>Polypedilum</i> sp.						
<i>Pseudochironomus</i> sp.				•		
<i>Sergentia coracina</i>	•	•		•		•
<i>Sergentia</i> sp.	•		•			
<i>Stempelinella</i> sp.						•
<b>TANYTARSINI</b>						
<i>Cladotanytarsus</i> sp.					•	•
<i>Micropsectra contracta</i> -type	•		•			•
<i>Micropsectra insignilobus</i> -type		•				•
<i>Micropsectra radialis</i> -type	•					•
<i>Micropsectra</i> sp.	•			•	•	
<i>Paratanytarsus</i> sp.						•
<i>Tanytarsus chinensis</i> -type						•
<i>Tanytarsus cf. debilis</i>	•					
<i>Tanytarsus gregarius</i> gr.		•				
<i>Tanytarsus lactescens</i> -type						•
<i>Tanytarsus lugens</i> gr.	•			•	•	
<i>Tanytarsus mendax</i> gr.			•			•
<i>Tanytarsus pallidicornis</i> -type						•
<i>Tanytarsus sordidellus</i> -type			•	•		•
<i>Tanytarsus</i> sp.						

	SedLem25	SedLem15	Lods-Crozet 2009 - Petit lac	Lods-Crozet 1987	Juget 1958 - 1967	Paleo2015
--	----------	----------	------------------------------	------------------	-------------------	-----------

Richesse taxonomique	17	11	15	27	19	37
----------------------	----	----	----	----	----	----

Le tableau 3 compare la distribution des densités de larves le long du gradient bathymétrique du Léman entre Juget (1958) et la présente étude. Une nette diminution, fonction de la profondeur, s'observe, avec des valeurs nulles au niveau de la plaine centrale située à 309m de profondeur. Les densités de l'année 2025 sont globalement plus élevées, particulièrement au sein de la tranche 25 – 50m avec une différence près de 3 fois supérieure aux densités pré-eutrophisation.

Tableau 3 : Comparaison des densités de Juget (1958) et actuelles (2025)

Profondeur	Densités (Juget, 1958)	Densités (SedLem25)
25 – 50m	933 ind/m <sup>2</sup>	2754 ind/m <sup>2</sup>
50 – 100m	577 –	610 –
100 – 200m	462 –	474 –
~ 309m	0 –	0 –

En 1987, la richesse taxonomique diminuait rapidement avec la profondeur, avec une réduction d'un facteur compris entre 2 et 2.5 par classe, passant de 26 taxons entre 21 et 50m à 5 taxons au-delà de 100m (figure 18). Les résultats de la campagne de 2025 offrent néanmoins des résultats plus nuancés. Une diminution de la richesse spécifique semble atteindre le compartiment le plus littoral avec une perte de 9 taxons. Concernant les couches plus profondes, bien qu'une perte de 4 à 5 taxons marque la frontière des 50 m de profondeur, la dégression reste moindre qu'en 1987. Au-delà de 100m, la richesse observée est 2.5 fois plus élevée qu'en 1987.

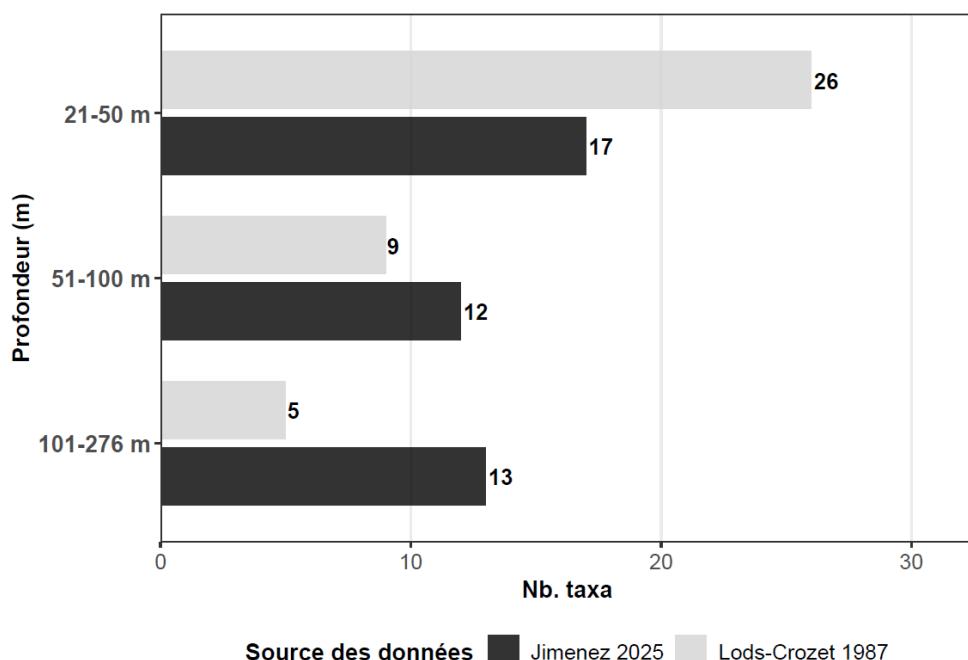


Figure 18 : Comparaison des répartitions bathymétriques des richesses taxonomiques de chironomes dans le Léman entre Lods-Crozet (1987) et actuelles (2025)

### 3.2 Analyse des assemblages chironomidiens modernes

#### 3.2.1 Cluster K-means et taxons indicateurs

À l'échelle du lac, plusieurs taxons se distinguent par leur abondance, occurrence, ou leur capacité à se développer en conditions extrêmes. La campagne 2025 en a listé 6 principaux qui ont permis de créer différents groupes de sites selon la nature de leur liste faunistique propre, à l'aide de la fonction K-means.

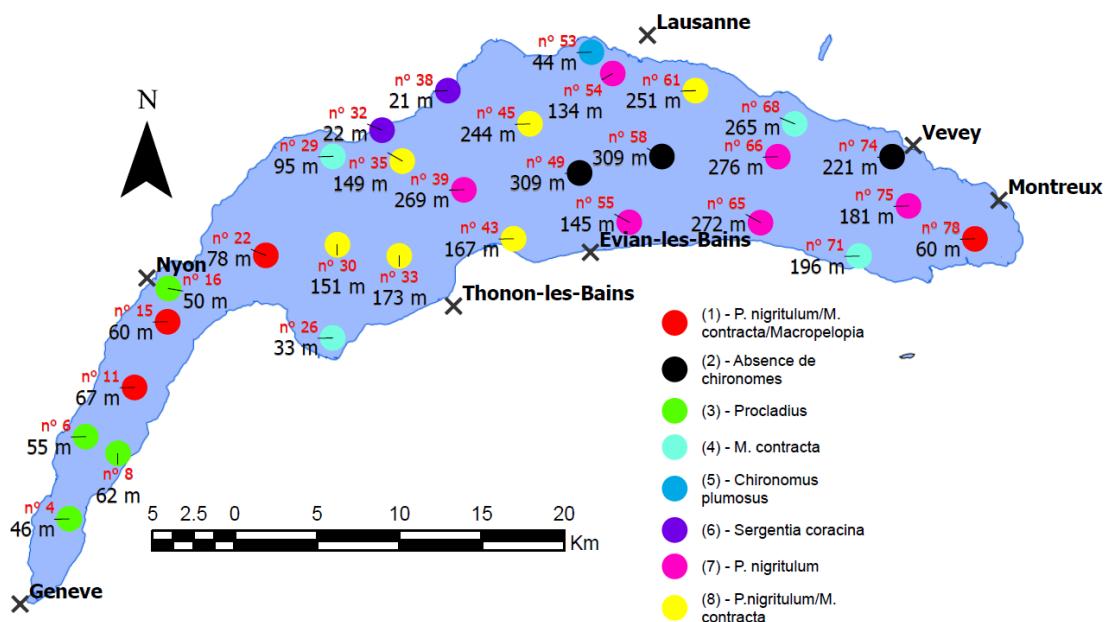


Figure 19 : Répartition des stations de prélèvement avec assignation des différents groupes faunistiques

Les assemblages de chironomes du Léman peuvent être regroupés en sept groupes, chacun dominé par un ou plusieurs taxons abondants et/ou associé à une zone spécifique du lac (Figure 19) :

- Les deux sites à *Sergentia coracina* (points violets), localisés sur des sites à faible profondeur dans la zone de Buchillon. Cette espèce est représentative des zones sublittorale et profonde de lacs oligotrophes à mésotrophes. *S. coracina* est aussi une espèce sténotherme-froide (Pinder & Reiss 1983). Ces deux sites sont représentés également par une diversité biologique des plus élevées (7 taxons identifiés).
- Le site de Vidy à *C. plumosus* (point bleu), taxon euryète capable de se développer au sein de sites présentant de fortes concentrations aux éléments traces métalliques (Vedamanikam & Shazilli, 2008) ainsi qu'à de très faibles concentrations d'oxygène dissous (Rossaro et al., 2007).
- Les quatre sites à *Procladius (Holotanypus)* sp. (points verts) sont particulièrement abondant dans le petit lac. Ce prédateur affectionne les sédiments vaseux des lacs (Lods-Crozet, 1987).

- Les quatre sites caractérisés par l'équidominance de *Paracladopelma nigritulum*-type, *Micropsectra contracta*-type et *Macropelopia sp.* (points rouges) sont concentrés à des profondeurs comprises entre 60 et 78m. Ce cluster semble marquer certaines zones de transitions, entre le petit et le grand lac (trois stations) et au niveau de l'arrivée du Rhône (1 station).
- Les sites jaunes positionnés de la profondeur moyenne du Léman (~ 152m) jusqu'à 251m, présentent une dominance *P. nigritulum*-type et *M. contracta*-type, taxons capables d'évoluer à de fortes profondeurs et de faibles concentrations en oxygène dissous (Schiffels, 2021 ; Rossaro et al., 2007), accompagné d'une présence significative de *M. contracta*-type.
- Les sites profonds (134-276m) caractérisés par une faible richesse taxonomique (2 de moyenne), sont dominés par *P. nigritulum*-type (points roses), avec une présence de *Macropelopia sp.* Ces sites sont aussi représentés par des densités faibles en chironomes (entre 14 et 430 ind./m<sup>2</sup>).
- Les sites de la plaine centrale et de la zone de Vevey avec une absence de chironomes (points noirs), ce qui expliquera leur exclusion des analyses statistiques ultérieures.
- Les stations dominées par *M. contracta*-type (points cyan) ne présentent pas de relation avec la profondeur (33 à 265 m) ni avec une localisation géographique spécifique. Ce taxon est caractérisé de rhéophile par Orendt (2000). Ces stations relèvent néanmoins parfois des densités élevées comme sur la station 26.

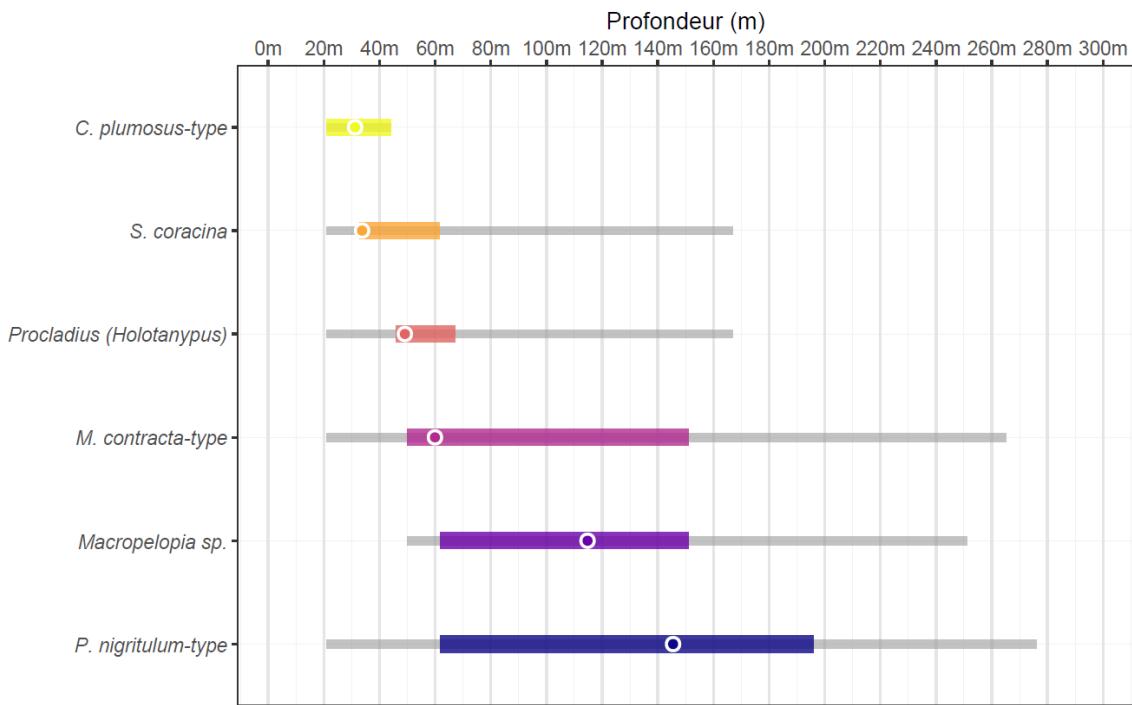


Figure 20 : Distribution bathymétrique des niches écologiques de chironomes - Léman (2025), Barres épaisses = Q1 (0.25) -Q3 (0.75), barres fines = min-max, points = moyenne pondérée

Ces espèces considérées comme indicatrices des différents clusters par la fonction K-means représentent près de 96.2% du jeu de données collecté sur le

Léman en 2025 (figure 20). Pour *C. Plumosus*, *S. coracina*, *Procladius (Holtanypus)* et *M. contracta*, les optimums se situent entre 20 et 70m de profondeur. *Macropelopia sp.* et *P. nigritulum*-type atteignent leur optimum entre 100 et 150m. Les amplitudes écologiques les plus larges ( $> 80m$ ) concernant les taxons observés principalement au-delà de 50m de profondeur, en particulier *M. contracta*-type, *Macropelopia sp.* et *P. nigritulum*-type. À l'inverse, les amplitudes écologiques les plus restreintes ( $< 30m$ ) concernent *C. plumosus*, *S. coracina* et *Procladius (Holtanypus) sp.* principalement observés à des profondeurs inférieures à 70m.

### 3.2.2 Évaluation de la qualité écologique : approche multi-indicateurs

Les résultats de l'application de l'Indice BQI et de l'IQB<sub>CH</sub> sur les 7 groupements identifiés par la fonction K-means sont présentés dans la figure 21. Ces deux indices sont corrélés avec un taux de 0.99 d'après la fonction cor(). La représentation spatiale des deux indices met en évidence une qualité écologique hétérogène au sein du Léman. La majorité des sites analysés présentent une très bonne qualité écologique (classes bleues) marquée par l'abondance de taxons sensibles comme *P. nigritulum*, *Macropelopia sp.*, et *M. contracta*. Les trois sites du cluster 2, caractérisé par l'absence totale de taxons indicateurs, présentent une qualité mauvaise selon les deux indices. Le site 53, positionné au sein de la baie de Vidy et dominé par *Chironomus plumosus*, se démarque par une qualité moyenne de ses sédiments d'après les deux indices. Les sites littoraux n°32 et 38, dominés par *S. coracina*, affichent une bonne qualité d'après l'IQB<sub>CH</sub> et des notes  $\leq 3$  d'après le BQI, se distinguant toutefois de la grande majorité des sites profonds du Léman.

L'indice trophique s'attèle quant à lui à la caractérisation globale des différents assemblages macrobenthique afin de les classer selon une typologie suivant un gradient trophique (figure 21). Les résultats, remarquablement similaires à ceux obtenus avec l'indice BQI, classent la majorité des communautés chironomidiennes (80% des sites) comme  $\zeta$ -oligotrophe (6<sup>e</sup> classe), correspondants aux zones de très bonne qualité par les autres indices. Ici, les sites du cluster 2 sont classés comme o-eutrophe (15<sup>e</sup> classe). De manière plus nuancée, le site 53 de la baie de Vidy est caractérisé de  $\mu$ -eutrophe (11<sup>e</sup> classe), tandis que les deux sites littoraux sont identifiés comme  $\theta$ -mésotrophe (8<sup>e</sup> classe).

L'indice trophique est également réalisé à l'échelle du lac entier (tous sites confondus), et est qualifié comme  $\zeta$ -oligotrophe (6<sup>e</sup> classe).

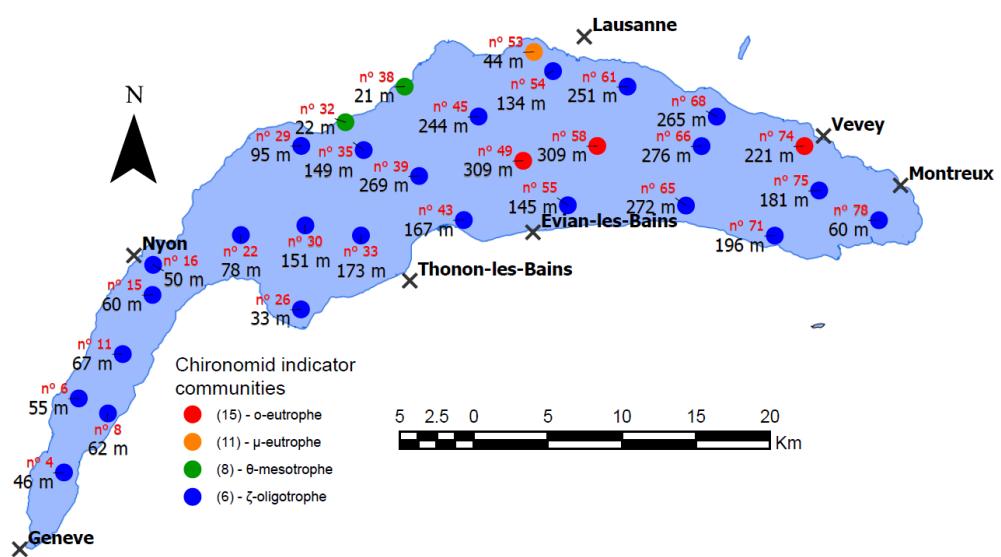
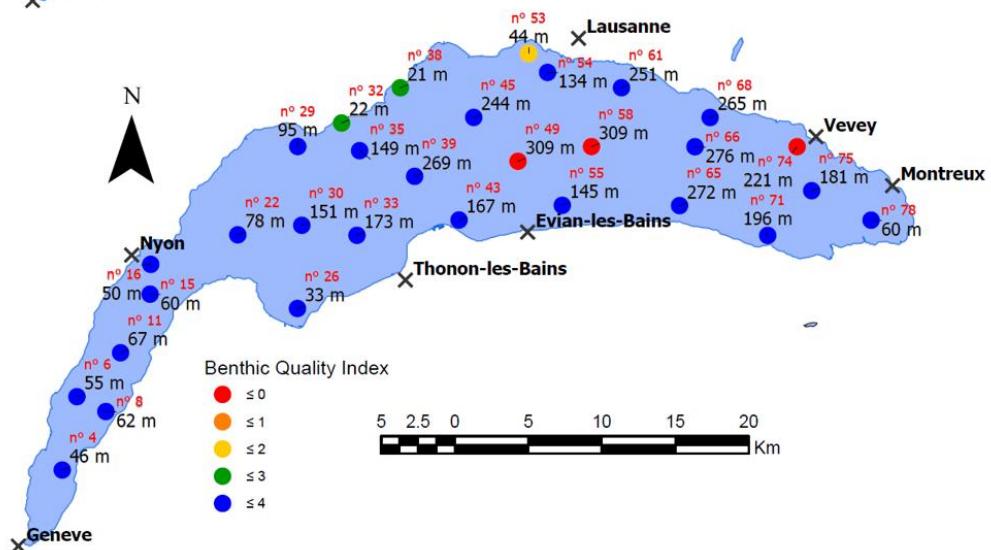
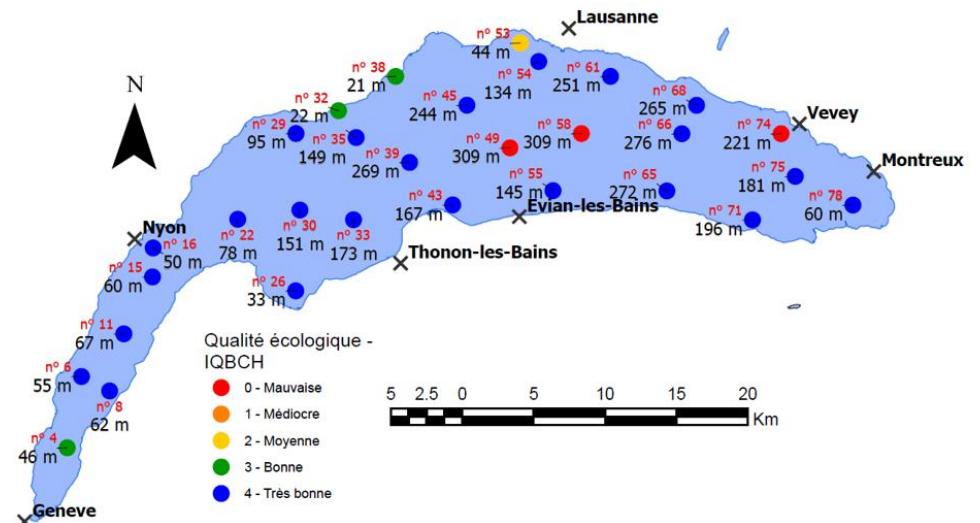


Figure 21 : Représentation spatiale des résultats de l'approche multi-indicateurs - Haut : IQBCH, Milieu : BQI, Bas : Indice trophique

Tableau 4 : Résultats de l'indice biologique lacustre – Les données de 2011 sont issues du rapport du SOERE, 2011 – Le protocole réalisé pour les résultats de 2025 diffère du protocole classique (Cf. 2.2.4).

	Calcul	2011	2024 - 2025
vl	Rich. taxo. litt.	49	17
dl	Densité litt	11058	10251
BI	$(\sqrt{vl})(\log_e dl)$	<b>65.17</b>	<b>38.08</b>
vf	Rich. taxo. prof.	16	10
k	Coef. De correction	2.617	1.561
ql	Indice qualité faune litt.	0.80	0.80
Df	$\sqrt{\frac{k \cdot vf}{vl}} \cdot ql$	<b>0.739</b>	<b>0.767</b>
IBL	$2.5 \cdot \sqrt{Bl \cdot Df}$	<b>17.36</b>	<b>13.51</b>

L'application de l'indice biologique lacustre (IBL) sur le Léman révèle une perte faunistique majeure entre 2011 et 2025 (Tableau 4). La richesse spécifique littorale, décrite par le descripteur vl, subit une perte faunistique de 49 à 17 taxons, soit près de 65% de la diversité taxonomique, néanmoins, les densités littorales relevées semblent ne pas avoir suivi la même tendance. Ce déclin de la richesse taxonomique a pour conséquence une chute significative de l'indice biotique littoral (BI) de 65.17 à 38.08.

En parallèle, la zone profonde, bien qu'en moindre mesure, fait également l'objet d'un appauvrissement de sa richesse taxonomique, passant de 17 à 10, soit une perte de 41% de la diversité benthique profonde. L'indice de qualité de la faune littorale reste inchangé avec la présence des genres *Psectrocladius* en 2011 et de *Micropsectra* en 2024. En conséquence, la note IBL chute de 17.36 en 2011 à 13.51 en 2025.

### 3.2.3 Structures des communautés et facteurs associés

Dans l'optique d'apprécier plus finement les données récoltées durant la campagne de prélèvement 2025, une analyse factorielle des correspondances est appliquée, avec une transformation d'Hellinger préalable. Par la même occasion, le clustering du K-means est représenté afin de rendre compte de la distribution des clusters au sein de l'espace factoriel (figure 22).

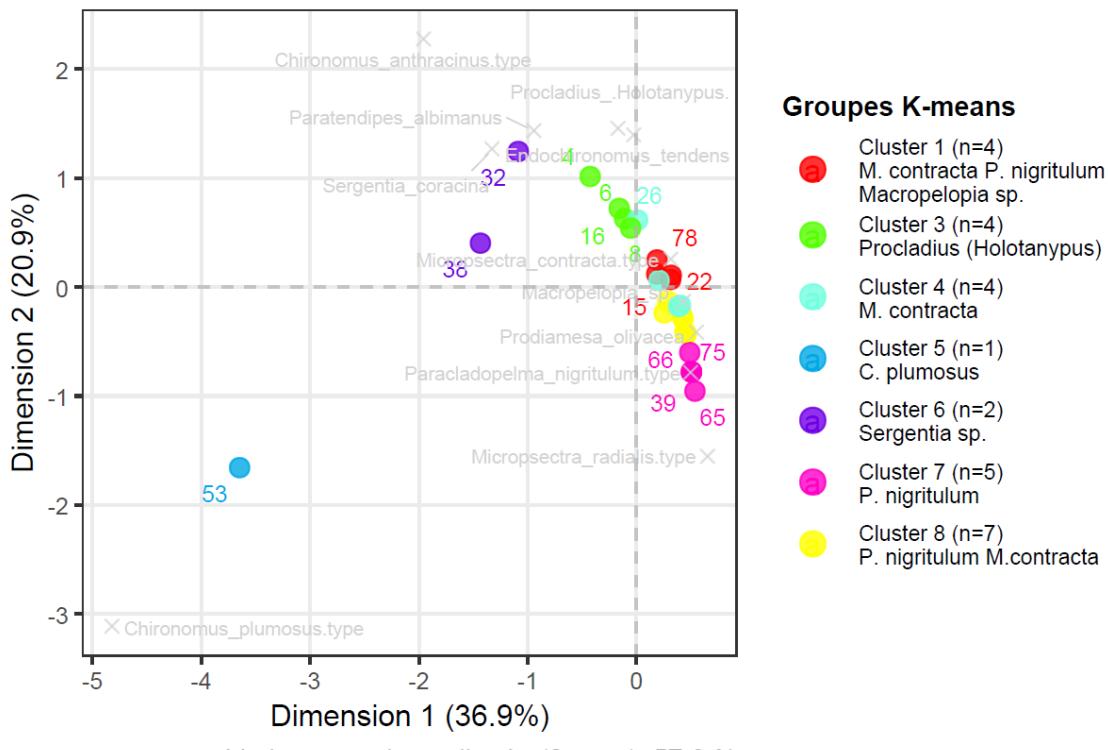


Figure 22 : Analyse factorielle des correspondances avec distance de Hellinger des sites du Léman 2025 à partir des communautés chironomiennes. Les couleurs des points correspondent au clustering K-means

Les deux premiers axes de l'AFC expliquent près de 57.8% de la variance totale, avec 36.9% pour la dimension 1 et 20.9% pour la dimension 2.

Des régressions linéaires et polynomiales ont été réalisées afin d'examiner les relations entre différents paramètres physiques, biologiques, toxicologiques et bathymétriques et la position des sites et des taxons le long de chacun des axes du plan factoriel (Tableau 5).

Tableau 5 : Résultats des régressions linéaires et polynomiales des relations entre différents paramètres physiques, biologiques, toxicologiques et bathymétriques avec les coordonnées x et y des sites de l'AFC de la figure 22

Dimension	Variables	Corrélation	Type de modèle	R <sup>2</sup> (ajusté)	p-value	Signif.
CA1	Optimum biologique en phosphore total (espèces)	Négative	Linéaire	83,3 %	0,0026	**
	Concentration en mercure dans le sédiment	Positive	Polynomial (quadratique)	51,8 %	0,0004	***
	Oxygène dissous	Négative	Polynomial (quadratique)	42,0 %	0,0029	**
	Profondeur	Positive	Linéaire	27,0 %	0,0032	**
	Mortalité ostracodes	/	Linéaire	10,0 %	0,109	ns
	Granulométrie	/	Linéaire	8,2 %	0,149	ns
	Test émergence chironomes	/	Linéaire	3,6 %	0,341	ns
CA2	Test repro nématoïde	/	Linéaire	1,4 %	0,558	ns
	Richesse spécifique	Positive	Linéaire	47,9 %	3,86e-05	***
	Profondeur	Négative	Linéaire	36,2 %	0,00054	***

Dimension	Variables	Corrélation	Type de modèle	R <sup>2</sup> (ajusté)	p-value	Signif.
CA2	Concentration en mercure dans le sédiment	Négative	Polynomial (quadratique)	28,6 %	0,0438	*
	Densité	Positive	Linéaire	24,9 %	0,0047	**
	Test repro nématode	/	Linéaire	4,8 %	0,271	ns
	Mortalité ostracodes	/	Linéaire	4,8 %	0,272	ns
	Granulométrie	/	Linéaire	4,5 %	0,287	ns
	Test émergence chironomes	/	Linéaire	0,2 %	0,818	ns

La répartition des taxons le long de l'axe de la dimension 1 est liée aux paramètres trophiques, en particulier à l'optimum en phosphore des espèces (Tableau 5). La position des sites sur l'axe de la dimension 1 est associée aux concentrations en mercure, mais également à l'oxygène dissous et à la profondeur des sites prélevés. Ces deux derniers paramètres présentent par ailleurs une forte corrélation entre eux ( $R^2$  ajusté = 95.6%). Cependant, ni la granulométrie ni les résultats des bioessais écotoxicologiques ne semblent expliquer significativement la position des sites le long de l'axe.

La position des sites sur l'axe de la dimension 2 est expliquée par la richesse taxonomique, à la profondeur, aux concentrations en mercure ainsi qu'à la densité de chironomes sur le site de prélèvement (Tableau 5). Au même titre que pour le premier axe, les tests écotoxicologiques ne montrent pas de corrélation significative avec la position des sites sur le second axe.

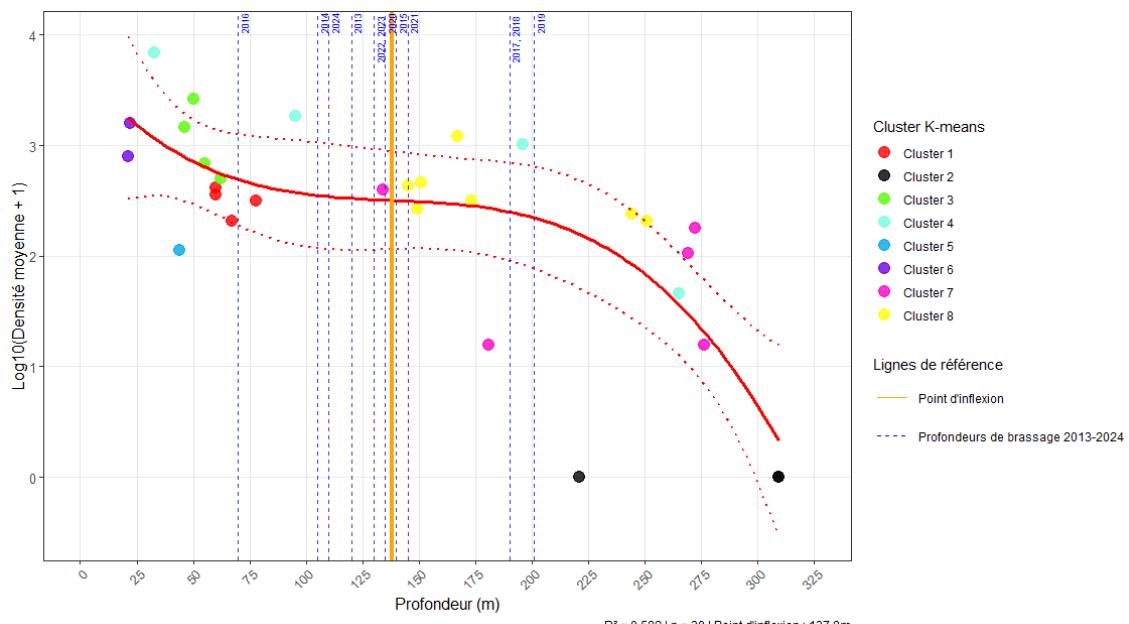


Figure 23 : Logarithme de base 10 des densités de chaque site en fonction de la profondeur. Les pointillés bleus représentent la profondeur maximale brassée par année depuis 2013. La ligne orange correspond au point d'inflexion du modèle polynomial de degré 3 avec son intervalle à 95%. Les points des sites sont colorés selon le clustering K-means.

La figure 23 permet d'apprécier une première segmentation bathymétrique allant de 20 à 100m de profondeur avec des densités décroissantes, suivie d'un plateau

de 100 à 175m, puis d'une décroissance rapide jusqu'à 309m. L'ajout d'un modèle polynomial de degré 3 ( $R^2$  ajusté = 0.582) révèle un point d'inflexion à 137.8m (ligne verticale orange), indiquant un changement de courbure significatif dans la relation. Ce graphique rend compte également de l'absence de chironomes pour la première fois dans les échantillons dès 221m de profondeur.

### 3.3 Approche comparative : évolution temporelle et variabilité inter-lacustre

#### 3.3.1 Comparaison avec les conditions de référence faunistique

La figure 24 présente une AFC permettant de comparer les assemblages chironomidiens à 150, 200 et 300m de profondeur de la présente étude avec celle des conditions de référence (1764 – 1914).

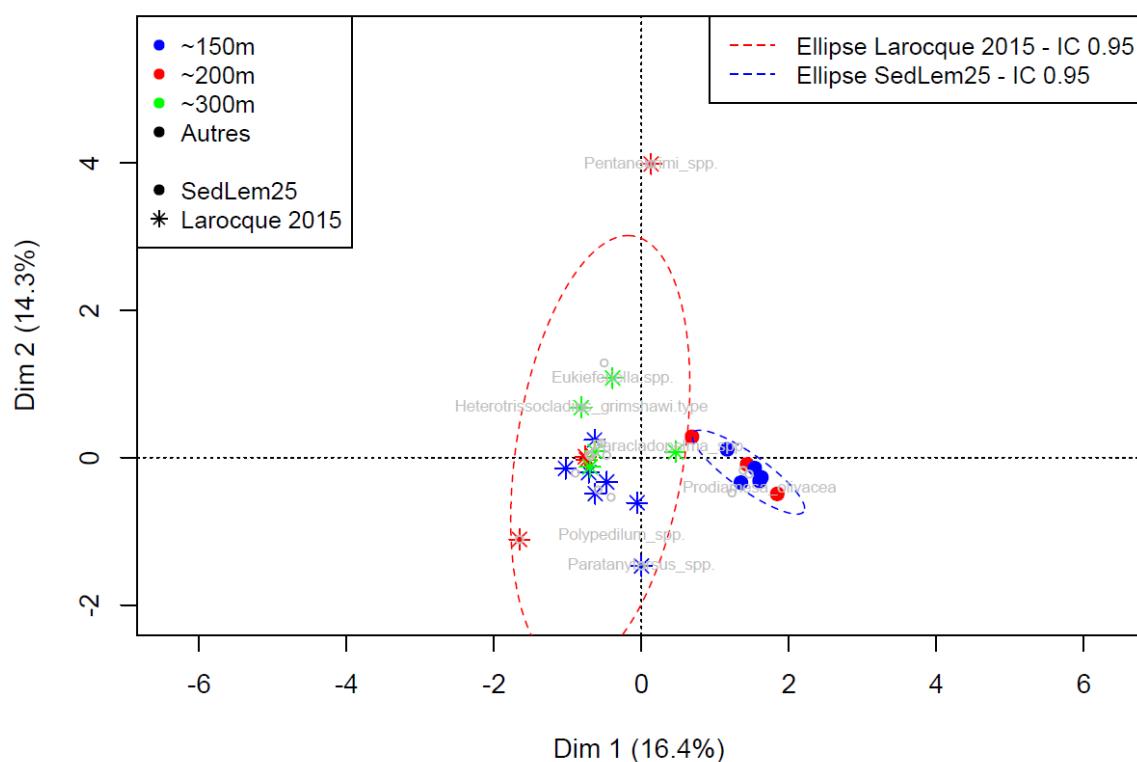


Figure 24 : Analyse factorielle des correspondances (Hellinger) à partir des communautés chironomidiennes des sites du Léman 2025 et des sites de Larocque (2015) des années de 1764 à 1914. Les sites du Léman 2025 retenus sont positionnés aux alentours ( $\pm 25$ m) des profondeurs des carottes des sites sondés par Larocque (2015), à savoir 150, 200 et 300m.

Les ellipses (intervalle de confiance de 0.95) suggèrent une distinction significative ( $R^2 = 27.8\%$ ,  $p\text{-value} = 0.001$ ) entre les peuplements historiques (ellipse rouge) et les assemblages actuels (ellipse bleue). Un test de la variance pour les deux groupes révèle également que les dispersions des deux groupes sont statistiquement différentes ( $p\text{-value} = 0.001$ ), confirmant une variabilité des assemblages chironomidiens pendant la large période comprise lors de l'étude paléolimnologique, contrairement aux données de la présente étude concentrée sur l'année 2025.

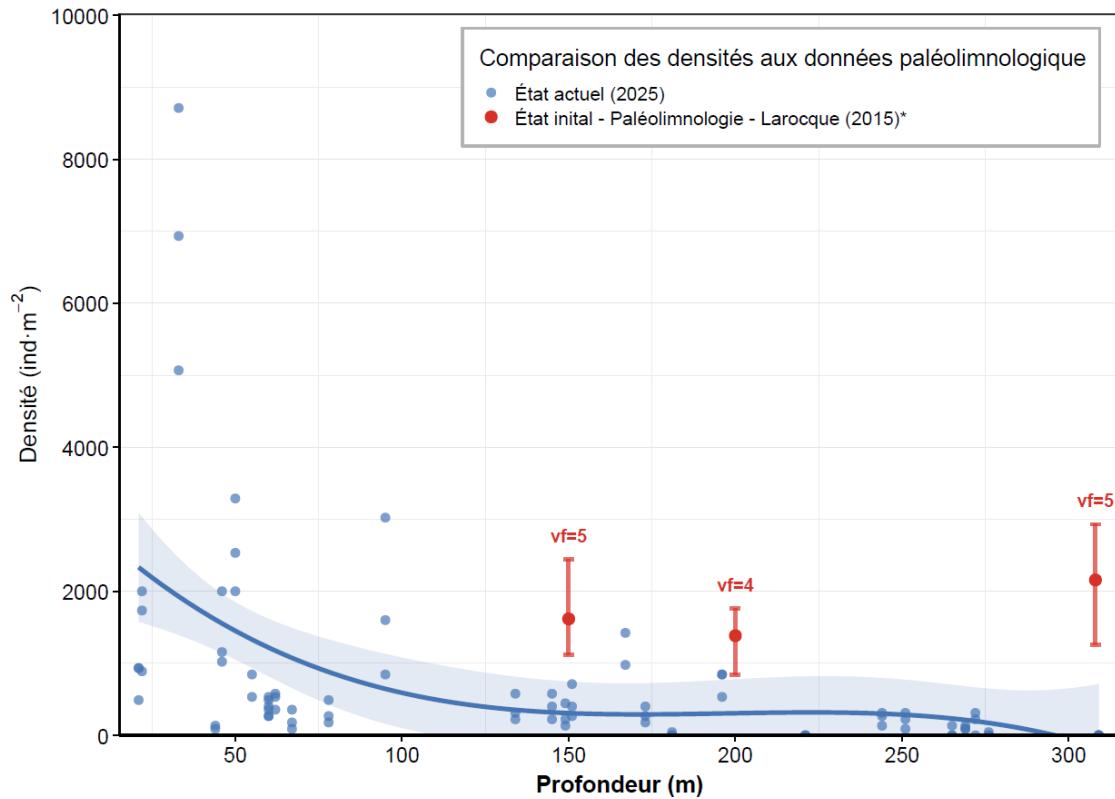


Figure 25 : Comparaison des densités actuelles (2025) et des densités paléolimnologiques (Larocque, 2015) en fonction de la profondeur.

Les densités de références indiquent des densités allant d'environ 1000 à 3000  $\text{individus} \cdot \text{m}^{-2}$  selon les profondeurs étudiées (figure 25). Là où les densités actuelles semblent drastiquement chuter entre ~ 100 m et ~ 130 m de profondeur et de s'effondrer après 270 m, les densités de références restent stables jusqu'à la profondeur max. Les tests de permutation appliqués aux trois profondeurs indiquent des différences toutes significatives ( $p\text{-value} < 0.01$ ) de respectivement 69.6%, 72.7% et 100% avec les échantillons de 2025.

### 3.3.2 Méta-analyse du Léman

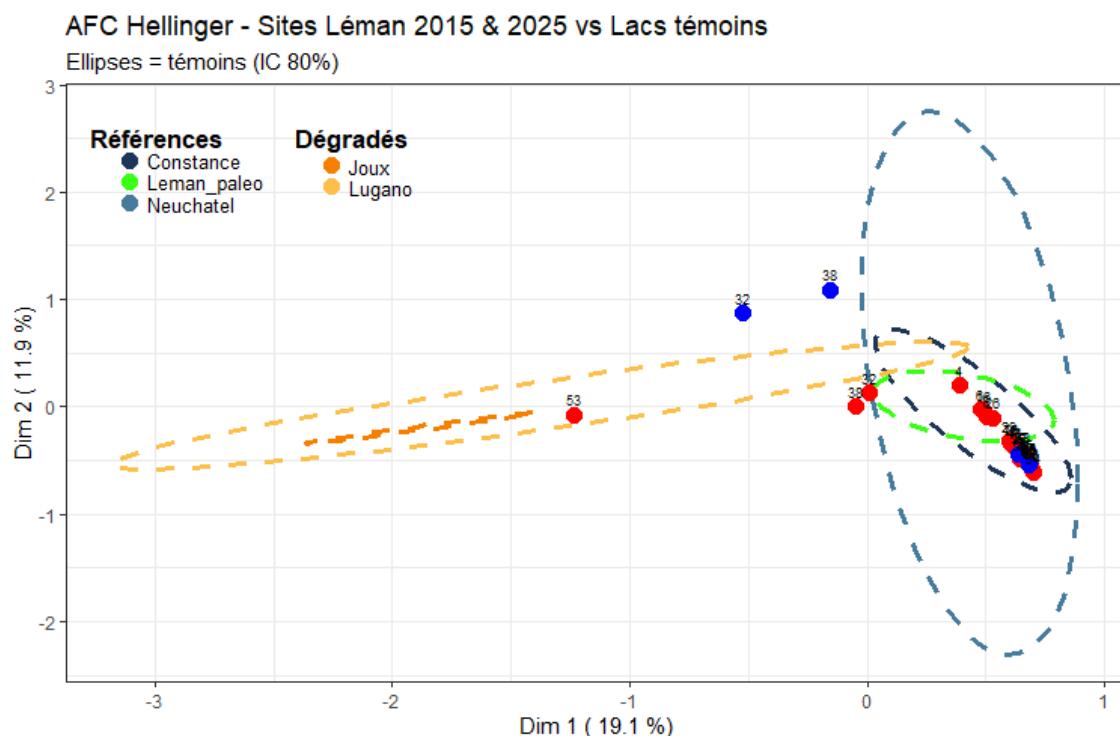


Figure 26 : Méta-analyse : Analyse factorielle des correspondances (Hellinger) à partir des communautés chironomidiennes des sites du Léman 2015 (points bleus) et 2025 (points rouges) selon différents lacs témoins de référence et dégradés.

La majorité des sites du Léman se voient confondus avec les ellipses des lacs de Constance et de Neuchâtel (figure 26). Néanmoins, un écart significatif s'observe pour le site 53 de la baie de Vidy qui se trouve compris dans l'ellipse du lac de Lugano, non loin de celle du lac de Joux. Les sites littoraux 32 et 38 présentent également un léger décalage vers des situations plus dégradées. Les sites du Léman montrent une importante dispersion en comparaison avec les ellipses des lacs témoins de Constance et de Neuchâtel. Les sites littoraux (53, 38, 32) en sont la principale cause avec un rapprochement vers des conditions dégradées.

À noter que ces sites littoraux présentent une évolution notable entre les campagnes de prélèvements de 2015 et 2025, se rapprochant davantage des ellipses de Neuchâtel et de Constance lors de la seconde campagne. La figure 27 décrit les variations de densités relatives aux sites comparables entre la campagne 2015 et 2025.

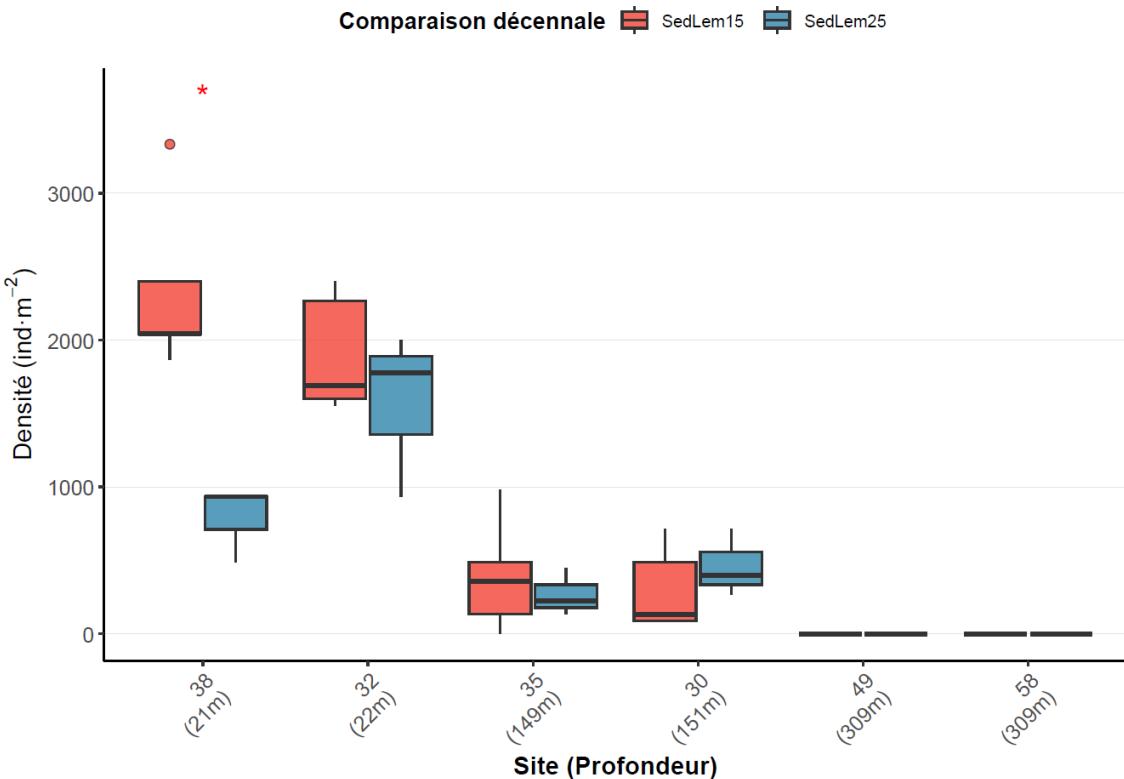


Figure 27 : Comparaison décennale (2015 et 2025) des densités de chironomes.

Seul le site littoral n°38 présente une différence significative de densité entre la campagne de 2015 et 2025. Les autres sites analysés ne diffèrent pas significativement. À noter que les sites positionnés à la profondeur maximale (309 m) présentaient déjà une absence totale de larves de chironomes en 2015.

## 4. DISCUSSION

### 4.1 Évolution temporelle des assemblages chironomidiens : de la référence historique aux conditions actuelles

#### *Période pré-eutrophisation*

Les données paléolimnologiques de Larocque (2015) inventoriaient une richesse taxonomique conséquente (37 taxons) pour une période étendue d'environ 250 ans, nettement supérieure à celle retenue dans le cadre d'études contemporaines (18 taxons en moyenne). Cette variation de la richesse taxonomique s'explique par une différence d'échelle temporelle : les données paléolimnologiques intègrent une séquence de 250 ans, tandis que l'autre étude repose sur un échantillonnage contemporain ponctuel. Lors de l'ère pré-industrielle et avant la période d'eutrophisation (1967 – 1979), le Léman présentait toutes les caractéristiques d'un lac oligotrophe aux eaux fraîches et bien oxygénées jusqu'en profondeur grâce à un brassage régulier (309m : 6.6 mg/L d'O<sub>2</sub> dissous en août 1955 contre 1.80 mg/L en août 2024) (Forel, 1892 – 1904 ; Juget, 1958 ; Perga et al., 2015), ainsi qu'à l'étendue importante de sa

zone euphotique et un rapport épilimnion/zone euphotique réduit. Pourtant, Juget (1958 – 1967) documentait d'ores et déjà une absence de chironomidés au niveau de la fosse centrale (309m) malgré des concentrations en oxygène suffisantes (6.6 mg/L d'O<sub>2</sub> à 309m), tout en décrivant des assemblages chironomidiens s'avérant à postériori oligotrophes d'après l'indice de Saether (1979).

Cependant, de nombreux taxons mentionnés dans Larocque (2025) peuvent être la conséquence du transport de larves ou de restes de larves (capsules céphaliques) de la zone littorale ou même de tributaires vers des zones plus profondes. Cet aspect, relativement bien connu en paléolimnologie (Frey, 1988 ; Eggermont et al., 2007) peut gonfler localement la diversité et les densités. Certains taxons comme *P. olivacea* rencontrés lors de la présente étude à 196m de profondeur témoignent également de ce phénomène de transport. Les archives sédimentaires à 309m de profondeur de Larocque (2015) témoignent d'une très faible densité de chironomes entre 1930 et 1955 appartenant au genre *Cricotopus* sp., taxon principalement littoral associé, en lac, aux macrophytes. Une absence de taxons typiques de milieux profonds pendant cette période pourrait d'ores et déjà attester de périodes d'anoxie des couches profondes (Little et al., 2000), avant même la période d'enrichissement documentée.

Ces observations renforcent l'hypothèse d'un possible transport de larves ou de restes de larves de la zone littorale ou de certains tributaires vers la plaine centrale dont les conditions ne permettent pas l'installation durable d'une communauté chironomidienne adaptée aux eaux profondes d'un grand lac. Ce phénomène est donc à prendre en compte dans le cas du Léman.

#### *Période d'eutrophisation (1963 – 1979)*

Les travaux de Lods-Crozet (1987) mettent en évidence une réponse rapide des communautés chironomidiennes à l'état mésotrophe du Léman documenté de 1963 à 1979 (Lang, 1999). Lors de cette période, l'apparition de taxons comme *C. plumosus* et *C. riparius* connus pour leur tolérance aux fortes charges organiques (Lods-Crozet, 1987 ; Stuijfzand et al., 2000), induit une modification du fonctionnement écologique du lac. En parallèle, la disparition simultanée des taxons sensibles comme *P. nigritulum* et *P. camptolabis* traduit les conséquences d'une désoxygénéation des zones profondes et d'un enrichissement en matière organique généralisé. Cette évolution coïncide avec les indicateurs chimiques (e.g. phosphore total ; données OLA, SHL2) et planctoniques, bien que ceux-ci décrivent un état encore plus dégradé (méso-eutrophe). Ce décalage peut s'expliquer par le temps de réponse induit par le cycle de vie des taxons bioindicateurs que sont les chironomidés comparé au compartiment planctonique (Saether, 1980 ; Lods-Crozet, 1987 ; Rossaro et al., 2022), ainsi que des distinctions bathymétriques entre ces deux compartiments. De manière générale, les résultats de la campagne de 2025 attestent de l'efficacité des mesures d'assainissement entreprises aux alentours de 1980, par la modification des

assemblages chironomidiens se rapprochant de peuplements plus oligotrophes (Saether, 1979).

#### *Période de ré-oligotrophisation*

Les résultats du SECOE en 2008 classaient le petit lac comme mésotrophe à cette période d'après certains paramètres chimiques (e.g. phosphore total, chlorophylle a), contrastant avec les observations de Lods-Crozet (2011), qui, malgré le retour de *P. nigritulum*, ne considérait pas de nette amélioration concernant le compartiment chironomidien par rapport aux peuplements des années 1990 (Lang, 1999). À cette même période, le lac dans son ensemble était catégorisé comme oligo-mésotrophe en état médiocre à moyen d'après l'indice Brettum (CIPEL, 2024).

L'absence totale de chironomes au sein de la fosse centrale documentée lors de la campagne SedLem15 (Lods-Crozet & Chevalley, 2016) relève de paramètres bien différents de la situation décrite par Juget (1958). En effet, les teneurs en oxygènes dissous observés en 2015 révèlent une hypoxie marquée de l'hypolimnion du Léman (2.29 mg/L d'O<sub>2</sub> dissous au minimum à 309m), limitant la colonisation de chironomes dans les couches profondes. L'augmentation documentée de la consommation d'oxygène dissous entre le 19<sup>e</sup> et 20<sup>e</sup> siècle (Soares et al., 2025) atteste d'une augmentation de l'activité bactérienne aérobie dans tout l'hypolimnion, indépendamment de l'amélioration globale de la qualité de l'eau. Ce phénomène est accentué par l'absence de brassage depuis 2012 (Peng et al. 2024), ne permettant aucun renouvellement des eaux profondes.

Ce phénomène, tributaire du réchauffement global des eaux et de l'accentuation des gradients thermiques fond-surface, est voué à s'intensifier progressivement (Woolway et al., 2025). Ainsi, le processus de brassage se verra de plus en plus dépendant des rares hivers suffisamment rigoureux permettant de contrer l'intensification de la stratification thermique des eaux (Peng et al. 2025 ; cf. 2.1.4).

Dix ans plus tard, le Léman est caractérisé par un peuplement de chironomes majoritairement oligotrophe en zone profonde. L'approche par échantillonnage stratifié relatif à la bathymétrie sur l'ensemble du lac a toutefois mis en évidence une certaine dégradation des peuplements les plus littoraux côté Suisse (21 – 44m), caractérisés comme mésotrophes à eutrophes selon Saether (1979). Cette observation souligne l'influence du compartiment littoral, marqué par la dominance de taxons tolérants aux milieux riches en nutriments tels que *S. coracina* et *Chironomus sp.* (Saether, 1979 ; Brooks et al., 2007), ce dernier toutefois en diminution si l'on compare les données de la présente étude avec celles de 2015.

Certains sites se démarquent néanmoins avec des peuplements particulièrement denses (cluster 4), comme le site 26 (33m) de la baie d'Ivoire (6903 ind/m<sup>2</sup>), principal responsable de la déconnexion des densités annoncées par Juget (1958) entre 25 et 50m. Cette zone, mise en avant par Peng et al. (2024), présente des flux hydrologiques particuliers entre le petit et le grand lac, illustrant l'importance des courants et des échanges hydrodynamiques dans la structuration des peuplements benthiques des grands lacs profonds. Ces flux particuliers peuvent modifier localement les conditions d'oxygénation, de température et d'apport en matière organique, créant des microhabitats favorables au développement de certains taxons. Dans le cas du site 26, ce phénomène hydrologique, couplé à un sédiment majoritairement sableux (~30.6 µm ; Loizeau et al., 2017) et à l'absence de moule Quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*), favorise majoritairement *M. contracta*-type (Rae, 2004), qui représente près de 89% du peuplement du site. Cette situation démontre que la bathymétrie seule ne suffit pas à prédire la distribution des chironomidés dans les grands lacs, les processus hydrodynamiques locaux pouvant créer des conditions écologiques spécifiques qui modulent significativement les assemblages faunistiques.

La mété-analyse comparative incluant des lacs témoins (de référence et dégradés) met en évidence un positionnement différencié des sites lémaniques selon la bathymétrie. Les sites sublittoraux côté suisse (21 – 44m de profondeur) se rapprochent davantage des ellipses de dispersion des témoins dégradés, tandis que les sites profonds s'agrègent plutôt aux témoins de référence. Ce contraste souligne une dynamique de régénération encore incomplète, traduisant l'existence d'une période de transition écologique au sein du Léman où ce phénomène de retard semble plus prolongé dans les zones peu profondes (~20m). Les peuplements sublittoraux semblent ainsi conserver l'empreinte des pressions trophiques, particulièrement du côté suisse, tandis que les communautés profondes reflètent plus directement les effets bénéfiques de la réoligotrophisation et de l'assainissement en nutriments (Frossard et al., 2014 ; Luo et al., 2023).

Toutefois, les listes faunistiques des sites sublittoraux de 2015 et 2025 divergent aussi bien quantitativement (site 38) que qualitativement (site 32), soulignant une réponse différenciée des communautés chironomidiennes à la réoligotrophisation du littoral, en interaction avec la colonisation de la moule Quagga. Cette dynamique se traduit notamment par une inversion de dominance, passant de *C. plumosus* et *C. anthracinus* à *S. coracina*, un taxon bien plus sensible aux concentrations élevées de phosphore total (Raunio et al., 2010 ; Marle et al. 2025).

L'absence de chironomes, initialement concentrée à 309 m, s'étend désormais à des zones moins profondes, notamment au site 74 (221m), situé à proximité de la confluence de la Veveyse avec le Léman, attestant de contraintes environnementales particulièrement localisées non reliées à un manque

d'oxygène d'après SHL2. La plaine centrale est quant à elle caractérisée d'eutrophes par l'indice de Saether (1979) du fait de l'absence de chironomes. Ce phénomène ne relève cependant pas d'un enrichissement nutritif du milieu, mais plus précisément des faibles concentrations en oxygène dissous, condition limitante majeure pour le développement des chironomes (Brundin, 1949, 1951 ; Verneaux & Aleya, 1998 ; Jane et al., 2021).

#### 4.2 Distribution bathymétrique des assemblages chironomidiens au cours du temps

L'analyse comparative des distributions bathymétriques de la richesse taxonomique entre 1987 et 2025 révèle plusieurs réorganisations au sein des structures de populations chironomidiennes. Les résultats de 1987 présentaient un schéma classique d'appauvrissement progressif en fonction de la profondeur. L'homogénéisation du substrat par des sédiments meubles, l'augmentation de la pression, la diminution de la pénétration de la lumière et l'éloignement de la surface de l'eau (problématique lors de l'émergence des imagos) concouraient à une diminution de la faune au-delà de 50 m de profondeur.

Toutefois, cette distribution s'avérait conforme aux modèles théoriques de zonation lacustre de Brundin (1949, 1951), reflétant potentiellement l'impact de l'eutrophisation (enrichissement en nutriments, consommation accrue d'oxygène en profondeur) sur l'ensemble du gradient bathymétrique.

Les résultats de 2025 décrivent quant à eux un déficit faunistique plus uniforme, reflétant l'amélioration des conditions environnementales profondes (>100m) avec des richesses 2.5 fois supérieures aux structures décrites en 1987 en période d'eutrophisation, mais soulignant une perte taxonomique conséquente au sein du compartiment sublittoral. Cette diminution drastique relève d'une dynamique de transfert au sein du réseau trophique altéré qui peut être lié à la colonisation exponentielle de la moule Quagga (Ward & Ricciardi, 2007 ; Lods-Crozet, 2020). Cette espèce exotique envahissante, par ses capacités de filtration exceptionnelles, exerce une pression concurrentielle au niveau des transferts de matière au sein du réseau trophique, affectant particulièrement les communautés macrobenthiques littorales (Nogaro & Steinman, 2014). Ces observations suggèrent une recolonisation différente des zones très profondes et sublittorales dépendantes à la fois de conditions d'oxygénation et de compétition inter-spécifiques avec les espèces exotiques envahissantes.

Le calcul de l'IBL de Verneaux (2004) vient renforcer cette observation, avec des densités littorales similaires entre 2011 et 2024, mais une perte faunistique conséquente, faisant par ailleurs drastiquement chuter la note de l'indice. Ces résultats contraires entre la densité et la diversité révèlent donc la persistance de quelques taxons tolérants au détriment des taxons sensibles, schéma caractéristique des écosystèmes soumis à des pressions fortes (Kovalenko et al., 2014). En comparaison, le grand lac profond du Bourget qui n'avait pas de

Quagga en 2017 présentait une note IBL de 16,8 avec une diversité littorale de 49 taxons, mettant en évidence sa forte capacité biogène ainsi qu'un transfert trophique non optimal (Jacquet, 2017). Il convient cependant de noter que l'adaptation du protocole de l'IBL à la stratégie d'échantillonnage de la campagne 2025 limite la comparabilité directe des résultats.

#### 4.3 Assemblages taxonomiques et conditions environnementales associées

L'analyse factorielle des correspondances des sites 2025 met en évidence deux gradients principaux structurant les communautés de chironomidés au sein du bassin lémanique. Le premier axe explique principalement un gradient trophique corrélé négativement avec l'optimum en phosphore des espèces. La position des sites le long de cet axe semble également influencée par des paramètres abiotiques tels que la concentration en mercure des sédiments, l'oxygène dissous et la profondeur illustrant la vulnérabilité des habitats profonds à l'hypoxie et à l'accumulation d'éléments traces métalliques. Ces régressions linéaires et polynomiales laissent sous-entendre une sensibilité des assemblages chironomidiens à la réoligotrophisation, mais également à la pression chimique causée par les apports anthropiques.

Le second axe de l'AFC relève principalement de la structuration des communautés avec la richesse taxonomique et la densité des peuplements. Ce gradient oppose des sites profonds ou dégradés avec des richesses taxonomiques faibles affectés par des contraintes d'oxygénation et de contamination aux ETM, à des sites plus littoraux, caractérisés par des diversités et des densités plus élevées.

Les résultats des bioessais écotoxicologiques ainsi que la granulométrie n'expliquant pas significativement la distribution des sites sur les axes suggèrent que les paramètres trophiques et chimiques dominent la structuration des assemblages de chironomidés au sein du Léman. Le faible nombre de déformations du mentum observé, apparenté à une occurrence naturelle (< 8% ; Goretti et al., 2020) lors de la présente étude vient renforcer cette observation.

L'étroite ressemblance entre les trois indices (IQBCH ; BQI ; indice trophique) suggère une certaine robustesse quant à l'évaluation de la qualité écologique du lac. Le Léman est caractérisé par une dominance d'assemblages chironomidiens typique de lacs oligotrophes, mais nuancé par certaines zones d'intérêt, notamment dans le secteur de Lausanne – Vidy, présentant une dégradation de leur qualité biogène.

La caractérisation de la qualité des communautés benthiques associées à la qualité des sédiments permet d'identifier une certaine hétérogénéité des états de dégradation au sein du bassin lémanique, associée à des conditions physico-chimiques particulièrement localisées. En profondeur, la dominance de taxons

sensibles comme *P. nigratum*, *M. contracta* et *Macropelopia sp.* suggère un retour vers un très bon état écologique (Wiederholm, 1980 ; Raunio et al., 2010 ; Marle et al. 2025), cohérent avec l'assainissement progressif en nutriments observé au cours des dernières décennies. Toutefois, cette amélioration du compartiment profond contraste avec les conditions physico-chimique de certains secteurs, notamment au sein de la plaine centrale présentant une déplétion en oxygène dissous lié à l'absence de brassage complet, ainsi qu'avec le compartiment sublittoral exposé à des températures plus élevées, une productivité biologique supérieure, et probablement à des concentrations plus importantes en nutriments et autres contaminants d'origines anthropiques (Marle et al. 2025).

Une nuance est toutefois primordiale à formuler concernant les zones peu profondes, le secteur de la baie de Vidy (site 53) étant considéré comme le plus contaminé (Loizeau et al., 2017), une observation confirmée par l'approche multi-indices sur les assemblages de chironomidés. Les peuplements y présentent de faibles densités, dominées par le taxon euryète *C. plumosus*, typique de milieux enrichis en matière organique. Cette situation reflète l'influence directe de la station d'épuration de Vidy (capacité : 330 000 EH ; débit moyen : 106 300 m<sup>3</sup>/j en 2024, Canton de Vaud, 2024), identifiée comme la principale source locale de rejets (Gourlay et al., 2003). L'enrichissement en matière organique couplée à l'accumulation d'éléments traces métalliques (ETM) (Loizeau et al. 2017) limite la capacité de colonisation des peuplements chironomidiens sensibles, au profit d'espèces tolérantes (Berg 1995 ; Wotton 1994).

#### 4.4 Exigences DCE et Ordonnance de protection des eaux

La paléolimnologie est une science multidisciplinaire permettant de statuer sur les conditions environnementales historiques lacustres (Paterson et al., 2020). Les capsules céphaliques piégées dans le sédiment constituent des indicateurs environnementaux témoin des conditions mésologiques passées (Brooks, 2005), permettant de déterminer un potentiel état référence des assemblages chironomidiens de l'ère pré-industrielle.

Les données historiques issues de la paléolimnologie permettent de donner une idée claire des assemblages d'espèces présents à des périodes précédents l'eutrophisation. L'absence de recouvrement des ellipses du témoin paléolimnologique et des communautés actuelles atteste d'une divergence qualitative des listes faunistiques des peuplements par rapport aux conditions de références. En effet, la perte de taxons comme *Heterotriissocladius sp.*, taxon sténotherme froid caractéristique des lacs ultraoligotrophes (Walker & Mathewes, 1987), couplée à l'absence de chironomes à 300m marque une différence drastique des conditions mésologiques du Léman. Ces conditions peuvent être liées à l'absence de brassage complet induit par l'augmentation du gradient de température fond-surface décrit précédemment (Peng et al. 2025). La contamination de la plaine centrale aux micropolluants, bien que minime dans ce secteur d'après Loizeau et al. (2017), pourrait présenter un impact significatif sur

ces taxons sensibles (Di Veroli et al., 2010), rendant la composition sédimentaire hostile à leur développement.

Ces constats invalident les exigences suivantes, stipulées au sein de l'Annexe V – 1.2.2 de la directive cadre sur l'eau européenne (DCE) dans le cadre des statuts écologiques lacustres de bonne qualité. Ces dernières exigeant que la composition taxonomique corresponde, entre autres, qualitativement et quantitativement aux conditions non perturbées.

Les contrastes de densités entre les données paléolimnologiques et actuelles démontrent une forte altération de la capacité de colonisation benthique au sein des zones profondes du Léman. Cette situation est associée aux faibles concentrations en oxygène dissous inférieures à 4mg/L, aujourd'hui enregistrées systématiquement au sein de l'hypolimnion (Annexe II et III).

Les exigences de l'Annexe II de l'Ordonnance sur la protection des eaux suisse se voient ainsi invalidées. Cette dernière établissant un seuil minimal d'oxygénation de 4 mg/L O<sub>2</sub> à chaque période de l'année sur l'ensemble de la colonne d'eau, visant à maintenir les densités naturelles de la faune benthique (oligochètes, chironomidés), sauf conditions particulières. Cependant, l'office fédérale de l'environnement (OFEV) attribue l'absence de brassage du Léman causée par le changement climatique comme une condition particulière. Ainsi, cette réglementation se doit d'être appliquée uniquement à la zone brassée, fluctuant de 70 à 201m de profondeur depuis 2013. Bien que les densités observées (exceptées pour 25-50m) aujourd'hui apparaissent proches de celles rapportées par Juget (1958), il reste néanmoins impossible d'exclure que les peuplements de l'époque aient déjà été affectés par des altérations d'origine anthropiques. En revanche, si l'on considère la profondeur de brassage maximale enregistrée depuis 2013 (201 m), les exigences de l'Annexe II restent invalidées, les densités actuelles demeurant inférieures à celles attendues d'après les données paléolimnologiques de référence.

#### 4.5 Limites de l'étude

Bien que plus ambitieuse que la campagne de 2015, la présente étude présente plusieurs axes d'améliorations méthodologiques qui auraient pu permettre une analyse plus fine des assemblages chironomidiens du Léman. L'hypothèse initiale ayant sous-estimé la capacité du peuplement chironomidien à évoluer à de très faibles concentrations en oxygène dissous (< 4mg/L d'O<sub>2</sub> dissous), l'absence de sites entre 276 et 309m de profondeur n'a pas permis d'apprécier plus finement la structuration des assemblages chironomidiens dans les zones les plus profondes du Léman.

L'unique station de mesure pour le grand lac (SHL2) s'avère trop imprécise pour rendre compte de la variabilité mésologique complexe de certains sites d'échantillonnage notamment du haut lac. Une analyse plus fine aurait pu nécessiter l'utilisation d'une sonde multiparamétrique, permettant de renseigner des valeurs de température, d'oxygène dissous et de conductivité pour chacun des sites échantillonnés. De telles mesures auraient permis d'affiner l'approche

écologique des assemblages chironomidiens en reliant plus précisément la distribution des taxons aux conditions abiotiques locales, apportant des indications déterminantes quant à la compréhension de la structuration des niches écologiques associées à chaque taxon identifié.

Bien que synchronisée avec la période d'échantillonnage des études préalables réalisées sur le Léman, la période d'échantillonnage de 2025 s'est vu tardive au vu du contexte climatique changeant. Le réchauffement des eaux favorise une émergence des communautés de chironomidés plus précoce (Eggermont & Heiri, 2012 ; Hansson et al., 2014). À l'avenir, une période d'échantillonnage anticipée permettrait certainement d'apprécier plus fidèlement les richesses taxonomiques et densités associées du compartiment chironomidien, ainsi qu'une meilleure comparaison avec les données anciennes.

L'évaluation de la contamination des sédiments superficiels aux micropolluants (ETM et organiques) constitue une étude parallèle à la présente étude, et permettra une analyse plus précise des pressions anthropiques à jour en date à l'échelle du Léman. Ces données, qui seront connues fin 2025, permettront une approche plus robuste du présent jeu de donnée.

Les résultats du séquençage ADN réalisé sur différents taxons difficilement déterminables au stade larvaire (dont *Procladius (Holotanypus) sp.*, *Micropsectra sp.* et *Macropelopia sp.*), n'étant pas parvenus à temps, auraient pu affiner le commentaire de l'analyse factorielle des correspondances en différenciant plus finement les assemblages de chironomes du Léman. En parallèle, les résultats concernant la distribution et la quantification de la moule Quagga, également indisponibles lors de la rédaction, auraient permis d'approfondir l'interprétation des changements observés au sein des assemblages chironomidiens sublittoraux.

Dans le cadre du monitoring du Léman, la présente étude fait état de différents indices calculés à partir des assemblages chironomidiens évoluant au sein du sédiment. Toutefois, aucun des indices calculés n'a formellement permis de quantifier précisément le phénomène de dégradation des conditions mésologiques de la fosse centrale. Ces indices ne prenant pas ou très peu en compte les densités d'individus, pourtant révélatrices de la disponibilité de la ressource trophique ou de l'état de dégradation des conditions abiotiques. L'analyse des densités loggées par site révèle un point d'inflexion de son modèle à 137.8m de profondeur, marquant une transition dans la tendance de distribution bathymétrique. Cette profondeur de transition pourrait être associée à la moyenne de la profondeur de brassage annuel, permettant d'assurer le maintien de concentrations en oxygène dissous favorables aux communautés chironomidiennes. Cet axe d'exploration des données pourrait représenter une métrique intéressante, sous-représentée au sein des indices actuels, pour la caractérisation des pressions s'exerçant au sein de l'hypolimnion des grands lacs profonds.

## 5. CONCLUSION

L'analyse des assemblages chironomidiens du Léman met en évidence une trajectoire écologique complexe marquée par trois grandes phases : une richesse taxonomique initialement élevée au cours de l'ère pré-industrielle, suivie d'une diminution de la diversité des taxons sensibles lors de la période d'eutrophisation, puis d'une réorganisation différentielle des assemblages macrobenthiques selon les compartiments lacustres au cours de la ré-oligotrophisation. Aujourd'hui, les communautés profondes témoignent d'un retour vers des conditions proches de l'état de référence, toutefois, le compartiment sublittoral reste marqué par des pressions anthropiques et par la colonisation d'espèces exotiques envahissantes (Zhang et al., 2022). Cette dynamique contraste avec les données historiques et relève d'un retour inachevé vers un état référence. Les zones soumises à l'hypoxie et aux contaminations localisées identifiées attestent encore d'altérations en décalage avec les états de référence, remettant en question la conformité du Léman vis-à-vis des exigences de la DCE. D'un point de vue de l'Ordonnance suisse de protection de eaux, les communautés chironomidiennes de la zone brassée annuellement sont encore en décalage avec les densités attendues d'après les données paléolimnologiques.

Cependant, le Léman se trouve manifestement dans un état de transition, voyant sa dynamique de brassage de référence changer du fait du changement climatique (Dresti et al., 2023). Ainsi, il est de raison de questionner la validité des possibles états de référence définis concernant un lac dont les fréquences, les profondeurs et l'intensité des brassages tendent à diminuer. Malgré les efforts d'assainissement entrepris au sein de son bassin versant et l'amélioration des conditions trophiques observées, les axes d'évolution de l'état écologique du Léman restent incertains. Sans brassage complet, la déplétion en oxygène s'accentuera progressivement, renforçant ainsi les contraintes existantes exerçant une pression sur le compartiment biologique lacustre.

## 6. BIBLIOGRAPHIE

- AFNOR. (2016). *NF T90-393 : Qualité de l'eau—Échantillonnage, traitement et analyse des oligochètes dans les sédiments des eaux de surface continentales*. Association Française de Normalisation.
- Armitage, P. D., Cranston, P. S., & Pinder, L. C. V. (Éds.). (1995). *The Chironomidae*. Springer Netherlands.
- <https://doi.org/10.1007/978-94-011-0715-0>
- Barroin, G. (2003). Phosphore, azote et prolifération des végétaux aquatiques. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, 48(48), 13-25.
- Bendt, T., & Schiffels, S. (2022). *Taxonomie für die Praxis Bestimmungshilfen - Makrozoobenthos (4) Chironomidenlarven : Band 2 - Tanypodinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Podominae, Telmatogetoninae, Buchonomyiinae und Tanytarsini*. LANUV.
- Bendt, T., & Schiffels, S. (2023). *Taxonomie für die Praxis Bestimmungshilfen - Makrozoobenthos (4) Chironomidenlarven : Band 3 - Orthocladiinae*. LANUV.
- Benzécri, J.-P. (1973). *L'analyse des données : Benzécri, J.-P. et al. L'analyse des correspondances* (Vol. 2). Dunod.
- Berg, M. B. (1995). Larval food and feeding behaviour. In P. D. Armitage, P. S. Cranston, & L. C. V. Pinder (Éds.), *The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges* (p. 136-168). Springer Netherlands.
- [https://doi.org/10.1007/978-94-011-0715-0\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0715-0_7)
- Blanc, P., Pelletier, J. P., Moille, J. P., Limniques, C. A. de R. sur les R. T. et E., Blanc, I. N. de la R. A.-U. S. M., Lemanique, R. sur les études et recherches entreprises dans le bassin, Quinquennal 1991-1995, P., & Cipel, C. I. pour la P. des E. du L. L.-L. (1993). *Variabilité spatiale et temporelle des paramètres physico-chimiques et biologiques dans l'eau du Leman*.
- <https://agris.fao.org/search/en/providers/122439/records/6798daadd6a63682f0459f74>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical Ecology with R - Second edition*.
- Braak, C. J. F. ter, & Smilauer, P. (1998). *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows : Software for Canonical Community Ordination (Version 4)*.
- <https://agris.fao.org/search/en/providers/122575/records/647357532c1d629bc97a3a95>
- Brettum, P. (1989). Algen als Indikatoren für die Gewässerqualität in norwegischen Binnenseen. *Norsk institutt for vannforskning (NIVA), Oslo, Norwegian*.
- Brooks, S. J. (2005). Chironomidae. In MacKay, A. Battarbee, R.W. and Birks, H.J.B. (eds) *Global Change in the Holocene* Arnold (Vol. 1, p. 328-341).

- Brooks, S. J., Bennion, H., & Birks, H. J. B. (2001). Tracing lake trophic history with a chironomid–total phosphorus inference model. *Freshwater Biology*, 46(4), 513-533. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00684.x>
- Brooks, S. J., Langdon, P. G., & Heiri, O. (2007). *The identification and Use of Palearctic Chironomidae Larvae in Paleoecology*. Quaternary Research Association.
- Brundin, L. (1949). *Chironomiden und andere bodentiere der südschwedischen urgebirgsseen: Ein beitrag zur kenntnis der bodenfaunistischen charakterzüge schwedischer oligotropher seen*. Fiskeristyrelsen. <https://urn.kb.se/resolve?urn=urn:nbn:se:havochvatten:diva-403>
- Brundin, L. (1951). The relation of O<sub>2</sub>-microstratification at the mud surface to the ecology of the profundal bottom fauna. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 32-42.
- Butler, M. G. (1982). A 7-year life cycle for two Chironomus species in arctic Alaskan tundra ponds (Diptera: Chironomidae). *Canadian Journal of Zoology*, 60(1), 58-70. <https://doi.org/10.1139/z82-008>
- Canton de Vaud. (2024). *Bilan 2024 de l'épuration Vaudoise*.
- CIPEL. (2022). *Rapport sur les études et recherches entreprises dans le bassin lémanique—Campagne 2021*. Commission internationale pour la protection des eaux du Léman.
- CIPEL. (2024). *Rapport sur les études et recherches entreprises dans le bassin Lémanique en 2023* (p. 306).
- Dedieu, N., & Verneaux, V. (2019). *Guide d'identification des larves de Chironomidae (Diptères, Insecta) des hydrosystèmes lacustres de France. Systématique des sous-familles d'Orthocladiinae, de Chironominae (Chironomini, Tanytarsini, Pseudochironomini), de Tanypodinae, de Prodiamesinae et de Diamesinae. Version 2*.
- DGE. (2024). *Qualité des eaux superficielles 2018—2022* (p. 168). Direction générale de l'environnement.
- DGE. (2025, juin). *Suivi des zones littorales lacustres (Jura et Préalpes) basé sur les macroinvertébrés—Guide Méthodologique*.
- Di Veroli, A., Selvaggi, R., Pellegrino, R. M., & Goretti, E. (2010). Sediment toxicity and deformities of chironomid larvae in Lake Piediluco (Central Italy). *Chemosphere*, 79(1), 33-39. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.01.057>
- Dixon, P. (2003). VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 927-930. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02228.x>
- Dorioz, J., Quetin, P., Lazzarotto, J., Bosse, J., & Moille, J. (2004). Bilan du phosphore dans un bassin versant du lac Léman : Conséquences pour la détermination de l'origine des flux exportés. *Revue*

des sciences de l'eau / *Journal of Water Science*, 17(3), 329-354.  
<https://doi.org/10.7202/705537ar>

Drake, C. M. (1982). Seasonal dynamics of Chironomidae (Diptera) on the Bulrush *Schoenoplectus lacustris* in a chalk stream. *Freshwater Biology*, 12(3), 225-240.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1982.tb00618.x>

Dresti, C., Rogora, M., & Fenocchi, A. (2023). Hypolimnetic oxygen depletion in a deep oligomictic lake under climate change. *Aquatic Sciences*, 85(1), 4.  
<https://doi.org/10.1007/s00027-022-00902-2>

Dufrene, M., & Legendre, P. (1997). Species Assemblages and Indicator Species : The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345-366.  
<https://doi.org/10.2307/2963459>

Eggermont, H., De Deyne, P., & Verschuren, D. (2007). Spatial variability of chironomid death assemblages in the surface sediments of a fluctuating tropical lake (Lake Naivasha, Kenya). *Journal of Paleolimnology*, 38(3), 309-328.  
<https://doi.org/10.1007/s10933-006-9075-9>

Eggermont, H., & Heiri, O. (2012). The chironomid-temperature relationship : Expression in nature and palaeoenvironmental implications. *Biological Reviews*, 87(2), 430-456.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00206.x>

Flannagan, J. F. (1970). Efficiencies of Various Grabs and Corers in Sampling Freshwater Benthos. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 27(10), 1691-1700.  
<https://doi.org/10.1139/f70-191>

Forel. (1895). *Le Léman, monographie limnologique. Volume 2*. Lausanne, Librairie de l'Université.  
<http://archive.org/details/lelmanmonograp02fore>

Forel. (1904). *Le Léman, monographie limnologique. Volume 3*. Lausanne, Librairie de l'Université.  
<http://archive.org/details/lelmanmonograp03fore>

Forel, F. A. (1892). *Le Léman : Monographie limnologique. Volume 1*. F. Rouge.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.124608>

Frey, D. G. (1988). Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology*, 1(3), 179-191.  
<https://doi.org/10.1007/BF00177764>

Frossard, V., Millet, L., Verneaux, V., Jenny, J.-P., Arnaud, F., Magny, M., & Perga, M.-E. (2014). Depth-specific responses of a chironomid assemblage to contrasting anthropogenic pressures : A palaeolimnological perspective from the last 150 years. *Freshwater Biology*, 59(1), 26-40.  
<https://doi.org/10.1111/fwb.12243>

Frossard, V., Verneaux, V., & Giraudoux, P. (2017). Quantitative

assessment of the reliability of chironomid remains in paleoecology : Effects of count density and sample size. *Journal of Paleolimnology*, 57(2), 205-212.  
<https://doi.org/10.1007/s10933-016-9927-x>

Gallepp, G. W. (1979). Chironomid influence on phosphorus release in sediment-water microcosms. *Ecology*, 60, 547-556.

Goretti, E., Pallottini, M., Pagliarini, S., Catasti, M., La Porta, G., Selvaggi, R., Gaino, E., Di Giulio, A. M., & Ali, A. (2020). Use of Larval Morphological Deformities in Chironomus plumosus (Chironomidae: Diptera) as an Indicator of Freshwater Environmental Contamination (Lake Trasimeno, Italy). *Water*, 12(1), 1. <https://doi.org/10.3390/w12010001>

Gourlay, C., Tusseau-Vuillemin, M.-H., Garric, J., & Mouchel, J.-M. (s. d.). Effect of dissolved organic matter of various origins and biodegradabilities on the bioaccumulation of polycyclic aromatic hydrocarbons in Daphnia magna. *Environ Toxicol Chem*, 22, 1288-1294.

Hansson, L.-A., Ekvall, M. K., Ekvall, M. T., Ahlgren, J., Holm, W. S., Dessborn, L., & Brönmark, C. (2014). Experimental evidence for a mismatch between insect emergence and waterfowl hatching under increased spring temperatures. *Ecosphere*, 5(9), art120.

<https://doi.org/10.1890/ES14-00133.1>

Hartigan, J. A., & Wong, M. A. (1979). Algorithm AS 136 : A K-Means Clustering Algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)*, 28(1), 100-108. <https://doi.org/10.2307/2346830>

Hayford, B. L., Caires, A. M., Chandra, S., & Girdner, S. F. (2015). Patterns in Benthic Biodiversity Link Lake Trophic Status to Structure and Potential Function of Three Large, Deep Lakes. *PLOS ONE*, 10(1), e0117024. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117024>

IGKB. (2005). *Limnologischer Zustand des Bodensees* (p. 75).

Jacquet, S. (2017). *Suivi scientifique du lac du Bourget - année 2017* (p. 215). INRA, Cisalb, Agence de l'eau - RMC, Univ Savoie Mont blanc.

Jane, S. F., Hansen, G. J., Kraemer, B. M., Leavitt, P. R., Mincer, J. L., North, R. L., Pilla, R. M., Stetler, J. T., Williamson, C. E., & Woolway, R. I. (2021). Widespread deoxygenation of temperate lakes. *Nature*, 594(7861), 66-70.

Jenny, J.-P., Avrillier, J.-N., Cachera, S., Costel, C., Crépin, L., Iter-Desgué, O., Goulon, C., Guillard, J., Hamelet, V., Hustache, J.-C., Jacquet, S., Lainé, L., Perney, P., Quétin, P., Raphy, J., Rautureau, C., Rimet, F., Rasconi, S., & Khac, V. T. (2023). *Suivi environnemental des eaux du lac du Bourget pour l'année 2023*.

Juget, J. (1958). *Recherches sur la faune de fond du Léman et du Lac d'Annecy*.

- Juget, J. (1967). *La faune benthique du Léman : Modalités et déterminisme écologiques du peuplement* [PhD Thesis].
- Klein, A. (2013). *Assessment of the input from the tributaries into the lake geneva and into the rhone downstream of geneva* (Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., p. 120-140).
- Kohshima, S. (1984). A novel cold-tolerant insect found in a Himalayan glacier. *Nature*, 310, 225-227. <https://doi.org/10.1038/310225a0>
- Kovalenko, K. E., Brady, V. J., Ciborowski, J. J. H., Ilyushkin, S., & Johnson, L. B. (2014). Functional Changes in Littoral Macroinvertebrate Communities in Response to Watershed-Level Anthropogenic Stress. *PLOS ONE*, 9(7), e101499. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101499>
- Lang, C. (1975). Influence des rejets de la station d'épuration de Vidy sur la faune benthique du Léman. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19, 1182-1192.
- Lang, C. (1999). Evolution de l'état trophique du Léman entre 1990 et 1998 indiquée par les communautés de vers présentes à 150 m de profondeur. *Rapport de la commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution*, 101-110.
- Langdon, P. G., Ruiz, Z., Brodersen, K. P., & Foster, I. D. L. (2006). Assessing lake eutrophication using chironomids : Understanding the nature of community response in different lake types. *Freshwater Biology*, 51(3), 562-577. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01500.x>
- Larocque, I. (2015) Defining reference conditions using chironomids preserved in the sediment of a large perialpine lake (Lake Geneva, Switzerland). *Not published*, -
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Lepori, F., Bridel, D., Marle, P., Plagellat, C., & Menétrey, N. (2025). *Evaluation de la qualité de l'eau des lacs : Proposition d'une méthode appliquée au lac de Joux (Canton de Vaud)* (p. 22). Direction générale de l'environnement, DIREV. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.15303985>
- Lesage, L., & Harrison, A. D. (1981). Taxonomy of *Cricotopus* species (Diptera : Chironomidae) from Salem Creek, Ontario. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario*, 111, 57--114.
- Lindegaard, C. (1995). Classification of water-bodies and pollution. In P. D. Armitage, P. S. Cranston, & L. C. V. Pinder (Éds.), *The Chironomidae : Biology and ecology of non-biting midges* (p. 385-404). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-0715-0\\_15](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0715-0_15)

- Linevitch, A. A. (1963). K biologii komarov semeistva Tendipedidae « Biologiya bespozvonochnykh Baikala ». *Trudy Limnologicheskogo Instituta*, 3-48.
- Little, J. L., Hall, R. I., Quinlan, R., & Smol, J. P. (2000). Past trophic status and hypolimnetic anoxia during eutrophication and remediation of Gravenhurst Bay, Ontario: Comparison of diatoms, chironomids, and historical records. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(2), 333-341. <https://doi.org/10.1139/f99-235>
- Lods-Crozet, B. (1987). *Faunistique et écologie des larve de chironomidés (dipetra) du Léman* (p. 23). Université de Genève.
- Lods-Crozet, B. (2011). *Changes in the zoobenthic communities in lake geneva (petit lac)* (Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut).
- Lods-Crozet, B. (2020). *Flux d'espèces exogènes envahissantes benthiques dans le Léman* (app. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., p. 212-221).
- Lods-Crozet, B., & Chevalley, P.-A. (2016). *Evolution du zoobenthos profond du Léman*. Direction générale de l'environnement.
- Loizeau, j.-l., makri, s., arpagaus, p., ferrari, b., casado-martinez, c., benejam, t., & marchand, p. (2017). Metallic and organic micropollutants in the surface sediments of lake geneva. *Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux léman contre pollut.*, 143-198.
- Luo, W., Han, W., Ni, Z., Lin, Q., Sun, W., Wang, Y., You, Y., & Zhang, E. (2023). Re-evaluating coring sites in paleolimnological studies of a large, deep lake based on chironomid assemblage representativeness. *Ecological Indicators*, 154, 110848. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110848>
- Nicacio, G., & Juen, L. (2015). Chironomids as indicators in freshwater ecosystems: An assessment of the literature. *Insect Conservation and Diversity*, 8(5), 393-403. <https://doi.org/10.1111/icad.12123>
- Nogaro, G., & Steinman, A. D. (2014). Influence of ecosystem engineers on ecosystem processes is mediated by lake sediment properties. *Oikos*, 123(4), 500-512. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00978.x>
- Noyer, R. (2024). *Impact de la baisse des concentrations de phosphore sur le réseau trophique lacustre* (Rapport CIPEL). <https://www.cipel.org/catalogue/impact-de-la-baisse-des-concentrations-de-phosphore-sur-le-reseau-tropheique-lacustre/>
- Office fédéral de l'environnement (OFEV). (2022). *Eaux suisses—Etat et mesures*. Confédération suisse.
- Paterson, A. M., Köster, D., Reavie, E. D., & Whitmore, T. J. (2020). Preface: Paleolimnology and lake management. *Lake and Reservoir Management*, 36(3), 205-209. <https://doi.org/10.1080/10402381.2020.1805998>
- Peng, N., Lemmin, U., Mettra, F., Reiss, R. S., & Barry, D. A. (2024).

Deepwater Renewal in a Large, Deep Lake (Lake Geneva): Identifying and Quantifying Winter Cooling Processes Using Heat Budget Decomposition. *Water Resources Research*, 60(4), e2023WR034936.

<https://doi.org/10.1029/2023WR034936>

Perga, M.-E., Frossard, V., Jenny, J.-P., Alric, B., Arnaud, F., Berthon, V., Black, J., Domaizon, I., Giguet-covex, C., Kirkham, A., Magny, M., Manca, M., Marchetto, A., Millet, L., Paillès, C., Pignol, C., Poulenard, J., Reyss, J.-L., Rimet, F., ... Verneaux, V. (2015). High-resolution paleolimnology opens new management perspectives for lakes adaptation to climate warming. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00072>

Pinder, & Reiss. (1983). The larvae of Chironominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region-Keys and diagnoses. *Larvae*. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1570854175201464448>

Quetin, P. (2005). *Assessemment of the input from the tributaries into the lake Geneva and into the rhone downstream of Geneva* (Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., p. 131-156).

Rae, J. G. (2004). The Colonization Response of Lotic Chironomid Larvae to Substrate Size and Heterogeneity. *Hydrobiologia*, 524(1), 115-124. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.00036126.50550.13>

Rao, C. R. (1995). A review of canonical coordinates and an alternative to correspondence analysis using Hellinger distance. *Qüestiió*, 19(1-2-3), 23-63.

Rapin, F., Nirel, P., Revaclier, R., Lazzarotto, J., & Corvi, C. (2001). *Evolution physico-chimique des eaux du Léman—Campagne 2000*. 37-72.

Raunio, J., Paasivirta, L., & Hämäläinen, H. (2010). Assessing lake trophic status using spring-emerging chironomid pupal exuviae. Vol. 176(1), 61-73.

Roberts, D. W. (2025). *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology* (Version 2.1-2) [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/index.html>

Rossaro, B., Marziali, L., & Boggero, A. (2022). Response of Chironomids to Key Environmental Factors: Perspective for Biomonitoring. *Insects*, 13(10), 911. <https://doi.org/10.3390/insects13100911>

Rossaro, B., Solimini, A., Lencioni, V., Marziali, L., Giacchini, R., & Parenti, P. (2007). The relationship between body size, pupal thoracic horn development and dissolved oxygen in Chironomini (Diptera: Chironomidae). *Fundamental and Applied Limnology*, 169(4), 331-339. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2007/0169-0331>

Sabaratnam, S., & Oriez, A. (2019). *Assessment of the input from the*

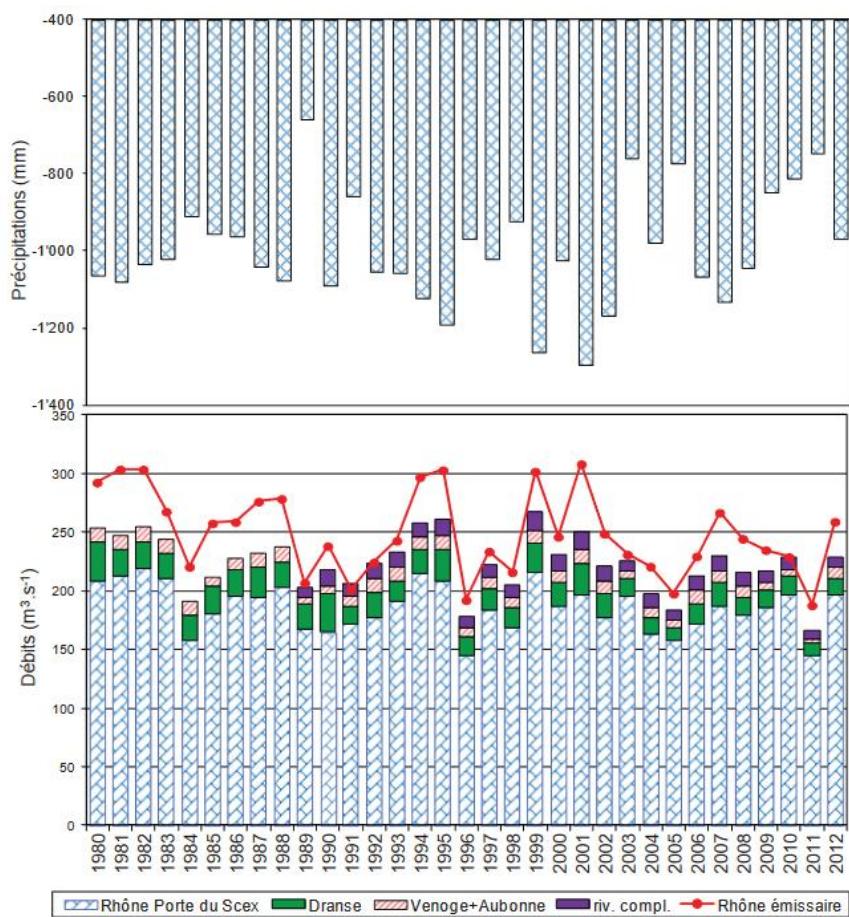
- tributaries into the lake Geneva and into the Rhône downstream Geneva* (Rapp. Comm. int. prot. eaux Léman contre pollut., p. 117-135). CIPEL.
- Saether, O. A. (1979). Chironomid communities as water quality indicators. *Ecography*, 2(2), 65-74. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1979.tb00683.x>
- Saether, O. A. (1980). The influence of eutrophication on deep lake benthic invertebrate communities. In S. H. Jenkins (Ed.), *Eutrophication of Deep Lakes* (p. 161-180). Pergamon. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-026024-2.50014-6>
- Saether, O., & Willassen, E. (1987). *Four new species of Diamesa Meigen 1835 (Diptera: Chironomidae) from the glaciers of Nepal*. *Suppl 29*.
- Schiffels, S. (2021). *Taxonomie für die Praxis Bestimmungshilfen - Makrozoobenthos (4) Chironomidenlarven: Band 1 - Chironomini*. LANUV.
- SECOE. (2008). *Etat écologique du Petit Lac en 2008. Rapport Direction générale de l'eau*. Canton de Genève.
- Seminara, M., Bazzanti, M., & Tamorri, C. (1990). Sublittoral and profundal chironomid (Diptera) communities of Lake Vico (Central Italy): Relationship to the trophic level. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 26(2-3), 183-193. <https://doi.org/10.1051/limn/1990016>
- Serra, S. R. Q., Cobo, F., Graça, M. A. S., Dolédec, S., & Feio, M. J. (2016). Synthesising the trait information of European Chironomidae (Insecta: Diptera): Towards a new database. *Ecological Indicators*, 61, 282-292. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.09.028>
- Soares, L. M. V., Desgué-Itier, O., Barouillet, C., Casenave, C., Domaizon, I., Frossard, V., Hairston, N. G., Lami, A., Lemaire, B. J., Saulnier, G., Soulignac, F., Vinçon-Leite, B., & Jenny, J. (2025). Unraveling Lake Geneva's hypoxia crisis in the Anthropocene. *Limnology and Oceanography Letters*, 10(1), 113-121. <https://doi.org/10.1002/lol2.10435>
- Stuijfzand, S. C., Helms, M., Kraak, M. H. S., & Admiraal, W. (2000). Interacting Effects of Toxicants and Organic Matter on the Midge *Chironomus riparius* in Polluted River Water. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 46(3), 351-356. <https://doi.org/10.1006/eesa.2000.1918>
- Vallenduuk, H. J. (2017). *Chironomini Larvae of Western European Lowlands (Diptera: Chironomidae): Keys with Notes to the Species: with a Redescription of Glyptotendipes (Caulochironomus) Nagorskayaiae and a First Description of Glyptotendipes (Caulochironomus) Kaluginae New Species*. Erik Mauch Verlag.
- Vedamanikam, V. J., & Shazilli, N. a. M. (2008). The effect of multi-generational exposure to metals and resultant change in median lethal

- toxicity tests values over subsequent generations. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 80(1), 63-67. <https://doi.org/10.1007/s00128-007-9317-1>
- Verneaux, V. (1996). *Structure, dynamique spatiale et temporelle du peuplement chironomidien du lac de l'abbaye (massif du jura) et approche typologique. Relation entre la topologie larvaire et la structuration des peuplements émergents* [These de doctorat, Besançon]. <https://theses.fr/1996BESA2036>
- Verneaux, V., & Aleya, L. (1998). Bathymetric distributions of chironomid communities in ten French lakes: Implications on lake classification. *Archiv für Hydrobiologie*, 209-228.
- Verneaux, V., & Millet, L. (2011). *Les macroinvertébrés benthiques des lacs Léman et Annecy: Indice Biologique Lacustre 2011—Evolution temporelle des peuplements*. UMR CNRS/UFC 6249 Chrono-Environnement - Université de Franche-Comté, Besançon.
- Vonlanthen, P., Bittner, D., Hudson, A. G., Young, K. A., Müller, R., Lundsgaard-Hansen, B., Roy, D., Di Piazza, S., Largiader, C. R., & Seehausen, O. (2012). Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature*, 482(7385), 357-362. <https://doi.org/10.1038/nature10824>
- Walker, I. R. (1987). Chironomidae (Diptera) in paleoecology. *Quaternary Science Reviews*, 6(1), 29-40. [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(87\)90014-X](https://doi.org/10.1016/0277-3791(87)90014-X)
- Walker, I. R., & Mathewes, R. W. (1987). Chironomids, Lake Trophic Status, and Climate. *Quaternary Research*, 28(3), 431-437. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(87\)90010-X](https://doi.org/10.1016/0033-5894(87)90010-X)
- Ward, J. M., & Ricciardi, A. (2007). Impacts of Dreissena invasions on benthic macroinvertebrate communities: A meta-analysis. *Diversity and Distributions*, 13(2), 155-165. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00336.x>
- Warwick, W. F. (1975). The impact of man on the Bay of Quinte, Lake Ontario, as shown by the subfossil chironomid succession (Chironomidae, Diptera). *Internationale Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*. <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/03680770.1974.11896423>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (Springer-Verlag New York). <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Wiederholm, T. (1980). Use of Benthos in Lake Monitoring. *Journal (Water Pollution Control Federation)*, 52(3), 537-547.
- Wolfram, G., Argillier, C., de Bortoli, J., Buzzi, F., Dalmiglio, A., Dokulil, M. T., Hoehn, E., Marchetto, A., Martinez, P.-J., Morabito, G., Reichmann, M., Remec-Rekar, Š., Riedmüller, U., Rioury, C., Schaumburg, J., Schulz, L., &

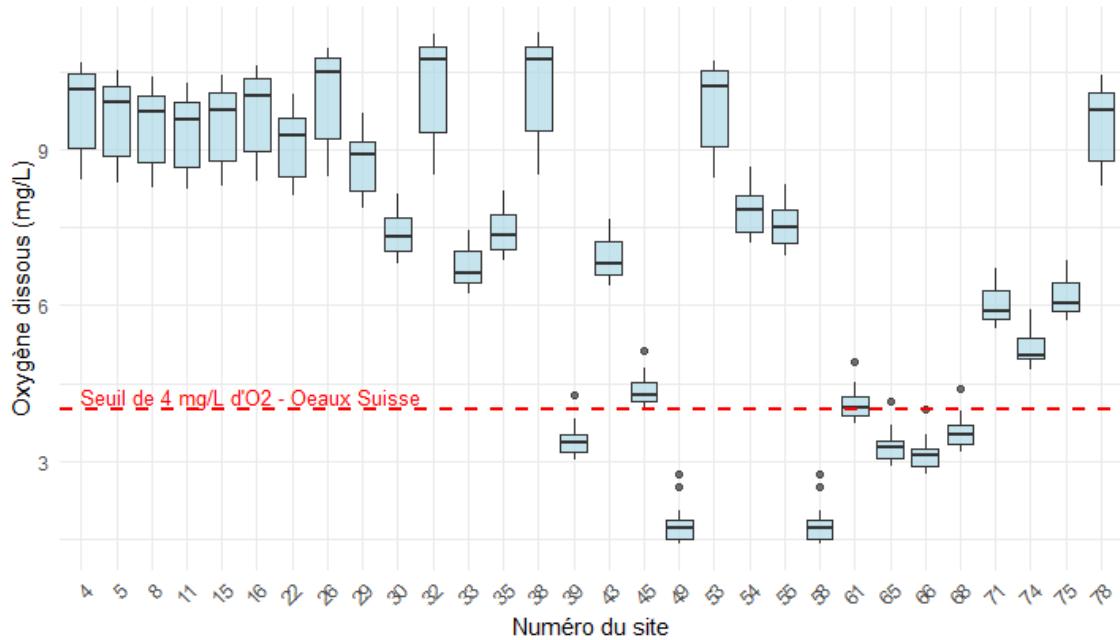
- Urbanič, G. (2009). Reference conditions and WFD compliant class boundaries for phytoplankton biomass and chlorophyll-a in Alpine lakes. *Hydrobiologia*, 633(1), 45-58. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9875-9>
- Woolway, R. I., Kraemer, B. M., Lengers, J. D., Merchant, C. J., O'Reilly, C. M., & Sharma, S. (2020). Global lake responses to climate change. *Nature Reviews Earth & Environment*, 1(8), 388-403. <https://doi.org/10.1038/s43017-020-0067-5>
- Woolway, R. I., Zhang, Y., Jennings, E., Zohary, T., Jane, S. F., Jansen, J., Weyhenmeyer, G. A., Long, D., Fleischmann, A., Feng, L., Qin, B., Shi, K., Shi, H., Wang, W., Tong, Y., Zhang, G., Zscheischler, J., Ren, Z., & Jeppesen, E. (2025). Extreme and compound events in lakes. *Nature Reviews Earth & Environment*, 6(9), 593-611. <https://doi.org/10.1038/s43017-025-00710-w>
- Wotton, R. S. (1994). Particulate and Dissolved Organic Matter as Food. In *The Biology of Particles in Aquatic Systems, Second Edition* (2<sup>e</sup> éd.). CRC Press.
- Zebrowska, A. (1914). *Recherches sur les larves de Chironomides du lac Léman*.
- Zhang, H., Yohannes, E., & Rothhaupt, K.-O. (2022). The Potential Impacts of Invasive Quagga and Zebra Mussels on Macroinvertebrate Communities : An Artificial Stone Substrate Based Field Experiment Using Stable Isotopes. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.887191>

## 7. ANNEXES

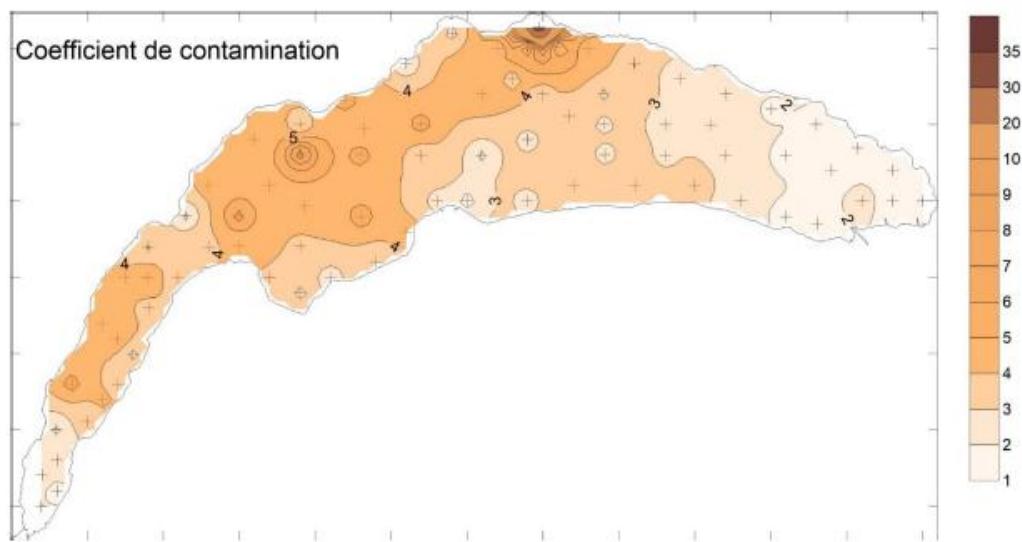
Annexe I : Débits moyens annuels des tributaires et précipitations annuelles à la station de Thonon-les-Bains (Klein, 2013)



Annexe II : Variation intra-annuelle (2024) des concentrations en oxygène dissous pour l'année 2024 (données OLA).



Annexe IV : Distribution spatiale des coefficients de contamination dans les sédiments superficiels du Léman. Les intervalles de valeurs de coefficient sur l'échelle de couleur changent à 10 pour une meilleure lisibilité (Loizeau et al., 2017).



Annonce V : Tableau de contingence de la faune chironomidienne du Léman 2025 par échantillons. Le suffixe « \_p » correspond aux abondances de pupes.

Année	Lac	Obs	Profondeur m	ID Station	Site	Benne	Kmeans	Densité	Surface échantillonnée m <sup>2</sup>	Abondance core	Non identifié	Chironomus anthracinus-type	Chironomus	Chironomus anthracinus-type P	Chironomus plumosus-type	Cricotopus bicinctus	Endochironomus tendens	Harnischia sp.	Macropelopia cf. nebulosa P
2025	Leman	Jimenez	46	GEPlac-4-1	4	1	3	1466.7	0.0225	33	0	0	0	0	0	0	1	0	0
2025	Leman	Jimenez	46	GEPlac-4-2	4	2	3	2666.7	0.0225	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	46	GEPlac-4-3	4	3	3	1822.2	0.0225	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	55	GEPlac-6-1	6	1	3	1466.7	0.0225	33	0	0	0	0	0	1	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	55	GEPlac-6-2	6	2	3	1244.4	0.0225	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	62	GEPlac-8-1	8	1	3	1155.6	0.0225	26	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	62	GEPlac-8-2	8	2	3	1511.1	0.0225	34	0	0	0	0	0	0	0	0	1
2025	Leman	Jimenez	62	GEPlac-8-3	8	3	3	1511.1	0.0225	34	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	67	FRPlac-11-1	11	1	1	1244.4	0.0225	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	67	FRPlac-11-2	11	2	1	1244.4	0.0225	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	67	FRPlac-11-3	11	3	1	1600.0	0.0225	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	60	FRPlac-15-1	15	1	1	1822.2	0.0225	41	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	60	FRPlac-15-2	15	2	1	1066.7	0.0225	42	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	60	FRPlac-15-3	15	3	1	2088.9	0.0225	47	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	50	VDPlac-16-1	16	1	3	3511.1	0.0225	79	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	50	VDPlac-16-2	16	2	3	4088.9	0.0225	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	50	VDPlac-16-3	16	3	3	4222.2	0.0225	95	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	78	FRGlac-22-1	22	1	1	2222.2	0.0225	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	78	FRGlac-22-2	22	2	1	2622.2	0.0225	59	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	78	FRGlac-22-3	22	3	1	2488.9	0.0225	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	33	FRGlac-26-1	26	1	4	11111.1	0.0225	250	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	33	FRGlac-26-2	26	2	4	7555.6	0.0225	170	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	33	FRGlac-26-3	26	3	4	9511.1	0.0225	214	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	95	VDGlac-29-1	29	1	4	4311.1	0.0225	97	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	95	VDGlac-29-2	29	2	4	5777.8	0.0225	130	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	95	VDGlac-29-3	29	3	4	3688.9	0.0225	83	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	151	FRGlac-30-1	30	1	8	3022.2	0.0225	68	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	151	FRGlac-30-2	30	2	8	3244.4	0.0225	73	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	151	FRGlac-30-3	30	3	8	3644.4	0.0225	82	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	22	VDGlac-32-1	32	1	6	4666.7	0.0225	105	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	22	VDGlac-32-2	32	2	6	3066.7	0.0225	87	1	2	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	22	VDGlac-32-3	32	3	6	5111.1	0.0225	115	0	2	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	173	FRGlac-33-1	33	1	8	3200.0	0.0225	72	1	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	173	FRGlac-33-2	33	2	8	3422.2	0.0225	77	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	173	FRGlac-33-3	33	3	8	3600.0	0.0225	81	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	149	VDGlac-35-1	35	1	8	3333.3	0.0225	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	149	VDGlac-35-2	35	2	8	3733.3	0.0225	84	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	149	VDGlac-35-3	35	3	8	3600.0	0.0225	81	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	21	VDGlac-38-1	38	1	6	3955.6	0.0225	89	0	1	0	0	1	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	21	VDGlac-38-2	38	2	6	4488.9	0.0225	101	0	0	0	1	1	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	21	VDGlac-38-3	38	3	6	4577.8	0.0225	103	0	0	0	0	3	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	269	FRGlac-39-1	39	1	7	3644.4	0.0225	82	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	269	FRGlac-39-2	39	2	7	3822.2	0.0225	86	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	269	FRGlac-39-3	39	3	7	3777.8	0.0225	85	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	167	FRGlac-43-1	43	1	8	4088.9	0.0225	110	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	167	FRGlac-43-2	43	2	8	5422.2	0.0225	122	0	0	0	0	0	0	0	0	2
2025	Leman	Jimenez	244	VDGlac-45-2	45	2	8	4311.1	0.0225	97	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	244	VDGlac-45-1	45	1	8	4355.6	0.0225	98	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2025	Leman	Jimenez	244	VDGlac-45-3	45	3	8	4577.8	0.0225	103	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Site	Benne	Macropelopia sp.	Micropsectra contracts-type	Micropsectra contracts P	Micropsectra radialis-type	Micropsectra sp.	Paracladopelma nigritulum-type	Paracladopelma nigritulum-type P	Paracladopelma spp.	Paratendipes albimanus	Polypedium nubeculosum	Procladius (Holotanypus)	Procladius (Holotanypus) P	Prodiamesa olivacea
4	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
4	2	0	6	0	0	0	0	0	0	0	1	24	0	0
4	3	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	10	0	0
6	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	10	0	0
6	2	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	6	1	0
8	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	0
8	2	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	9	0	0
8	3	0	1	0	0	0	0	5	0	0	0	4	0	0
11	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
11	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
11	3	3	1	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
15	1	2	3	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0
15	2	2	1	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
15	3	2	5	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
16	1	1	20	0	0	0	0	4	0	0	0	18	0	0
16	2	1	22	0	0	0	0	4	0	0	0	28	0	0
16	3	0	28	0	0	0	0	8	0	0	0	15	0	0
22	1	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
22	2	3	6	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
22	3	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
26	1	0	184.24	0	0	0	0	0	0	0	0	7.84	0	0
26	2	0	95.76	2.28	0	0	0	0	0	0	0	9.12	0	0
26	3	0	134.16	0	0	0	0	0	0	0	0	18.72	0	0
29	1	1	25	0	0	0	0	6	0	0	0	2	0	0
29	2	1	58	0	1	0	0	8	0	0	0	0	0	0
29	3	1	9	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
30	1	1	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
30	2	5	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
30	3	1	8	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
32	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
32	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	0	0
32	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	1	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
33	2	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0
33	3	3	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0
35	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
35	2	0	7	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
35	3	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
38	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
38	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0
38	3	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
39	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
39	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
39	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
43	1	3	11	0	1	0	0	6	0	0	0	0	1	0
43	2	1	4	0	0	0	0	21	1	0	0	0	1	1
45	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
45	1	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0
45	3	1	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0
49	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
49	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
53	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
54	1	0	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0
54	2	2	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
54	3	1	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0
55	1	1	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
55	2	2	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0
55	3	1	2	0	0	0	0	10	0	2	0	0	0	0
58	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
58	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
61	3	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0
61	1	1	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
65	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
65	2	0	0	0	0	1	0	4	0	0	0	0	0	0
65	1	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
66	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
66	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
66	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
68	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
68	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
68	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
71	1	0	10	0	0	0								

Site	Benne	<i>Sergentia coracina</i>	<i>Sergentia coracina</i> P	<i>Sergentia</i> spp.	Tanytarsini sp.	<i>Tanytarsus</i> cf. <i>debilis</i>	<i>Tanytarsus lugens</i> gr
4	1	12	0	0	0	0	1
4	2	13	1	3	0	0	0
4	3	10	3	0	0	0	0
6	1	3	0	0	0	0	0
6	2	2	0	0	0	0	0
8	1	1	0	0	0	0	0
8	2	1	0	0	0	0	0
8	3	2	0	0	0	0	0
11	1	0	0	0	0	0	0
11	2	0	0	0	0	0	0
11	3	0	0	0	0	0	0
15	1	1	0	0	0	0	0
15	2	0	0	0	0	0	0
15	3	0	0	0	0	0	0
16	1	2	0	0	0	0	0
16	2	19	0	0	0	0	0
16	3	6	0	0	0	0	0
22	1	0	0	0	0	0	0
22	2	0	0	0	0	0	0
22	3	0	0	0	0	0	0
26	1	0	3.92	0	0	0	0
26	2	2.28	4.56	0	0	0	0
26	3	0	3.12	0	0	0	0
29	1	1	1	0	1	0	0
29	2	0	0	0	0	0	0
29	3	1	0	0	0	0	0
30	1	0	0	0	0	0	0
30	2	0	0	0	0	0	0
30	3	0	0	0	0	0	0
32	1	13	25	0	0	0	0
32	2	4	8	0	0	0	0
32	3	10	33	0	0	0	0
33	1	0	0	0	0	0	0
33	2	0	0	0	0	0	0
33	3	0	0	0	0	0	0
35	1	0	0	0	0	0	0
35	2	0	0	0	0	0	0
35	3	0	0	0	0	0	0
38	1	5	3	0	0	0	0
38	2	6	10	0	0	0	0
38	3	4	11	0	0	0	0
39	1	0	0	0	0	1	0
39	3	0	0	0	0	0	0
39	2	0	0	0	0	0	0
43	1	0	0	0	0	0	0
43	2	0	1	0	0	0	0
45	2	0	0	0	0	0	0
45	1	0	0	0	0	0	0
45	3	0	0	0	0	0	0
49	1	0	0	0	0	0	0
49	2	0	0	0	0	0	0
49	3	0	0	0	0	0	0
53	1	1	0	0	0	0	0
53	2	0	0	0	0	0	0
54	1	0	0	0	0	0	0
54	2	0	0	0	0	0	0
54	3	0	0	0	0	0	0
55	1	0	0	0	0	0	0
55	2	1	0	0	0	0	0
55	3	0	0	0	0	0	0
58	1	0	0	0	0	0	0
58	2	0	0	0	0	0	0
58	3	0	0	0	0	0	0
61	2	0	0	0	0	0	0
61	3	0	0	0	0	0	0
61	1	0	0	0	0	0	0
65	3	0	0	0	0	0	0
65	2	0	0	0	0	0	0
65	1	0	0	0	0	0	0
66	1	0	0	0	0	0	0
66	2	0	0	0	0	0	0
66	3	0	0	0	0	0	0
68	1	0	0	0	0	0	0
68	2	0	0	0	0	0	0
68	3	0	0	0	0	0	0
71	1	0	0	0	0	0	0
71	2	0	0	0	0	0	0
71	3	0	0	0	1	0	0
74	1	0	0	0	0	0	0
74	2	0	0	0	0	0	0
74	3	0	0	0	0	0	0
75	2	0	0	0	0	0	0
75	3	0	0	0	0	0	0
75	1	0	0	0	0	0	0
78	1	0	0	0	0	0	0
78	2	0	0	0	0	0	0
78	3	0	0	0	0	0	0