

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 6 (1975)

Artikel: Évolution du couvert végétal de la Rade de Genève
Autor: Lachavanne, Jean-Bernard / Wattenhofer, Roger
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099064>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 17.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Evolution du couvert végétal de la Rade de Genève

JEAN-BERNARD LACHAVANNE & ROGER WATTENHOFER

Résumé

LACHAVANNE, J.-B. & R. WATTENHOFER (1975). Evolution du couvert végétal de la Rade de Genève. *Saussurea* 6: 217-230.

Une étude comparative de la colonisation macrophytique de la Rade de Genève à partir d'un article de B. P. G. Hochreutiner publié en 1897 et d'une étude récente est effectuée. La comparaison cartographique de deux situations séparées de plus de 70 ans permet d'apprécier les principales transformations pour lesquelles une explication est tentée.

Abstract

LACHAVANNE, J.-B. & R. WATTENHOFER (1975). Evolution of the plant cover of the roadstead of Geneva. *Saussurea* 6: 217-230. In French.

The authors, starting from a paper published by B. P. G. Hochreutiner in 1897, have made a comparative study of the macrophyte colonization of the roadstead of Geneva. Their recent observations and those made by Hochreutiner more than 70 years earlier, are compared by means of maps. An attempt to explain the principal transformations is made.

Introduction

Dans un article publié en 1897 dans le "Bulletin de l'Herbier Boissier", intitulé "Notice sur la répartition des phanérogames dans le Rhône et dans le port de Genève", B. P. G. Hochreutiner, auteur de plusieurs articles sur les plantes aquatiques en particulier sur le genre *Zannichellia*, décrit avec beaucoup de précision "la répartition topographique" des macrophytes de la rade. Suite à l'étude que nous venons d'achever sur la répartition des macrophytes du Léman (LACHAVANNE & WATTENHOFER, 1974) dans laquelle la rade est traitée en détail, il nous a semblé intéressant de comparer ces deux situations séparées de plus de 70 ans afin de suivre le comportement des différentes espèces. Dans cette optique, nous présentons dans un premier paragraphe, la situation en 1897 puis celle que nous avons étudiée en 1972-1973. Enfin à travers l'analyse comparative nous dégagerons les principales transformations pour lesquelles nous tenterons de trouver une explication.

La végétation du port de Genève en 1897

Nous donnons ici un extrait tiré de l'article de HOCHREUTINER (1897) sur la "répartition topographique" des phanérogames dans le Rhône et dans le port de Genève.

"Le port de Genève mesure environ 650 m de large sur 800 m de long. Il est traversé en son milieu et dans sa plus grande longueur par le courant du Rhône dont la largeur, à cet endroit, est à peu près égale à l'espace compris entre les deux jetées; un peu moins de 200 m. La profondeur moyenne est de 3-5 m.

Si nous traversons le port dans sa plus grande largeur, depuis le quai des Pâquis jusqu'au quai des Eaux-Vives, voici ce que nous remarquons: D'abord, sur le versant nord-est, parallèlement à la rive, se trouve une bande continue, peu profonde, couverte de Characées, puis une bande d'*Elodea canadensis* Michaux formant un tapis non interrompu dominé par quelques tiges de *P. densus* L., *crispus* L. et *perfoliatus* L. Après cela les Characées recommencent, elles forment une prairie qui bientôt se résout en touffes isolées, disposées sur un fond de sable; ces touffes elles-mêmes deviennent de plus en plus rares et disparaissent complètement.

Si l'on continue toujours en suivant la même direction, on arrive dans le courant du Rhône. Immédiatement apparaissent alors des masses d'un vert foncé; ce sont des bandes de *P. pectinatus* var. qui paraît prospérer là d'une façon tout à fait exceptionnelle. Cette espèce forme un tapis d'épaisseur très inégale, mais parfois considérable. C'est par centaines de milliers que l'on voit ces longues tiges, couchées toutes dans le sens du courant, qu'elles jalonnent exactement depuis les jetées jusqu'au pont du Mont-Blanc. Cette zone dépassée, on voit de nouveau le fond de sable dénudé, puis apparaissent quelques touffes de Characées dont le nombre va en augmentant. Elles constituent par place de véritables prairies; en particulier le long de la jetée des Eaux-Vives, depuis son extrémité jusqu'au coude qu'elle forme aux deux tiers de sa longueur.

Assez brusquement nous passons de ces Characées à un immense champ d'*Elodea canadensis* Michaux qui s'étend depuis le coude de la jetée jusqu'au bord et tapisse entièrement ce versant. Ça et là seulement des plants isolés de *Myriophyllum*, de *P. densus* L. et *crispus* L.

Ces espèces sont pourvues de tiges beaucoup plus longues que celles des *Elodea*; elles viennent parfois affleurer la surface et rappellent..."

"...Ces grandes lignes fixées, nous devons encore mentionner deux particularités

1^o Les deux jetées sont percées en leur milieu d'une ouverture de trois à quatre mètres de largeur, ouverture que l'on traverse sur un petit pont que l'on appelle "Goléron". Un courant assez vif s'y fait sentir, aussi trouve-t-on en aval une flore très variée de *Potamogeton*. Le *P. pectinatus* L. var. en particulier y forme plusieurs grosses touffes. On y voit aussi *P. densus* L. et *P. crispus* L.

2^o A l'extrémité de chacun des débarcadères, au Jardin Anglais et surtout au quai des Pâquis, nous retrouvons de nombreux *P. pectinatus* L. var. Ce sont des stations isolées, où ces Potamots forment des groupes caractéristiques qui ont pu s'établir là, à cause du mouvement de l'eau produit par le passage répété des bateaux à vapeur..."

Les informations données par Hochreutiner, dont la clarté et la précision sont à souligner, ont permis d'établir une carte de répartition semblable à celle que nous avons élaborée dans l'étude des macrophytes du Léman en 1973. Bien que n'étant pas suffisamment détaillé pour établir une carte floristique, le travail de Hochreutiner a cependant l'avantage de permettre une bonne localisation des principales zones de macrophytes, d'en donner leur composition et enfin de se faire une idée sur la densité des individus qui les composent. L'emploi de la trame semble répondre de manière très satisfaisante pour la représentation cartographique. En effet, elle correspond tout à fait à la précision que l'on peut espérer donner à partir des explications fournies (fig. 1).

La végétation de la rade en 1972

Si l'on suit dans notre description le même cheminement que Hochreutiner et que nous traversons le port dans sa plus grande largeur depuis le quai des Pâquis jusqu'au quai des Eaux-Vives nous pouvons remarquer, en 1972, la disposition suivante.

Parallèlement au quai des Pâquis, directement contre le bord, une bande de végétation mixte formée de *Potamogeton pectinatus* L., *P. crispus* L., *P. densus* L., d'*Elodea canadensis* Michaux et de *Zannichellia palustris* L., s'étend jusqu'à la hauteur de l'ouverture percée dans la jetée des Pâquis. Cette bordure de végétation longe la rive jusqu'au pont du Mont-Blanc.

Après cela, un immense champ de *P. pectinatus* L. très dense s'étend jusque dans la région où le courant du Rhône commence à se faire sentir. Çà et là la population est parsemée de petites zones de *P. lucens* L., de *Zannichellia palustris* L. et d'*Elodea canadensis* Michaux. A ce niveau, une bande de *P. decipiens* Nolte, à largeur variable, s'étend depuis les jetées jusqu'au bout du Mont-Blanc. A la hauteur des Pâquis, ce Potamot est mélangé au *P. helveticus* (Fischer) W. Koch qui forme une zone peu étendue mais très dense. Quelques tiges de *P. perfoliatus* L., *P. crispus* L. et *Z. palustris* L. sont mélangés au *P. decipiens* Nolte sur les bordures de la longue bande qu'il forme. Une fois celle-ci traversée, on retombe sur une immense prairie de *P. pectinatus* L., où sont disséminées des tiges de *P. crispus* L., *P. densus* L., *P. panormitanus* Biv., *P. lucens* L., *Z. palustris* L. pouvant former par endroits de petites zones. Enfin, parallèlement au quai des Eaux-Vives et au Jardin Anglais, on retrouve une bande étroite dont la composition est similaire à celle décrite sur l'autre versant.

En face du débarcadère du Mont-Blanc et du Jardin Anglais on peut délimiter deux grandes zones de *Zannichellia palustris* disposées de part et d'autre de la bande colonisée par le *P. decipiens* Nolte. Dans la région du pont du Mont-Blanc sur la rive droite, *Myriophyllum spicatum* L. forme quelques touffes clairsemées (fig. 2).

Elodea canadensis Michaux

Characées

Potamogeton pectinatus L. var.
= *P. helveticus* (Fischer) W. Koch

Potamogeton crispus L.

Potamogeton densus L.

Potamogeton perfoliatus L.

Myriophyllum spicatum L.

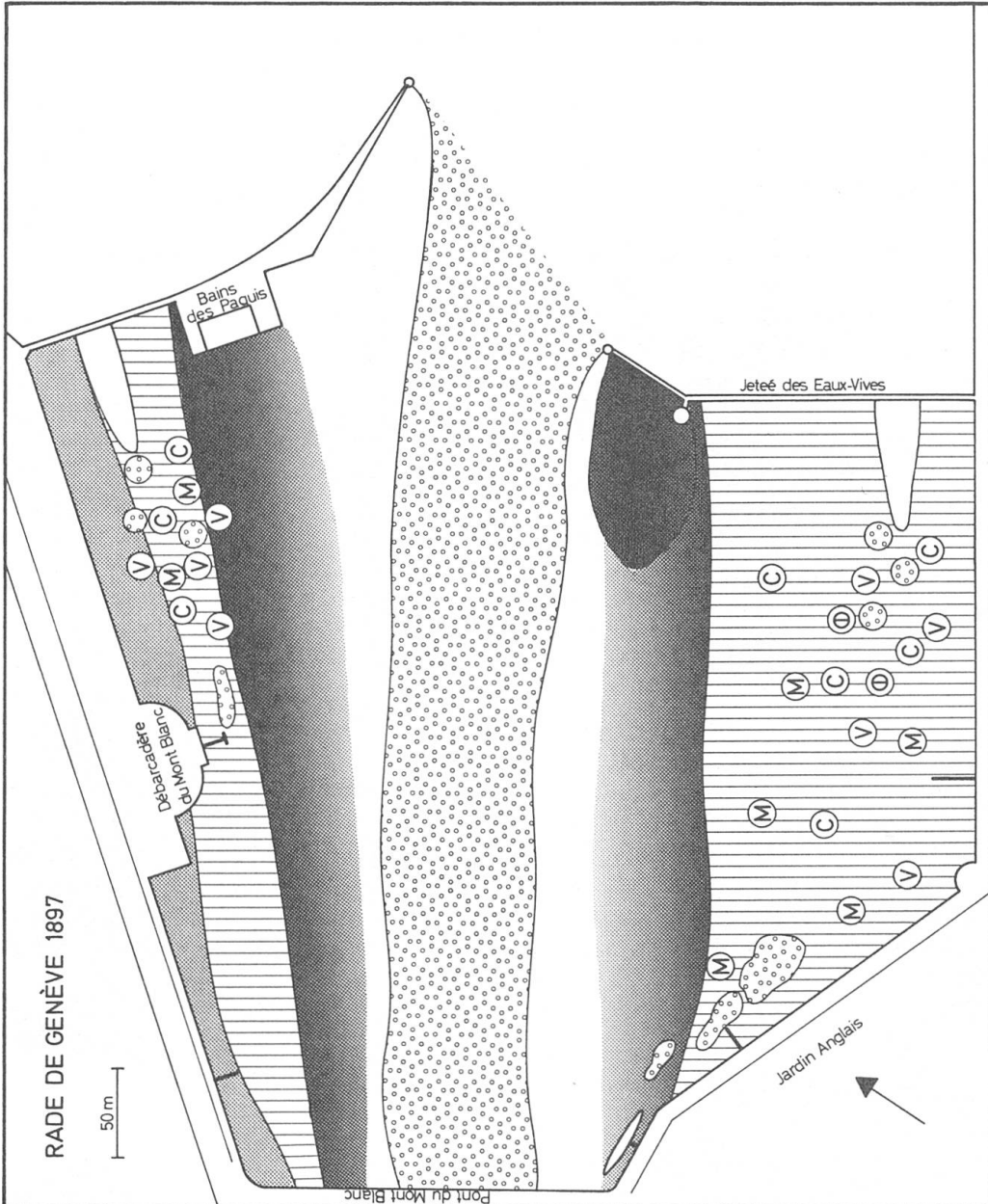


(C)






























(V)

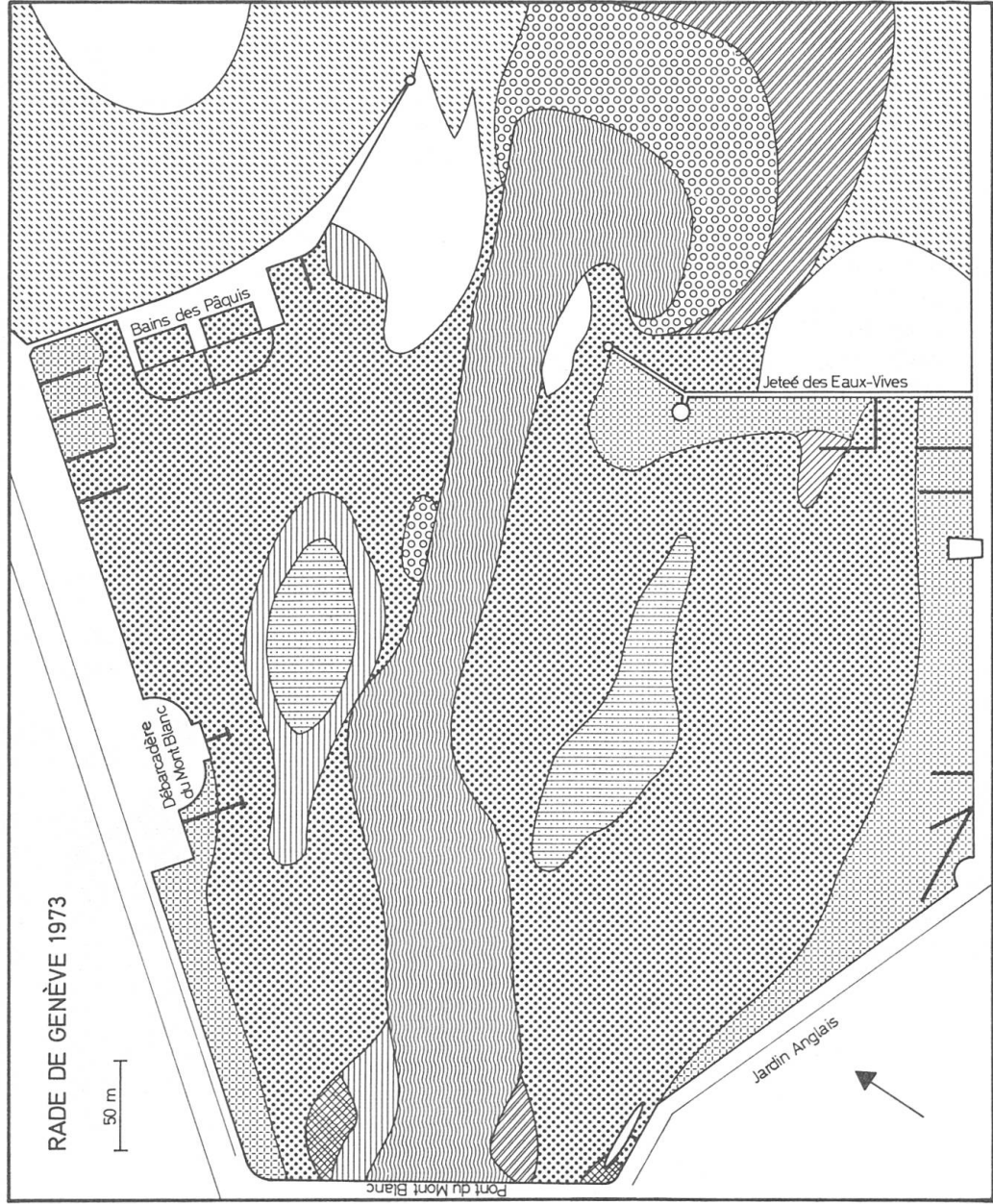
(⊖)

(M)



Principales zones de végétation

	Potamogeton pectinatus	80-90%
	Zannichellia palustris	20-10%
	P. decipiens	80-90%
	P. perfoliatus	20-10%
	traces de P. pectinatus	
	traces de Z. palustris	
	P. decipiens	60%
	P. perfoliatus	20%
	P. pectinatus	20%
	P. decipiens	40%
	P. perfoliatus	30%
	P. pectinatus	30%
	P. pectinatus	30%
	P. crispus	30%
	P. densus	30%
	P. lucens	30%
	P. perfoliatus	10%
	P. panormitanus	
	Z. palustris	
	Z. palustris	>90%
	P. pectinatus	<10%
	Z. palustris	~70%
	P. pectinatus	30%
	P. pectinatus	60%
	P. perfoliatus	25%
	Z. palustris	15%
	Myriophyllum spicatum	80-90%
	P. pectinatus	20-10%
	P. lucens	40%
	P. pectinatus	30%
	P. densus	30%



Comparaison

La première chose qui frappe lors de l'analyse comparative des deux cartes de répartition des macrophytes de la rade, est le changement radical dans la composition et dans la densité du couvert végétal. En effet, les espèces dominantes en 1897 ont soit régressé soit complètement disparu, laissant la place à d'autres plus envahissantes. La rade est colonisée actuellement pratiquement à 100%.

L'analyse montre les principales modifications suivantes:

- la disparition totale des Charophytes;
- la régression très importante d'*Elodea canadensis* Michaux. Il n'en reste aujourd'hui que quelques touffes;
- la régression presque totale du *Potamogeton pectinatus* L. var. (= *P. helveticus* Fischer) qui a laissé la place au *P. decipiens* Nolte.
- l'apparition de *Zannichellia palustris* L. qui jadis se trouvait dans le Rhône en aval de la rade;
- enfin, et c'est peut-être là le phénomène le plus marquant, l'envahissement de la rade par le *P. pectinatus* L.

Alors qu'en 1897, les trois espèces dominantes de la rade étaient, par ordre décroissant d'importance, *Elodea canadensis* Michaux, *Chara* spp. et le *Potamogeton pectinatus* L. var. (= *P. helveticus* Fischer)¹ en 1973 ce sont le *Potamogeton pectinatus* L., le *P. decipiens* Nolte et *Zannichellia palustris* L. qui jouent ce rôle. Les espèces compagnes n'ont semble-t-il pas subi de modifications importantes que ce soit par leur abondance ou même leur localisation. En effet, on retrouve encore aujourd'hui des *Potamogeton crispus* L., *P. densus* L., *P. lucens* L. et *P. perfoliatus* L. qui, bien que très souvent mélangés au *P. pectinatus* L., peuvent former de petites zones pures. Sur le plan quantitatif, la situation a évolué dans le sens d'un accroissement considérable de la couverture macrophytique de la rade. En 1897, Hochreutiner décrit des bancs de sable, certains colonisés de façon éparse d'autres même dépourvus totalement de végétation. Aujourd'hui, pratiquement toute la surface de la rade est envahie par ces végétaux.

L'étude de l'Herbier général du Conservatoire botanique de Genève a permis de dresser une liste exhaustive des espèces qui colonisaient la rade à la fin du siècle dernier. Parmi celles qui ne sont pas signalées par Hochreutiner nous pouvons encore indiquer la présence de *Ceratophyllum demersum* L. (4 juillet 1875, J. Rome), *Potamogeton decipiens* Nolte (Mégevand), *P. helveticus* (Fischer) W. Koch (21 août 1887, Paiche), *P. lucens* L. (1887 et 1888, Paiche) et (1895, Chenevard), *P. panormitanus* Biv. (Moreillon) et enfin *P. pusillus* L. (Forel, env. 1890). De plus, l'étude de la littérature traitant du groupe des Charophytes et en particulier

¹Grâce aux récoltes de Hochreutiner que nous avons pu retrouver dans l'herbier général du Conservatoire botanique de Genève nous avons pu déterminer ce *Potamogeton* comme étant le *P. helveticus* (Fischer) W. Koch (vérifié par E. Berger).

les travaux de MÜLLER (1881) sur les Characées genevoises, a permis de retrouver les espèces qui ont colonisé la rade sans toutefois nous donner une indication sur leur abondance relative. Nous avons ainsi retrouvé la présence de *Chara ceratophylla* Wallr. (1815, Paiche), *Ch. ceratophylla* var. *intermedia* Müll. Arg. (sept. 1880, J. Rome), *Ch. ceratophylla* var. *macroptila* Kütz (sept. 1880, juin 1888, J. Rome), *Ch. contraria* Al. Br. var. *elongata* Müll. Arg. (sept. 1880, J. Rome) et enfin *Ch. fragilis* Desv. var. *elongata* Kütz (environ 1880, J. Rome) et *Ch. fragilis* var. *bernetiana* Müll. Arg. (Bernet).

Nous venons de voir les principales modifications qui ressortent de l'analyse comparative et pourtant il est deux caractéristiques qui elles n'ont pas changé. La première est ce qu'Hochreutiner a appelé l'"exclusivisme" des principales populations, ce qu'on appellerait en langage moderne la pureté des populations. Ce caractère qui se trouvait chez les espèces principales (Elodées, Characées et *Potamogeton helveticus* Fischer) et même chez des espèces moins abondantes telles que les *Potamogeton densus* L. et *P. lucens* L., se retrouve encore aujourd'hui avec d'autres espèces. La deuxième caractéristique retrouvée est la disposition des populations végétales en bandes plus ou moins parallèles aux veines principales du courant qui traverse la rade. Bien que la zonation ait perdu de sa netteté on retrouve une bande continue de *Potamogeton decipiens* Nolte dans la veine principale du courant et deux zones allongées de *Zannichellia palustris* L. de part et d'autre de celui-ci. Il faut mettre cette modification en relation avec les fluctuations du niveau du lac et avec les modifications générales des conditions édaphiques. Il apparaît clairement que le courant est le facteur déterminant de la répartition des macrophytes de la rade. Il agit soit directement par son action mécanique soit indirectement en empêchant la sédimentation et en modifiant de ce fait les conditions édaphiques pour la fixation de ces plantes.

Discussion

La colonisation des plantes aquatiques dans un endroit donné est dépendante de nombreux facteurs abiotiques et biotiques qui interagissent de façon très complexe. De nombreux auteurs, en particulier les Américains, Britanniques et Suédois se sont penchés sur ces problèmes et ont dégagé un certain nombre de paramètres pouvant jouer un rôle important dans l'implantation et la distribution de ces plantes. C'est ainsi que PENFOUND (1953), se basant sur une étude comparative de 188 lacs artificiels dans l'Oklahoma, a pu étudier le problème de l'invasion de ces plantes, de leur succession et de la composition des populations. Cette étude lui a permis de classer les conditions de développement des macrophytes en facteurs physiques chimiques et biotiques. Parmi les paramètres physiques évoqués sont importants l'amplitude des niveaux d'eau (qui joue un rôle pour la zonation des espèces), la turbidité (qui influe pour les conditions lumineuses), la sédimentation, la turbulence, la profondeur et la température de l'eau et enfin le type de fond. En effet, la croissance sera plus ou moins bonne suivant qu'elle se fait sur un sable presque pur, sur des graviers ou des rochers, ou encore sur des vases organiques ou inorganiques molles et argileuses. Les facteurs chimiques généralement pris

en considération sont la tension en oxygène, la concentration de bioxyde de carbone, les éléments nutritifs et le pH de l'eau. Tous ces facteurs peuvent jouer un rôle plus ou moins important sur l'implantation ou le développement des macrophytes mais comme l'ont souligné SWINDALE & CURTIS (1957) les différentes espèces ne sont pas distribuées en progression régulière tout au long d'un facteur écologique particulier. De plus, les nombreux travaux consacrés à ces problèmes ont montré qu'un facteur n'a pas toujours le même effet sur la même espèce. Il est très difficile et hasardeux, vu la complexité de l'environnement des macrophytes aquatiques, d'estimer simplement la participation des différents facteurs dans les modifications constatées. Il est donc préférable, comme le soulignent ces deux auteurs, d'étudier la réaction globale des communautés végétales dans la mesure où elles répondent à la somme totale des facteurs du milieu.

L'analyse comparative nous a amené à constater le changement radical de la flore macrophytique de la Rade. On est passé d'une couverture végétale typiquement en rosette avec de petites plantes qui ne fleurissent pas comme *Elodea canadensis* Michaux et *Chara* spp. (reproduction particulière se rapprochant de celle des Algues), à une végétation où prédominent les grands phanérogames à tiges flexueuses. FASSETT (1930) observa que le type de végétation en rosette était la forme de vie dominante des plantes dans les lacs à eaux claires et sablonneuses et que dans les lacs plus alcalins, les grands phanérogames étaient plus abondants. De même, WILSON (1935) a mis en évidence dans les lacs du Wisconsin (USA) le fait que, dans les baies abritées où les sédiments s'accumulent rapidement, la végétation est souvent luxuriante et de type flexueux alors que lorsque les fonds sont sablonneux, le type en rosette prédomine. Il semble bien qu'en 1897, ce dernier type caractérisait la végétation de la rade. En effet, excepté la zone continue de *P. helveticus* Fischer qui s'étendait depuis le niveau des deux jetées (Pâquis et Eaux-Vives) jusqu'au pont du Mont-Blanc, la grande majorité de la couverture était composée d'Elodées et de Characées. Les caractéristiques du fond paraissent également avoir changé. En effet, Hochreutiner décrit des bancs de sable de part et d'autre de la veine principale de courant. Aujourd'hui pratiquement toute la rade est recouverte de vase. De nombreux auteurs, et en particulier PEARSALL (1920), FASSETT (1930), WILSON (1935), MISRA (1938)..., ont mis en évidence l'importance de la nature et de la texture du substrat sur le développement des macrophytes. PEARSALL (1920) a montré en Grande-Bretagne comment la vitesse d'envasement de certaines parties de lacs pouvait influencer sur la colonisation. D'après cet auteur l'envasement a un effet chimique prononcé sur le substrat en augmentant les proportions de potasses et de phosphates dans les vases et peut-être même en augmentant le contenu en nitrates. Connaissant l'importance de ces éléments pour la croissance des végétaux, ce phénomène pourrait expliquer en partie les modifications constatées de la flore et de son abondance. MISRA (1938) et FORSBERG (1964) ont attiré l'attention sur l'importance de la redistribution de sols lors de changements du niveau du lac et sur l'incapacité de certaines plantes de se fixer avec sécurité sur des sols moux. Les dragages de la rade de 1912-1914 ont contribué à la régression des bancs de sable et favorisé ces phénomènes de redistribution des sols. Ils ont ainsi pu jouer un certain rôle dans les changements de composition de la flore de la rade. Un point évident déjà souligné par BUTCHER (1927) est que la colonisation des plantes dans un endroit donné dépend en grande partie du pouvoir de fixation de leur système racinaire. Il apparaît ainsi que le ramollissement du substrat par envasement a pu, vu les conditions de courant, jouer

un rôle dans la régression de certaines espèces à racine adventices et filamenteuses et à tiges faibles comme les Elodées et les Characées.

Un autre facteur qui, à nos yeux a joué un rôle déterminant dans les modifications constatées est le changement de la qualité des eaux. Il est bien connu aujourd'hui, grâce aux travaux de la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman contre la pollution, que l'eau du Léman a subi, depuis un certain nombre d'années une lente dégradation qui rend son utilisation toujours plus difficile. Les analyses ont montré en particulier leur enrichissement en éléments fertilisants comme les phosphates et les nitrates. Il est évident que cette augmentation, causée par l'accroissement de la population lémanique et l'emploi toujours plus intensif d'engrais en agriculture (entraînés dans le lac par ruissellement), est à la base de l'évolution de la couverture végétale de la rade aussi bien sur le plan quantitatif que qualitatif. En effet, cet apport en fertilisants a favorisé le développement de ces plantes spécialement celles au pouvoir assimilateur plus élevé mieux adaptées. Il a été toutefois démontré par FORSBERG (1964), l'importance du rôle joué par certains éléments minéraux du milieu, en particulier par le phosphore, comme facteur limitant de certaines espèces de Characées. Déjà en 1949, RODHE caractérisait cet élément comme jouant ce rôle pour les algues. Bien qu'aujourd'hui on essaie de mettre en évidence d'autres paramètres limitants de type vitaminique ou protéique, il semble bien que le phosphore ait été le facteur de première importance. Dans les lacs suédois, FORSBERG (1960), a constaté que dans tous les lacs où dominent les Characées, la concentration des ions phosphates assimilables ($\text{PO}_4\text{-P}$) est généralement inférieure à $1 \mu\text{g/l}$. Lorsque la concentration en cet élément est supérieure, les phanérogames dominent. Nous n'avons pas pu retrouver quelle était la concentration en cet élément dans l'eau du lac à la fin du siècle dernier, mais depuis une vingtaine d'années les analyses ont montré des concentrations incomparablement plus élevées que les chiffres avancés par Forsberg et en augmentation constante. En effet, on est passé d'une moyenne de 0.013 mg P tot/l en 1957 à 0.083 mg P tot/l en 1973. FORSBERG (1965) explique les changements de type de végétation par la compétition biologique, les Characées étant moins compétitives que les grands phanérogames dans ces conditions.

En première analyse, outre la succession naturelle de telles populations, il apparaît donc que les deux principaux paramètres responsables du changement de la végétation de la rade, ou tout au moins qui l'ont accéléré, sont d'une part l'augmentation de la pollution de l'eau, en particulier l'apport toujours plus important en fertilisants, et d'autre part le changement des conditions édaphiques par un envasement important.

Une analyse plus poussée nous a amenés à rechercher, lorsqu'il était possible de le faire, la signification de la régression, de la disparition ou de l'apparition des principales espèces de la rade. Une étude sommaire de la littérature existante a permis de relever les points suivants.

Elodea canadensis Michaux

Cette plante, d'origine américaine a été introduite dans le Léman vers 1880, Elle a été signalée la première fois dans le port de Morges en 1883 où elle formait "un tapis serré refoulant toutes les autres espèces qui encombraient autrefois les eaux" FOREL (1901-1904). Après un développement explosif, cette espèce a régressé très rapidement dans toutes les régions du lac où elle avait été trouvée. Tout se passe comme si elle avait épuisé le milieu en un élément

indispensable qui est devenu facteur limitant. D'autres facteurs peuvent être invoqués. Par exemple le ramollissement du substrat, vu les conditions de courant, n'a fait qu'accentuer le faible pouvoir de fixation de ces plantes. De plus, leur capacité de vivre en flottaison par le développement de nombreux petits radicelles a certainement contribué à leur élimination et à leur remplacement par d'autres espèces dotées d'un pouvoir de fixation meilleur. Bien que tolérant un large spectre d'habitats et pouvant subsister sur des substrats organiques, *Elodea canadensis* Michaux n'est pas compétitive avec les grands potamots (MISRA, 1938). On aurait pu également se demander quel est le rôle joué par le gel de la rade de 1929. En effet, des expériences de congélation de LOHAMMAR (1938) ont montré que cette espèce était très sensible au gel. Il semble que ce facteur n'ait pas joué un rôle déterminant dans la régression de cette espèce. En effet, en 1897 elle occupait la plus grande partie de la rade malgré le gel complet de cette dernière en 1891.

Potamogeton helveticus (Fischer) W. Koch

Ce potamot, indiqué par Hochreutiner comme un *P. pectinatus* L. var. et déterminé par M. A. Benett comme se rapprochant de quelque forme stérile de *P. flabellatus* Babing (= *P. interruptus* Kit.), a été déterminé et vérifié par Ed. Berger. ISSLER (1931) le trouve préférer les eaux profondes et les courants forts. Ce fait était vérifié dans la rade en 1897 puisque celui-ci colonisait le fond de la veine principale du courant. De plus, Hochreutiner les a recensés vers les débarcadères et explique leur présence par "les mouvements de l'eau produits par le brassage répété des bateaux à vapeur". Il semble donc bien que le courant ou la turbulence soit indispensable à cette espèce. Quoique présentant des caractères morphologiques se rapprochant du *P. pectinatus* L., il s'en distingue par un caractère écologique original, en ce sens qu'à l'approche de l'hiver, ses tiges et ses feuilles ne périssent pas. Malgré une production de fleurs qui peut être importante et une floraison prolongée jusqu'en hiver (jamais constatées dans le Léman), ISSLER (1931) souligne le fait que le *P. helveticus* (Fischer) W. Koch ne fructifie pas dans les lacs. De plus, il semblerait que, dès le moment où la température de l'eau s'élève trop, cette espèce disparaisse. Il est difficile d'interpréter sa régression au profit de *P. decipiens* Nolte si ce n'est par des phénomènes de concurrence biologique en relation avec le niveau trophique de l'eau. En effet, les conditions édaphiques du grand chenal creusé par la veine principale du courant n'ont pas été modifiées.

Potamogeton decipiens Nolte

Cette espèce, non mentionnée dans la rade par Hochreutiner mais dans le Rhône un peu en aval sur la rive droite, avait pourtant été récoltée par Mégevand. Considérée comme hybride entre les *Potamogeton lucens* L. et *P. perfoliatus* L., elle a repoussé, comme on vient de le voir, le *P. helveticus* (Fischer) W. Koch sur toute son aire de répartition dont il ne reste qu'une très petite zone au niveau des jetées du côté des Pâquis. Cette espèce, jusque-là recensée dans cette région uniquement dans le Rhône en aval de la rade, se retrouve actuellement un peu partout dans le Léman, où, par endroits, elle peut même former des populations importantes. Nous ne connaissons pas suffisamment l'écologie de cette espèce pour indiquer une signification à son expansion, toutefois, il semble bien, comme on le verra plus nettement pour d'autres espèces, que celle-ci soit à mettre en relation avec l'évolution de la qualité générale des eaux.

Zannichellia palustris L.

Récoltées en abondance dans le Rhône en aval du pont Sous-Terre, Hochreutiner les signale avec *Ranunculus aquatilis* L. comme éléments nouveaux pour la flore régionale. Actuellement, cette espèce est répandue sur l'ensemble des rives lémaniques et forme deux zones importantes

dans la rade. Alors qu'Hochreutiner souligne leur tendance à préférer les eaux courantes, CAMPBELL (1817) les signalait indifféremment en eaux stagnantes et en eaux courantes. Il semble bien que leur répartition dans la rade, comme pour les autres espèces d'ailleurs, soit dictée par les courants. Mais parmi toutes les caractéristiques écologiques de cette espèce, il en est une, soulignée par OLSEN (1950), qui a retenu spécialement notre attention. Cet auteur signale qu'au Danemark, lorsqu'elle se trouve en eaux douces, cette plante n'est connue que dans des eaux eutrophes. Cette remarque est du plus haut intérêt et nous aidera à comprendre les principales causes des changements du couvert végétal de la rade.

Potamogeton pectinatus L.

On a vu que la plante dénommée *P. pectinatus* L. var. par Hochreutiner était en fait le *P. helveticus* (Fischer) W. Koch et que le *P. pectinatus* L. sensu stricto était très peu représenté dans la rade en 1897. En effet, il a été trouvé en 1847 par Fauconnet, en 1887 par Paiche et enfin en 1895 par Chenevard et Hochreutiner ne le mentionne pas dans sa répartition topographique. Il est intéressant de noter que cette espèce, qui au milieu du XIX^e siècle était très peu répandue (FOREL, 1904), a connu un développement exceptionnel dans le Léman. Une étude récente a estimé à plus de 42% sa participation dans la flore macrophytique totale du Léman. L'importance de son développement est particulièrement bien illustrée dans la rade où cette plante constitue de loin l'espèce dominante. Alors qu'OLSEN (1950) a pu rencontrer cette espèce dans tous les types d'eau, SCULTHORPE (1967), à travers une analyse très fouillée de la littérature consacrée à l'écologie de ces plantes, a pu remarquer que, lorsque des particules d'eaux d'égouts ou autres détritiques se déposaient sur un lit de gravier originel, les communautés de *Myriophyllum* sp. et de *Batrachium ranunculii* étaient remplacées généralement par des espèces typiques de milieux vaseux telles que *Elodea canadensis* Michaux, *Potamogeton pectinatus* L., *P. natans* L., qui montrent une croissance vigoureuse. En outre, OLSEN (l.c.) signale, et c'est là un point très important, que le *P. pectinatus* L. est la plante qui s'adapte le mieux dans les zones les plus polluées. D'autres auteurs ont souligné ce fait, BUTCHER (1933), HAWKES (1957), HYNES (1959) et nous-mêmes avons pu le vérifier. En effet, l'analyse des photographies aériennes des rives lémaniques datant de 1972, a montré qu'à l'extrémité de chaque tuyau d'égout encore fonctionnel ou non arrivant dans le lac, se développe une zone plus ou moins importante de cette espèce. Ces quelques considérations sont d'un intérêt tout particulier lorsqu'on connaît l'ampleur du développement pris par cette espèce dans le Léman depuis le siècle dernier.

Les Charophytes

Abondantes dans la rade en 1897, les Charophytes n'ont pas été retrouvées pendant l'étude 1972-1973. De nombreux auteurs se sont intéressés à l'écologie de ces plantes et certains paramètres ont déjà été dégagés. WOOD (1952), en étudiant les conditions écologiques dans plusieurs pièces d'eau, a trouvé une corrélation marquée entre la présence de certaines espèces et des facteurs tels que la salinité, l'alcalinité et les valeurs du pH du milieu. STROEDE (1931, 1933), IMAHORI (1954), FORSBERG (1960, 1964), KRAUSCH (1964) présentent tous des conclusions allant dans le même sens, à savoir que la majorité des espèces de ce groupe sont sensibles à la pollution et qu'elles se rencontrent en quantité dominante dans les lacs oligotrophes et mésotrophes, mais pas dans des eaux eutrophes. FORSBERG (1960, 1964, 1965) a montré en particulier le rôle du phosphore comme facteur limitant de certaines espèces. D'après cet auteur, dans tous les lacs où les Charophytes dominent la végétation, le phosphore total est généralement inférieur à 20 µg/l et la concentration des ions phosphates assimilables par les plantes PO₄-P inférieur à 1 µg/l. IVERSEN & OLSEN (1943) ont remarqué que, parallèlement à l'augmentation du contenu en phosphore des eaux des lacs, on pouvait observer une augmentation de la végétation phanérogamique. De même FORSBERG (1964) remarque

que dans les lacs à composition similaire de celle des "lacs à Chara" mais avec un contenu en phosphore plus élevé, les phanérogames jouent souvent le rôle dominant. Exemple: Lake Osby appelé "lac à Potamots" par ALMQUIST (1929).

Il faut remarquer toutefois que si la plupart des espèces de Charophytes sont sensibles à la pollution ou plus exactement ne sont plus compétitives avec les phanérogames dans de telles conditions, il en est d'autres qui affectionnent spécialement ce type de milieu. Ainsi OLSEN (1950) signale que dans l'Alvar en Suède, *Chara contraria*, *Ch. hispida* et *Ch. vulgaris* subsp. *euvulgaris* ont été trouvées dans des régions qui étaient toutes caractérisées par un certain degré de pollution. D'une façon générale, il apparaît donc que la disparition des Characées de la rade est à mettre en relation, comme pour le développement du *Potamogeton pectinatus* L. et de *Zannichellia palustris* L., avec l'évolution de la qualité des eaux et en particulier avec l'augmentation de leur teneur en éléments fertilisants. Comme on a pu déjà le constater dans d'autres lacs, à partir d'un certain niveau trophique, les Characées ne sont plus compétitives avec les grands phanérogames.

Conclusions

L'analyse comparative des cartes de répartition des macrophytes de 1897 et 1973 a permis de mettre en évidence la transformation complète du couvert végétal de la rade. On est passé d'une végétation de type rosette où dominaient *Elodea canadensis* Michaux et les Characées à une végétation de grands potamots à tiges flexueuses tels que *P. pectinatus* L., *P. decipiens* Nolte et *Zannichellia palustris* L. On a vu que toutes les espèces n'ont pas évolué de la même manière; certaines d'entre elles ont régressé fortement ou même disparu (*Elodea canadensis* Michaux, *Potamogeton helveticus* (Fischer) W. Koch, Characées), d'autres par contre, ont montré un développement exceptionnel (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton decipiens* Nolte et *Zannichellia palustris* L.). On peut ajouter un troisième groupe d'espèces, celui dont l'effectif n'a, semble-t-il, pas été modifié et qui se retrouve dans les mêmes régions de la rade. C'est le cas en particulier des *Potamogeton crispus* L., *P. densus* L., *P. perfoliatus*, *P. lucens* et *Myriophyllum spicatum* L. Sur le plan quantitatif, le taux de colonisation de la rade a considérablement augmenté. En 1897, Hochreutiner décrivait la présence de bancs de sable sans végétation qu'il serait difficile de retrouver à l'heure actuelle. En effet, pratiquement le 100% de la surface de la rade est colonisé. La recherche des causes de cette évolution est très difficile et nécessite une grande prudence dans l'estimation du rôle respectif des principaux paramètres. En effet, les facteurs du milieu interagissent entre eux de façon complexe et il est souvent difficile de dégager ceux qui ont joué un rôle fondamental sans tomber dans une simplification qui risque de s'écarter par trop de la réalité.

Il n'est donc pas facile d'expliquer simplement les changements du couvert végétal de la rade. Cependant, lorsqu'on étudie brièvement l'écologie des principales espèces qui ont colonisé ou qui colonisent actuellement cette région du lac, on constate, pour la régression, la disparition comme pour le développement de ces espèces, que toutes les conclusions répondent aux mêmes facteurs, à savoir le changement des conditions de milieu, en particulier l'élévation du niveau trophique de l'eau. En effet, on a assisté à la disparition des Characées, plantes connues pour leur sensibilité à l'élévation du niveau trophique (en particulier au phosphore)

et à l'apparition en quantité exceptionnelle du *Potamogeton pectinatus* L. que SCULTHORPE (1967) présente comme supportant des conditions trophiques très élevées, ce que nous avons vérifié en certains points du Léman, et de *Zannichellia palustris* avec des caractéristiques analogues en eaux douces (OLSEN, 1950). Ainsi, il semble bien que cette évolution indique de façon assez nette, ce que nous savions déjà sur la base d'autres critères, que le Léman, ou tout au moins certaines de ses parties (eaux littorales en particulier) est déjà dans un stade d'eutrophisation bien avancé.

Un autre facteur a pu jouer un rôle déterminant dans les changements de la végétation de la rade; le dragage. Son action est à la fois directe et locale en élevant sur une épaisseur assez importante le substrat qui contient les organes de propagation végétative des espèces présentes, et indirecte en modifiant la sédimentation.

Cependant, il semble bien que le courant soit, comme on l'a déjà vu, le facteur principal de la répartition des macrophytes dans la rade.

Bien que le nombre d'espèces n'ait pas encore diminué, il apparaît clairement, si l'on en juge par le développement exceptionnel de certaines d'entre elles, que l'on va vers une diminution de la diversité. Cette évolution est malheureusement une caractéristique des processus d'eutrophisation et confirme, dans une certaine mesure, la direction dangereuse prise par le Léman depuis le siècle dernier.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALMQUIST, E. (1929). Upplands vegetation och flora. *Acta Phytogeogr. Suec.* 1.
- BUTCHER, R. W. (1927). A preliminary account of the vegetation of the River Itchen. *J. Ecol.* 15: 55-65.
- (1933). Studies on the ecology of rivers. I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain. *J. Ecol.* 21: 58-91.
- CAMPBELL, D. H. (1897). A morphological study of *Najas* and *Zannichellia*. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 1: 1-61.
- FASSETT, N. C. (1930). The plants of some northeastern Wisconsin lakes. *Trans. Wisconsin Acad. Sci.* 25: 155-168.
- FOREL, F.-A. (1901-1904). *Le Léman. Monographie limnologique.* Tome III. Lausanne.
- FORSBERG, C. (1960). Subaquatic macrovegetation in Osbysjön. *Oikos* 11: 183-199.
- (1964). The vegetation changes in Lake Takern. *Svensk. Bot. Tidskr.* 58: 44-54.
- (1965). Environmental conditions of Swedish Charophytes. *Symb. Bot. Upsal.* XVIII, n° 4.
- HAWKES, H. A. (1957). Biological aspects of pollution. In L. Klein (ed.), *Aspects of river pollution*: 191-251. London.
- HOCHREUTINER, B. P. G. (1897). Notice sur la répartition des phanérogames dans le Rhône et dans le port de Genève. *Bull. Herb. Boissier* 5: 1-14.
- HYNES, H. B. N. (1959). The biological effects of pollution. In W. B. Yapp (ed.), *The effects of pollution on living material*. London.
- IMAHORI, K. (1954). *Ecology, phytogeography and taxonomy of Japanese Charophyta*. Kenazawa.
- ISSLER, E. (1931). *Potamogeton helveticus* (Fischer) Walo Koch nouveau pour la France. *Bull. Soc. Bot. France* 78: 179-180.
- IVERSEN, J. & S. OLSEN (1943). Die Verbreitung der Wasserpflanzen in Relation zur Chemie des Wassers. *Bot. Tidsskr.* 46: 136-145.

- KRAUSCH, H. D. (1964). Die Pflanzengesellschaften des Stechlinsee-Gebietes. I. Die Gesellschaften des offenen Wassers. *Limnologia* 2: 145-203.
- LACHAVANNE, J.-B. & R. WATTENHOFER (1974). *Etude des Macrophytes du Lac Léman*. Rapp. Comm. Int. pour la protection des eaux du Léman, Lausanne. Ronéo.
- LOHAMMAR, G. (1938). Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. *Symb. Bot. Upsal.* 3(1).
- MISRA, R. D. (1938). Edaphic factors in the distribution of aquatic plants in the English lakes. *J. Ecol.* 26: 411-451.
- MÜLLER, J. (1881). Les Characées genevoises. *Bull. Soc. Bot. Genève* 2: 42-96.
- OLSEN, S. (1950). Aquatic plants and hydrospheric factors, I and II. *Svensk. Bot. Tidskr.* 44: 1-34, 332-373.
- PEARSALL, W. H. (1920). The aquatic vegetation of the English Lakes. *J. Ecol.* 8: 163-201.
- PENFOUND, W. T. (1953). Plant communities of Oklahoma lakes. *Ecology* 34: 561-583.
- RODHE, W. (1949). The ionic composition of lake waters. *Proc. Int. Assoc. Theor. Appl. Limnol.* 10: 377-386.
- SCULTHORPE, C. D. (1967). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. London.
- STROEDE, W. (1931). *Ökologie der Characeen*. Diss., Berlin.
- (1933). Über die Beziehungen der Characeen zu den chemischen Faktoren der Wohngewässer und des Schlaumes. *Arch. Hydrobiol.* 25: 192-229.
- SWINDALE, D. N. & J. T. CURTIS (1957). Phytosociology of the large submerged plants in Wisconsin lakes. *Ecology* 38: 397-407.
- WILSON, L. R. (1935). Lake development and plant succession in Vilas County, Wisconsin. I. The medium hard water lakes. *Ecol. Monogr.* 5: 207-247.
- WOOD, R. D. (1952). An analysis of ecological factors in the occurrence of Characeae of the Wood Hole region, Massachusetts. *Ecology* 33: 104-109.

Adresses des auteurs: J.-B. L., Laboratoire de botanique systématique, Case postale 21, CH-1211 Genève 21.

R. W., Station d'hydrobiologie lacustre (INRA), avenue de Corzent, F-74203 Thonon.