

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber:	Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band:	92 (2010-2011)
Heft:	3-4
Artikel:	Analyse des population de corégones (Coregonus sp.) du lac de Neuchâtel (Suisse) : résultats du suivi 1981 à 2008
Autor:	Büttiker, Bernard
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-284230

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: 13.02.2026

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

Analyse des populations de corégones (*Coregonus* sp.) du lac de Neuchâtel (Suisse). Résultats du suivi 1981 à 2008.

par

Bernard BÜTTIKER¹

Résumé.—BÜTTIKER B., 2011. Analyse des populations de corégones (*Coregonus* sp.) du lac de Neuchâtel (Suisse). Résultats du suivi 1981 à 2008. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 92.4: 165-187.

La présente étude fait la synthèse du suivi des corégones du lac de Neuchâtel effectué de 1981 à 2008. La distinction des deux espèces sympatiques de corégones, la palée à croissance plus rapide et la bondelle à croissance plus lente, a pu se faire par classification automatique (nuées dynamiques) en utilisant leurs longueurs rétrocalculées en tant que variables. La croissance des deux espèces a tendance à diminuer depuis 1997, essentiellement suite à la réoligotrophisation du lac. La bondelle a atteint aujourd’hui approximativement la vitesse de croissance des années 1948/49. La croissance de la palée est cependant restée encore plus rapide qu’en 1948/49. L’impact relatif des engins de pêche sur les classes d’âge de bondelles est estimé en fonction de la dimension des mailles et de la taille des poissons. La part de petites palées capturées accidentellement avec les filets destinés à la pêche de la bondelle atteint globalement 12 à 14% entre 1997 et 2008, mais varie fortement en fonction de la saison. Les cohortes comportant un grand nombre d’individus peuvent être exploitées significativement jusqu’à l’âge de 5+ ans. Les taux instantanés de mortalité totale, naturelle et de la pêche de la bondelle sont estimés. Aucune adaptation au niveau de la gestion piscicole de ces espèces n’est proposée à court terme.

Mots clés: Corégones, *Coregonus* sp., lac de Neuchâtel, eutrophisation, croissance, dynamique des populations, gestion piscicole.

Abstract.—BÜTTIKER B., 2011. Analysis of the whitefish (*Coregonus* sp.) populations in Lake Neuchâtel (Switzerland). Results of a monitoring undertaken from 1981 to 2008. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 92.4: 165-187.

The present study gives the synthetical results of a whitefish monitoring in Lake Neuchâtel, undertaken from 1981 to 2008. The two sympatric whitefish species, the faster growing „palée“ and the slower growing „bondelle“, could be separated by a K-means cluster analysis using backcalculated lengths as variables. Growth of both species tends to slow down since 1997, mainly due to the reoligotrophication of the lake. Nowadays, the growth of the bondelle has approximatly recovered the slower growth

¹Chemin de la Mésange 8, CH-1302 Vufflens-la-Ville
E-mail: bernard.buttiker@hispeed.ch

measured in the years 1948/49, while the growth of the palée still remains faster than in those years. The relative vulnerability of the different year classes of the bondelle to gears of different mesh sizes has been investigated using selectivity functions. The mean accidental catch of small palées in gill-nets used to harvest the bondelles was estimated around 12 to 14% from 1997 to 2008, whereas important variations are observed depending on the season. Cohorts with a great number of individuals can be significantly harvested up to the 5+ year-class. Instantaneous total, natural and fishing mortality rates could be estimated for the bondelle. No short-term adaptations of the fishing management of these species are proposed.

Keywords: Whitefish, *Coregonus* sp., Lake Neuchâtel, eutrophication, growth, population dynamics, fishery management.

INTRODUCTION

Le lac de Neuchâtel fait partie du bassin versant de l'Aar et du Rhin. Avec sa superficie de 214.6 km², sa longueur de 38.3 km et sa profondeur maximale de 153 m (PERSOZ *et al.* 2004), il est le plus grand lac entièrement suisse (figure 1). Il se situe sur les territoires des cantons de Fribourg, Neuchâtel et Vaud.

Le lac de Neuchâtel était oligotrophe jusqu'au début des années 1960, avec une concentration en P total en dessous de 10 µgP/l en 1965. Son état trophique a par la suite fortement augmenté jusqu'à la première moitié des années 1980 (environ 50 µgP/l). Les mesures de protection des eaux ont finalement permis d'atteindre à nouveau, dès 2004, une concentration en dessous de 10 µgP/l, comparable à celle du début des années 1960 (données fournies par le Service de l'environnement du canton de Neuchâtel). La concentration en oxygène dans les couches profondes du lac, jusqu'à 1 m au dessus du fond, n'a en aucun moment atteint des valeurs considérées comme critiques (en dessous de 4 µg/l).

Par l'analyse de la faune benthique, LODS-CROZET & REYMOND (2005) ainsi que LANG (2007) constatent que l'état biologique, tel qu'il ressort de l'analyse d'avant la période eutrophe, peine à se rétablir comme prévu. Certains éléments de la faune sensibles aux polluants ou à la concentration en oxygène ont même diminué après 1992. Les communautés biologiques n'évoluent donc pas nécessairement de la même manière que la qualité chimique de l'eau, ce qui peut aussi avoir une incidence sur les populations piscicoles.

Le lac abrite deux espèces (ou «types») de corégones, la palée et la bondelle. Aucun critère morphologique macroscopique fiable ne permet de les distinguer, si ce n'est leur croissance: à âge égal, la palée est en moyenne plus grande que la bondelle. Le statut spécifique des corégones du lac de Neuchâtel sera abordé de manière plus détaillée dans le chapitre «discussion». La palée se reproduit en décembre à faible profondeur - moins de 5 m à 50 m - et la bondelle en janvier à une profondeur pouvant atteindre 90 m et plus (KOTTELAT & FREYHOF 2007). La maturité sexuelle des femelles est atteinte dès l'âge de trois ans.

Malgré leur statut encore provisoire, la palée et la bondelle seront considérées dans cette étude comme deux espèces distinctes, *Coregonus palea* (la palée) et *Coregonus candidus* (la bondelle) selon KOTTELAT & FREYHOF (2007).

Ces poissons indigènes constituent des éléments importants du patrimoine faunique du lac, puisqu'ils n'ont pas été influencés par des apports significatifs de corégones exogènes, comme c'est le cas dans de nombreux autres lacs suisses. La palée a au contraire servi à repeupler d'autres lacs, par exemple le Léman (KREITMANN 1929, LAURENT 1972, synthèse

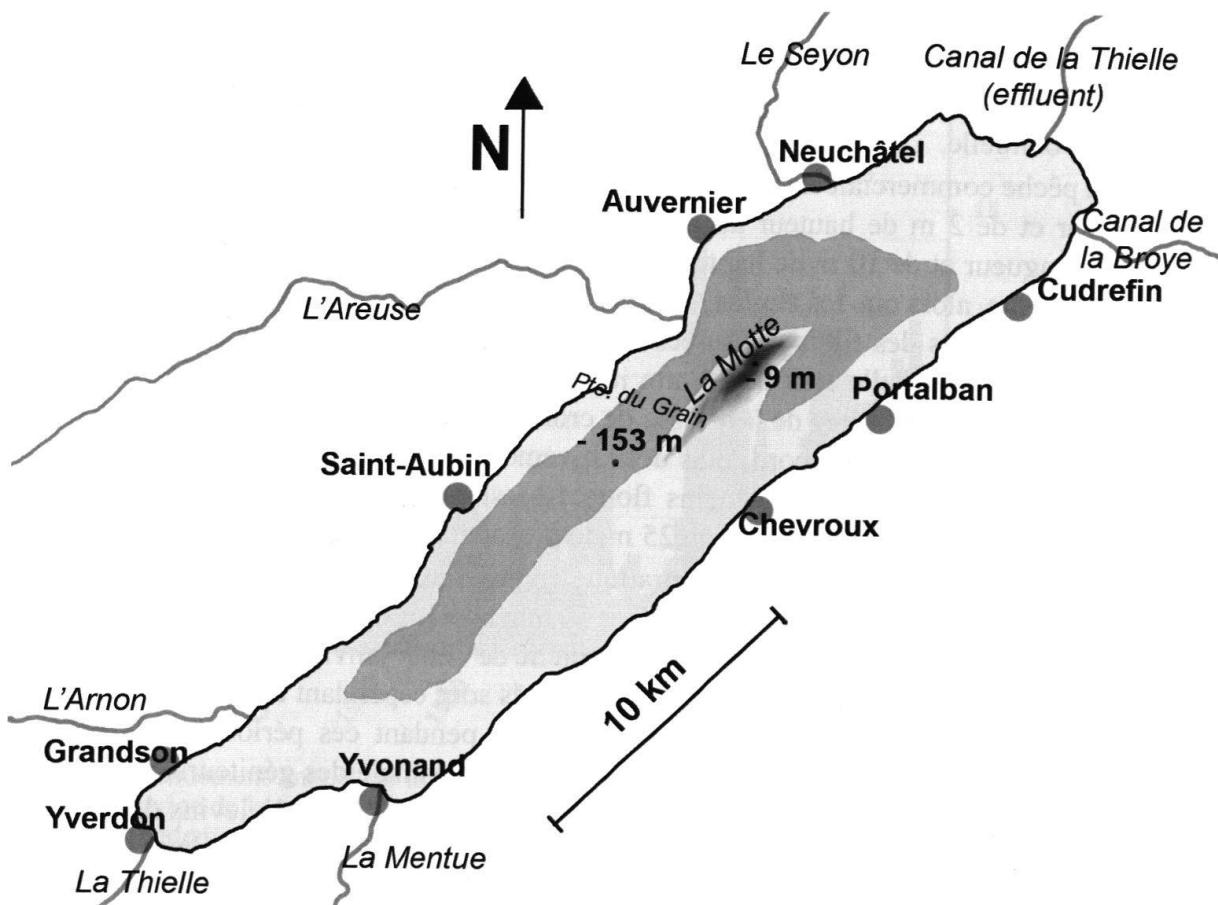


Figure 1.—Plan du lac de Neuchâtel.

dans BÜTTIKER 2005), où elle a remplacé les deux espèces originales considérées comme disparues au cours des années 1920. La bondelle a pour sa part été introduite notamment dans le Lac Majeur (KOTTELAT & FREYHOF 2007).

Les corégones font partie des principales espèces exploitées par les pêcheurs professionnels du lac de Neuchâtel, alors que les prélèvements pratiqués à la ligne par les pêcheurs de loisir sont négligeables. Le nombre d'exploitations de pêche professionnelle a fortement diminué au cours des dernières décennies: de 150 vers 1960, leur nombre a chuté à 80 vers 1980, pour n'atteindre plus qu'une quarantaine au début des années 2000 et environ 35 aujourd'hui. Plus de 11'000 tonnes de corégones ont été capturés de 1944 à nos jours, soit une moyenne annuelle de plus de 160 tonnes, ou 7.8 kg/ha. De 1997 à 2010, le rendement des corégones dépasse même 188 tonnes en moyenne (9 kg/ha), dont environ deux tiers considérés comme bondelles (figure 2). Le produit de la pêche a pourtant fortement fluctué durant ces 67 années: le maximum frisait les 400 tonnes en 1958 et le minimum ne dépassait guère plus de 35 tonnes en 1964, 6 ans plus tard. Autant dire que la situation peut se retourner très rapidement et qu'il est donc important de gérer soigneusement ces populations afin de les conserver pour l'avenir. La disparition des corégones indigènes du Léman pendant les années 1920 indique en effet que les erreurs graves de gestion peuvent avoir un effet fatal sur des espèces piscicoles sensibles.

La présence des deux espèces sympatriques de corégones à vitesses de croissance différentes pose un problème particulier pour la gestion de la pêche. De petites palées immatures risquent en effet d'être capturées accidentellement dans des filets destinés à la pêche de la bondelle.

Pour la pêche commerciale de la bondelle, les pêcheurs utilisent le *filet de fond* de 100 m de longueur et de 2 m de hauteur au maximum ainsi que les *pics de fond et flottant* de 100 m de longueur et de 10 m de hauteur au maximum (Le filet et le pic *de fond* reposent sur le fond du lac, alors que les engins *flottants* sont tendus entre deux eaux). La dimension minimale des mailles des filets (mesurées entre noeuds extrêmes) utilisés pour la capture commerciale de la bondelle était de 30 mm jusqu'en 1979, puis a été augmentée à 34 mm suite à l'accélération constatée de la vitesse de croissance. Elle a de nouveau été abaissée à 32 mm dès 1998, à l'essai d'abord, puis définitivement dès 2002. Afin d'éviter la capture accidentelle de petites palées, les engins flottants destinés à la capture des bondelles ne doivent pas être tendus à moins de 20 ou 25 m de profondeur, suivant la période de l'année.

La pêche commerciale de la palée se pratique en majorité au moyen de *pics flottants* de 100 m de longueur, 10 m de hauteur et de 45 et 50 mm de mailles au minimum. La palée est protégée de mi-octobre à fin décembre et la bondelle de début janvier à une date variable à la fin du mois de janvier. Les pêcheurs professionnels sont cependant autorisés à pratiquer la pêche de reproducteurs de palées et de bondelles pendant ces périodes. Ces pêches spéciales, strictement limitées à la période de maturité maximale des géniteurs, permettent le prélèvement des produits sexuels des corégones pour la production d'alevins destinés au repeuplement du lac. Elles se pratiquent au moyen de filets de 50 à 60 mm de maille pour les palées et de 34 mm de maille au minimum pour les bondelles.

Dans la présente étude, l'évolution des peuplements de corégones – avant tout de la bondelle – depuis le début des années 1980 jusqu'à nos jours est analysée en utilisant les résultats des suivis organisés par les services de la pêche. L'objectif est d'examiner l'effet des changements trophiques du lac sur ces poissons, d'évaluer les captures accidentielles de palées dans le cadre de la pêche de la bondelle et d'estimer les principaux paramètres décrivant la dynamique de la population de bondelles.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage des corégones

La pêche professionnelle des corégones du lac de Neuchâtel fait l'objet de suivis depuis la fin des années 1970. Au total, 9'377 corégones capturés de décembre 1981 à novembre 2008 ont été pris en compte (tableau 1). Les données relevées comprennent la longueur totale et parfois le poids total des poissons. De plus, 5'039 échantillons d'écailles ont été prélevés pour déterminer l'âge des poissons. Les données mises à disposition par P. Vonlanthen, relatives à l'âge, à la longueur et à la capture de 258 corégones, ont en outre été utilisées pour l'estimation des fonctions de sélectivité des filets.

Les périodes 1 à 4 (tableau 1) ont été définies en fonction du protocole d'échantillonnage ainsi que de l'homogénéité des relations entre la longueur des poissons et le diamètre des

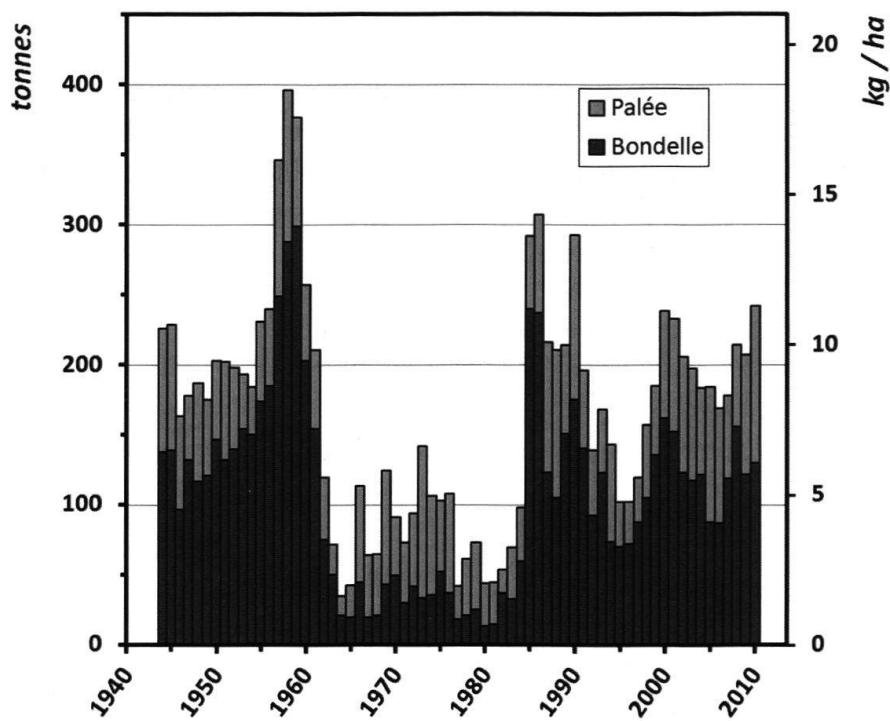


Figure 2.—Rendement annuel de la pêche des Corégones dans le lac de Neuchâtel, de 1944 à 2008 (source: Service de la faune du canton de Neuchâtel). Axe de gauche: rendement brut en tonnes; axe de droite: rendement relatif à la surface lacustre, en kg/ha.

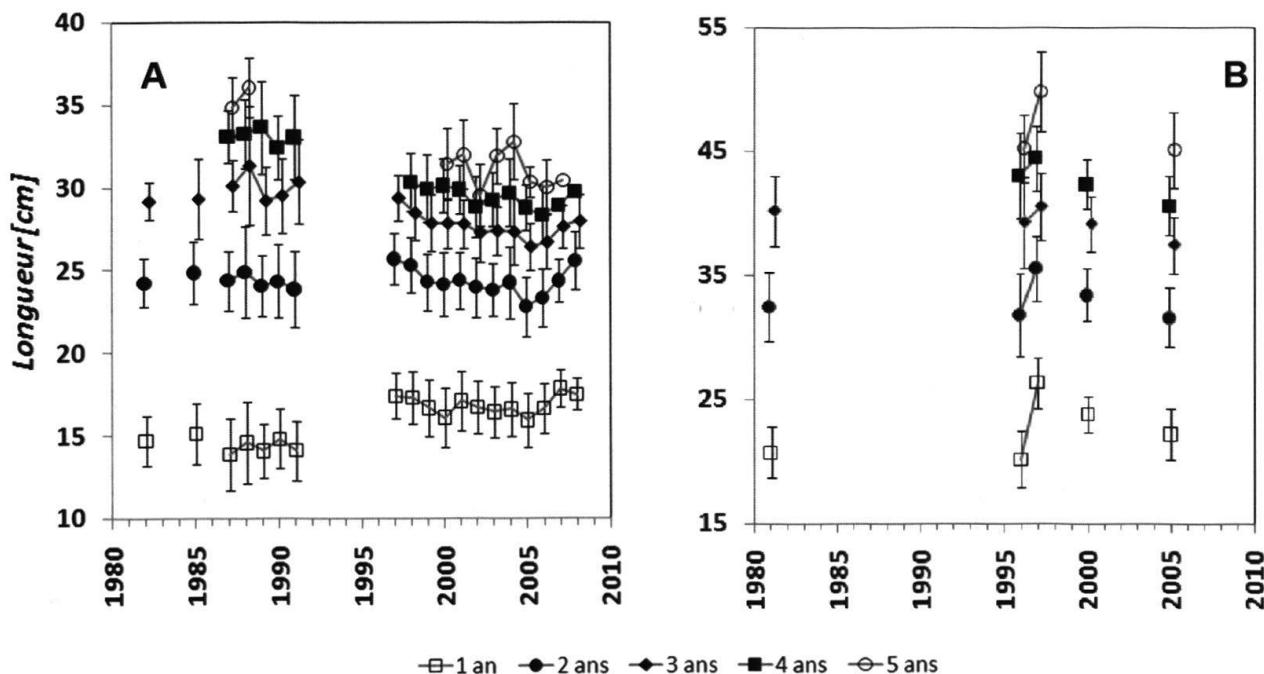


Figure 3.—A: Longueurs rétrocalculées des bondelles du lac de Neuchâtel (pêches de géniteurs seules de 1982 à 1991; pêche de géniteurs plus pêches commerciales de 1997 à 2008). B: Longueurs rétrocalculées des palées du lac de Neuchâtel (pêches de géniteurs uniquement). Points: longueurs moyennes; barres verticales: écarts types.

écailles (voir «âge et croissance» ci-dessous). Les périodes 1 et 2 ne comprennent que des prélèvements réalisés dans le cadre des pêches de géniteurs, en janvier (bondelle) et en décembre (palée). Les périodes 3 et 4 comprennent en plus des échantillons récoltés en début d'été (juin/juillet) ainsi qu'en automne (septembre/octobre/novembre) dans des filets destinés à la capture de la bondelle (filets de fond et flottants de 32 et de 34 mm de maille).

Dans le cadre du suivi des pêches spéciales de géniteurs, des sets de filets de longueurs différentes ont de plus été utilisés, de même que des filets multimailles, composés de bouts de filets appondus les uns aux autres. Les corégones capturés dans ces engins n'ont été utilisés que pour les rétrocalculs de la longueur.

Tableau 1.—Bondelles et palées prises en considération dans cette étude (entre parenthèses: nombre d'individus d'âge connu, nombre d'individus avec scalimétrie pour le rétrocalcul de la longueur).

Période	Pêche de géniteurs		Pêche commerciale
	bondelles	palées	
1981 à 1985 (période 1)	3'142 (923, 218)	106 (106, 103)	
1987 à 1991 (période 2)	1'756 (545, 432)	-	
1997 à 2000 (période 3)	199 (199, 199)	245 (245, 245)	1'245 (1013, 1013)
2001 à 2008 (période 4)	573 (377, 377)	216 (155, 155)	1'895 (1'694, 1'694)
Total	5'670 (2'044, 1'226)	567 (506, 503)	3'140 (2'707, 2'707)

Tableau 2.—Comparaison des longueurs moyennes rétrocalculées des palées et des bondelles du Lac de Neuchâtel en 1948/49 et en 2001-2008. Les deux colonnes de droite contiennent les longueurs 2001-2008 rétrocalculées selon le modèle proportionnel et sont directement comparables aux résultats de la période 1948/49. Les chiffres après le « / » de la colonne relative à la palée en 1948/49 se réfèrent à la palée de fond.

Age	Longueur [cm]					
	1948 / 1949 (DOTTRENS & QUARTIER 1949)		2001 – 2008 (cette étude)		2001 – 2008 (cette étude)	
	bondelle	palée	bondelle	palée	bondelle	palée
1 an	8.5	8.5 / 7.5	16.8	22.2	9.0	10.6
2 ans	18	16 / 14	24.0	31.6	19.2	23.6
3 ans	24	27 / 24.5	27.3	37.4	24.9	32.4
4 ans	28	35.5 / 32.5	29.3	40.6	27.9	38.5
5 ans	31	41.5 / 39.5	30.7	45.1	30.1	42.7

Relevés de l'effort de pêche

Dès 1986, les gardes-pêche du lac ont enregistré plusieurs fois par année chez des pêcheurs professionnels le nombre d'engins utilisés, leurs caractéristiques (type, longueur, dimension des mailles, profondeur), la durée de leur immersion, ainsi que le nombre, le poids total et l'espèce des poissons capturés. Ces relevés étaient mensuels au début. Leur fréquence a diminué au cours des années, mais ils restaient répartis sur toutes les saisons.

Ces données ont permis d'estimer le nombre de corégones capturés par 100 m de filet et par période de 24 h d'immersion (*CPUE* «*catch per unit effort*» [*N/filet/24 h*]), ainsi que le poids des poissons capturés par 100 m de filet et par période de 24 h (*WPUE* «*weight per unit effort*» [*kg/filet/24 h*]). Le *CPUE* et le *WPUE* sont considérés comme indicateurs de l'efficacité de la pêche.

Age et croissance

L'âge des corégones a été déterminé par comptage des annuli des écailles prélevées sur le flanc entre la nageoire dorsale et la ligne latérale.

Une partie des écailles a été analysée par scalimétrie (mesure de la distance *i* des annuli au centre de l'écaille) pour les rétrocalculs de l'accroissement annuel individuel. Une à 3 écailles par poisson ont été utilisées.

Pour le rétrocalcul, la relation entre la longueur des poissons et le rayon de leurs écailles a été établie par analyse de régression en utilisant un modèle exponentiel (modèle log-log; BARTLETT *et al.* 1984). Les paramètres de régression ont été estimés selon la méthode de «régression de Teissier» («geometric mean regression», RICKER 1973, 1975). L'estimation des longueurs rétrocalculées a été réalisée en utilisant la relation

$\ln L_t = \ln i_t * (\ln L - a) / \ln r + a$; où L_t : longueur rétrocalculée du poisson à l'âge *t* [années]; i_t : distance de l'annulus formé à l'âge *t*; L : longueur mesurée du poisson; r : rayon de l'écaille; a : constante de la relation exponentielle entre la longueur et le diamètre des écailles.

Les rétrocalculs ont été effectués séparément pour les périodes 1 à 4.

Pour permettre la comparaison des données de cette étude avec celles de DOTTRENS & QUARTIER (1949), les rétrocalculs ont en plus été effectués selon le modèle proportionnel $L_t = i_t / r * L$.

Les paramètres de la fonction de croissance de Von Bertalanffy (RICKER 1975) sont calculés pour les palées et les bondelles au moyen d'un modèle itératif de régression non linéaire en utilisant les longueurs rétrocalculées des corégones appartenant aux classes d'âge de 1 à 5 ans capturés pendant la période 4 (2001 – 2008). La fonction prend la forme

$L_t = L_\infty (1 - \exp(-K(t-t_0)))$, où L_t = longueur à l'âge *t*, L_∞ = longueur asymptotique des poissons, K = coefficient de croissance, et t_0 = âge initial où la longueur du poisson est théoriquement 0.

Distinction entre palées et bondelles

La distinction entre palées et bondelles a été faite, séparément pour les périodes 3 et 4, par classification automatique (nuées dynamiques, K-Means Cluster Analysis) avec comme

paramètres les longueurs rétrocalculées de 1 à 5 ans. Les géniteurs capturés pendant la période de reproduction ont été utilisés pour «calibrer» la méthode, qui permet au final d'attribuer à chaque individu une distance négative (bondelles) ou positive (palées) de 0. Pour l'analyse des captures accidentnelles de palées dans les filets destinés à la pêche de la bondelle (tableau 3), les individus dont la distance est proche de 0 ont été considérés comme bondelles ou palées «incertaines», le critère d'incertitude étant le centile 5%.

Sélectivité des filets et probabilité de capturer des bondelles

La pêche au moyen de filets maillants est sélective. En effet, la probabilité de capturer les poissons dépend notamment de leur espèce et de leur taille, ainsi que de la dimension des mailles des filets. La sélectivité d'un filet de pêche par rapport à la longueur des poissons peut être définie par une *fonction de sélectivité*, qui indique pour chaque longueur la proportion relative d'individus capturés par rapport au nombre d'individus présents dans la population échantillonnée (HAMLEY 1975, HOVGARD & LASSEN 2000). Les fonctions de sélectivité pour les corégones du lac de Neuchâtel ont été estimées selon la méthode de HOLT (1963). Cette méthode simple presuppose que la courbe de sélectivité d'un filet de mailles m [mm] est une distribution normale (m est mesuré de nœud à nœud). Elle est définie par la «longueur optimale» μ (sommet de la courbe) et sa déviation standard σ , la valeur de la sélectivité pour la longueur optimale étant égale à 1. La méthode permet d'estimer σ et k , où k est un multiplicateur permettant de calculer la longueur optimale à partir de la dimension des mailles m (μ [cm] = $k * m$ [mm]).

Les fonctions de sélectivité des filets utilisés dans le lac de Neuchâtel pour la capture des corégones ont été estimées en utilisant les longueurs de 258 corégones prélevés dans des filets de fond de 34, 40 et 45 mm de maille tendus simultanément (données mises à disposition par P. Vonlanthen).

La probabilité relative de capture (*PRC*) des corégones est le produit des fonctions de sélectivité et des distributions des longueurs rétrocalculées des poissons de chaque classe d'âge. A cet effet, les distributions des longueurs par classe d'âge ont été définies comme étant des distributions normales avec une fréquence de 1 pour la moyenne.

Analyse des cohortes de bondelles

On entend par «cohorte» l'ensemble des individus de la population qui ont la même année de naissance. La «taille virtuelle» est l'ensemble des individus d'une cohorte capturés jusqu'à sa disparition complète.

La statistique de la pêche professionnelle est rendue chaque mois en poids et non en nombre de poissons. Pour l'estimation de la taille virtuelle des cohortes, il est donc nécessaire de recalculer la statistique en nombre d'individus et de répartir ces nombres sur les cohortes présentes dans les captures. Cette transformation a été faite en utilisant le quotient *CPUE/WPUE* calculé sur la base des relevés de l'effort de pêche, ainsi que la structure d'âge des corégones échantillonnés. Les résultats ont été extrapolés sur l'ensemble des captures de chaque année.

La taille virtuelle des cohortes de bondelles a été estimée sur la base des prélèvements effectués dans les filets de 32 et 34 mm de maille. Les tailles virtuelles des cohortes 1994

Tableau 3.—Pourcentage de bondelles et de palées capturées dans le cadre de la pêche commerciale. FFD: filet de fond (max. 2 m de hauteur). PFT: pic flottant; PFD: pic de fond.

Mois	Engin	% bondelles classées	% bondelles incert.	% palées classées	% palées incert.	N
Période 3 (1996 à 2000)						
<i>juin</i>	<i>PFT</i>	82.5	11.7	5.8	0.0	171
	<i>PFD</i>	85.0	10.6	4.4	0.0	113
	<i>Total</i>	83.5	11.3	5.3	0.0	284
<i>juillet</i>	<i>PFT</i>	82.6	3.5	13.2	0.7	144
	<i>FFD</i>	88.5	3.8	7.7	0.0	26
	<i>Total</i>	83.5	3.5	12.4	0.6	170
<i>septembre</i>	<i>PFT</i>	72.7	15.1	7.9	4.3	139
	<i>PFD</i>	70.6	20.6	5.9	2.9	34
	<i>FFD</i>	92.0	3.0	4.0	1.0	100
	<i>Total</i>	79.5	11.4	6.2	2.9	273
<i>octobre</i>	<i>PFT</i>	73.2	7.3	15.4	4.1	123
	<i>PFD</i>	86.0	8.0	4.0	2.0	50
	<i>FFD</i>	86.5	7.7	5.8	0.0	52
	<i>Total</i>	79.1	7.6	10.7	2.7	225
<i>Total de la période</i>		81.3	9.0	8.1	1.6	952
Période 4 (2001 à 2008)						
<i>Juin</i>	<i>PFT</i>	79.8	6.1	12.3	1.8	342
	<i>PFD</i>	90.6	3.3	5.5	0.6	180
	<i>Total</i>	83.5	5.2	10.0	1.3	522
<i>Juillet</i>	<i>PFT</i>	73.1	1.5	25.4	0.0	67
	<i>PFD</i>	70.6	5.3	29.4	0.7	152
	<i>Total</i>	79.0	4.1	16.4	0.5	219
<i>septembre</i>	<i>PFT</i>	40.0	0.0	34.0	26.0	50
	<i>PFD</i>	70.6	3.9	15.7	9.8	51
	<i>Total</i>	55.4	2.0	24.8	17.8	101
<i>octobre</i>	<i>PFT</i>	80.9	3.7	14.2	1.2	325
	<i>PFD</i>	90.5	5.9	3.6	0.0	336
	<i>Total</i>	85.8	4.8	8.8	0.6	661
<i>novembre</i>	<i>PFT</i>	61.5	0.0	34.1	4.4	91
	<i>PFD</i>	58.0	2.0	38.0	2.0	100
	<i>Total</i>	59.7	1.0	36.1	3.1	191
<i>Total de la période</i>		79.5	4.3	14.2	2.1	1'694
Périodes 3 et 4 (1996 à 2008)						
<i>PFT</i>		76.6	6.1	14.6	2.7	1'452
<i>PFD</i>		83.5	6.0	9.4	1.1	1'016
<i>FFD</i>		89.9	4.5	5.1	0.6	178
<i>Total des deux périodes</i>		80.1	6.0	12.0	1.9	2'646

et 2004 ont été estimées approximativement sur la base de données incomplètes (les classes 1+ et 2+ manquent pour la cohorte 1994, de même que les classes 5+ et plus pour la cohorte 2004).

Taux de mortalité et estimation du stock de bondelles

Les taux de mortalité suivants sont utilisés (RICKER 1975):

- taux instantané de mortalité totale Z , de mortalité naturelle M et de pêche F .
- taux annuel de mortalité A , de mortalité naturelle m et de pêche f .

Les relations entre les taux de mortalité sont

$$Z = M + F; A = m + f - m*f.$$

Les relations entre les taux de mortalité instantanés et annuels sont

$$A = 1 - e^{-Z}; m = 1 - e^{-M}; f = 1 - e^{-F}.$$

Z correspond à la pente de la droite de régression entre le logarithme népérien de $N_{cohorte}$ et le temps (ou l'âge) en années (RICKER 1975), où $N_{cohorte}$ est le nombre d'individus capturés appartenant à une cohorte et classe d'âge. Pour l'estimation de Z , seules les classes d'âge recrutées sont prises en considération, une cohorte étant considérée comme recrutée lorsqu'elle entre significativement dans la pêcherie. Tel est considéré être le cas dès que $N_{cohorte}$ diminue d'une année à l'autre.

M a été estimé par la méthode indirecte développée par PAULY (1980):

$\ln M = -0.0066 - 0.279 \ln L_\infty + 0.6543 \ln K + 0.4634 \ln T$, où L_∞ et K : paramètres de la fonction de Von Bertalanffy; T : température moyenne annuelle de l'eau.

Pour estimer T , les profondeurs préférentielles des bondelles durant l'année ont été évaluées sur la base des profondeurs où les filets de pêche sont tendus. Les profils de température du lac (source: Service de l'environnement du canton de Neuchâtel) ont permis d'évaluer la température qui prévaut à ces profondeurs. Il ressort de cette analyse que les bondelles se tiennent de préférence, pendant la période chaude, dans la partie inférieure de l'hypolimnion, où la température moyenne se situe vers 7 à 8°C. La température moyenne annuelle T se situe pour les bondelles vers 6.5°C.

RÉSULTATS

Age et croissance

Les longueurs rétrocalculées moyennes des corégones de 1 à 5 ans et leurs variations au cours des années 1981 à 2008 sont représentées à la figure 3.

Les deux espèces ont atteint un maximum de croissance dans les années 1990, mais chez la bondelle, la diminution de la longueur des classes d'âge de 2 à 5 ans est bien marquée dès 1997, voire même dès 1988 pour les classes de 3 et 4 ans. La taille moyenne des bondelles à 1 an a cependant significativement augmenté entre les années 1980 et aujourd'hui (figure 3).

L'évolution de la longueur des bondelles de 1997 à 2008 est représentée en détail dans la figure 4. La longueur a tendance à diminuer au cours de ces années pour les individus de 2, 3 et 4 ans (Rho de Spearman = -0.19, -0.29 et -0.28 pour $N = 2'817, 2'218$ et

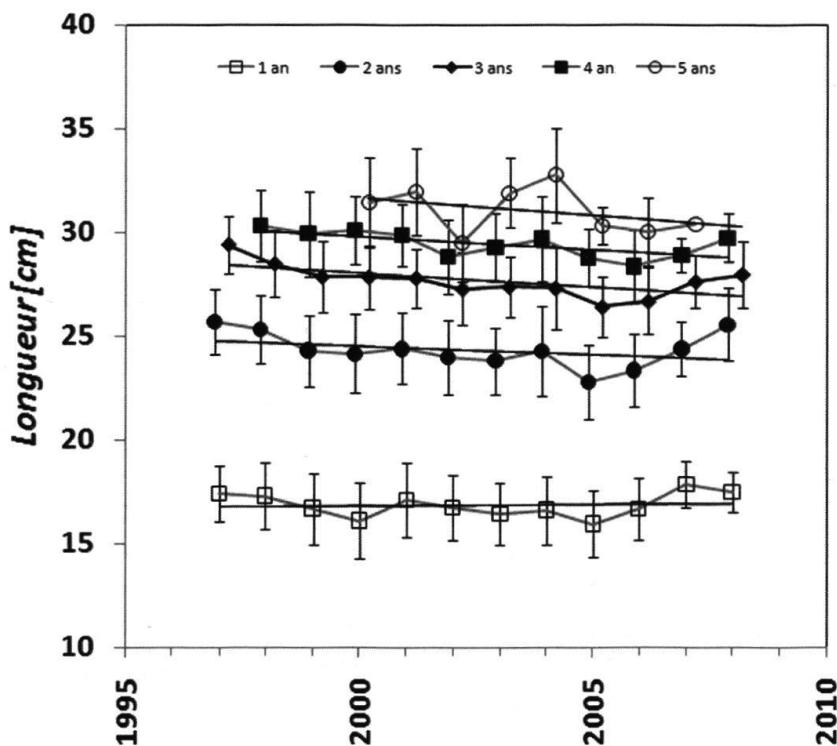


Figure 4.—Longueurs moyennes des bondelles de 1 à 5 ans du lac de Neuchâtel, de 1997 à 2008. Les droites de régression indiquent la tendance générale de l'évolution de la taille en fonction du temps.

Tableau 4.—Structure d'âge et âge moyen des bondelles dans les captures au filet (sans pêches de géniteurs) de 1997 à 2008. Les cellules grisées représentent les cohortes nombreuses 1996 (marquée *), 2000 (***) et 2003 (****) (figure 8), de même que la cohorte 2006 (*****) dont l'importance n'était pas encore confirmée en 2008.

Année de pêche	Classes d'âge (%)						âge moyen
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	
1997	*1.1	19.7	60.5	17.7	1.1	0.0	3.0
1998	1.1	*59.2	37.4	2.2	0.0	0.0	2.4
1999	1.8	4.6	*83.4	10.2	0.0	0.0	3.0
2000	0.5	11.3	23.7	*57.1	7.4	0.0	3.6
2001	**0.0	36.0	20.8	33.1	*10.1	0.0	3.2
2002	0.0	**31.1	44.2	9.4	11.7	*3.7	3.1
2003	1.3	9.5	**74.3	13.9	1.0	0.0	3.0
2004	***2.1	35.4	27.7	**31.2	3.6	0.0	3.0
2005	0.0	***30.3	19.2	36.4	**12.1	2.0	3.4
2006	0.0	19.9	***72.1	5.0	2.6	**0.5	2.9
2007	****27.0	26.8	36.2	***9.4	0.6	0.0	2.3
2008	0.0	****60.7	29.9	9.4	***0.0	0.0	2.5
ensemble	3.4	29.9	41.0	20.8	4.4	0.5	2.95

839 respectivement; $p<0.01$). Pour ceux de 5 ans, une tendance équivalente, mais non significative, semble se dessiner ($\text{Rho} = -0.09$, $N = 118$). La longueur des bondelles de 1 an ($\text{Rho} = +0.006$; $N = 2'850$) est restée stable.

Les paramètres de la fonction de croissance de Von Bertalanffy estimés pour l'ensemble des longueurs rétrocalculées des échantillons 2001 à 2008 sont les suivants (entre parenthèses: intervalles de confiance à 95%):

Palée:

$$L_{\infty} = 45.8 \text{ cm} (44.6; 47.1); K = 0.50 (0.46; 0.54); t_0 = -0.210 (-0.283; -0.138).$$

$N = 1'099$ longueurs rétrocalculées provenant de 430 individus.

Bondelle:

$$L_{\infty} = 31.2 \text{ cm} (30.9; 31.4); K = 0.68 (0.65; 0.70); t_0 = -0.147 (-0.181; -0.113).$$

$N = 5'627$ longueurs rétrocalculées provenant de 1'796 individus.

De 1997 à 2008, les bondelles les plus âgées capturées dans le cadre des échantillonnages de la pêche commerciale appartenaient à la classe d'âge 6+ (14 individus sur 3'140 au total; voir également tableau 4). Dans le cadre des pêches de géniteurs, quelques corégones de 7 ans et plus, répartis sur toute la durée de 1981 à 2008, ont été capturés: 11 en janvier (bondelles, dont une atteignait l'âge remarquable de 11 ans), et 7 en décembre (palées).

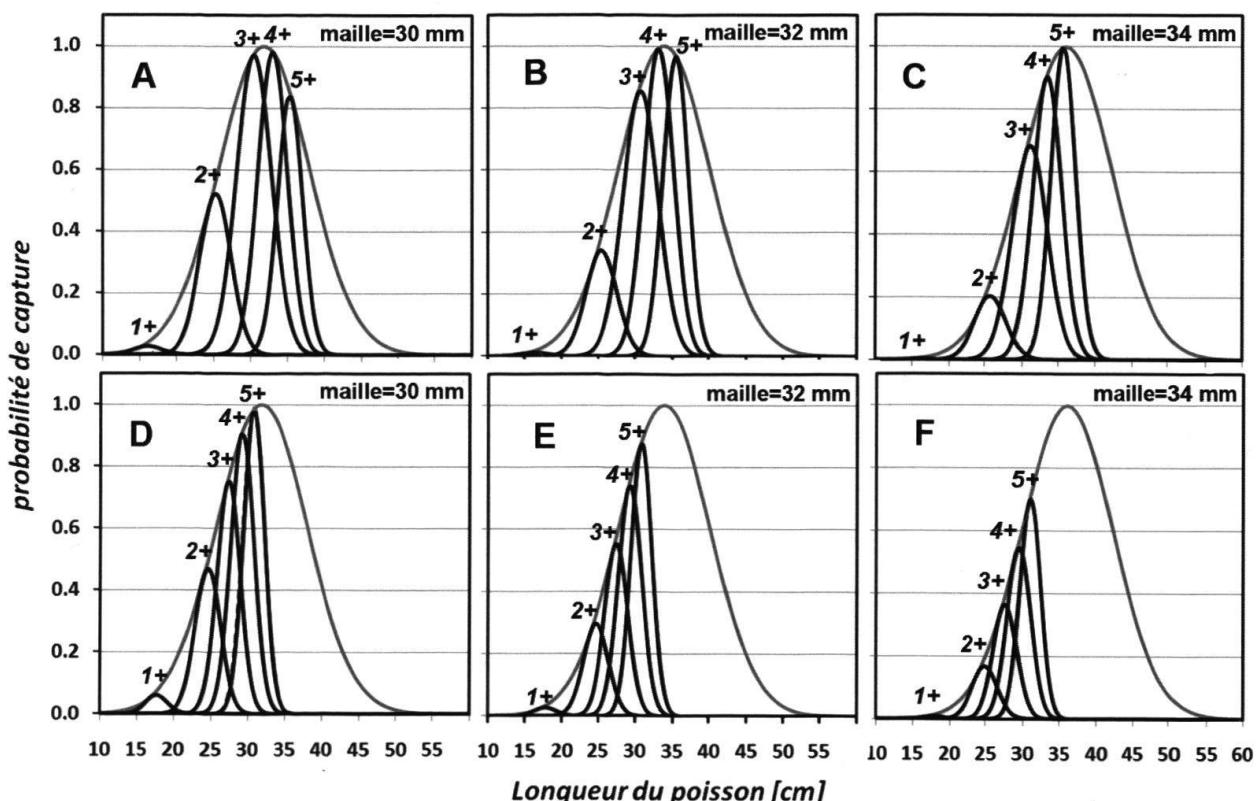


Figure 5.—Probabilité relative de capture (PRC) des bondelles des classes d'âge 1+ à 5+, en fonction de leur taille et de la dimension des mailles des filets de pêche (30, 32 et 34 mm). Graphiques A, B et C: PRC pour la croissance moyenne des bondelles des années 1987-1991. Graphiques D, E et F: PRC pour la croissance moyenne des bondelles des années 2004-2008. Courbes noires: PRC; courbes grises: courbes de sélectivité des filets.

Sélectivité des filets destinés à la pêche des bondelles

Les paramètres des fonctions de sélectivité estimés sont $k = 1.058$ et $\sigma = 6.16$.

Les probabilités relatives de capture (PRC) pour les bondelles des classes d'âge 1+ à 5+ sont représentées dans la figure 5 pour six scénarios de croissance et de dimensions de mailles des filets. Dans les scénarios de la figure 5 A, B et C, les vitesses de croissance sont basées sur les longueurs moyennes des bondelles qui correspondent à celles des années 1987 à 1991 (niveau trophique élevé). Les scénarios de la figure 5 D, E et F sont basés sur la vitesse de croissance des années 2004 à 2008 (lac oligotrophe). Les dimensions des mailles des filets de 30, 32 et 34 mm sont celles qui ont été utilisées pour la pêche de la bondelle dans le lac de Neuchâtel à différentes époques depuis les années 1970, comme cela est décrit dans l'introduction.

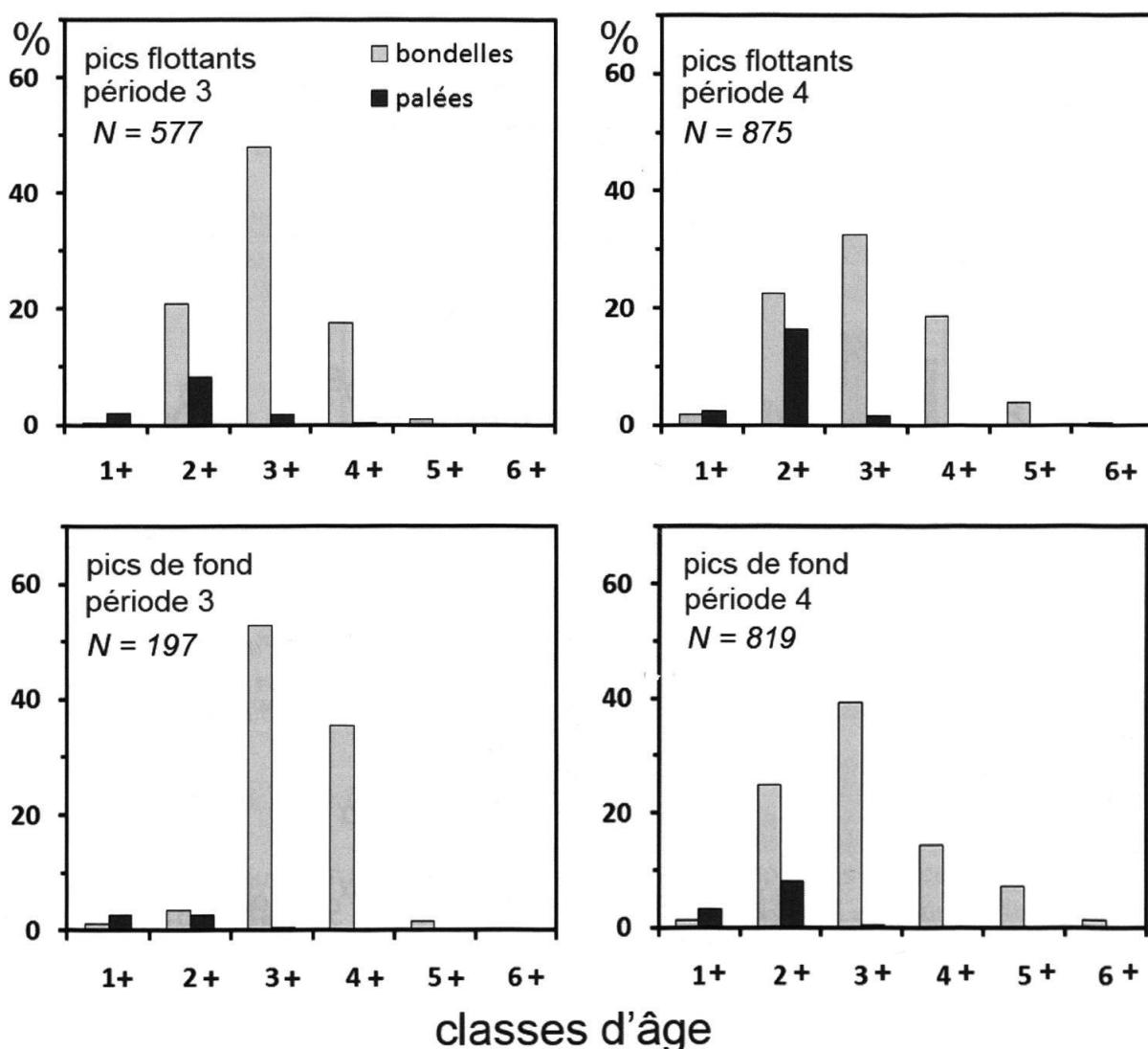


Figure 6.—Pourcentage de palées et de bondelles capturées dans les pics flottants et de fond destinés à la pêche de la bondelle, pendant les périodes 3 (1996 à 2000) et 4 (2001 à 2008). Dans chacun des graphiques, 100% représente le total des poissons capturés dans le type d'engins et pendant la période correspondante.

Capture accidentelle de palées dans les filets destinés à la pêche de la bondelle

Les pourcentages de bondelles et de palées capturées de 1997 à 2008 (périodes 3 et 4) hors période de reproduction dans les filets de 32 et de 34 mm de maille, sont récapitulés dans le tableau 3.

La répartition par classes d'âge des palées et des bondelles dans les pics de fond et flottants de 32 et de 34 mm de maille est présentée dans la figure 6.

Suivi de la pêche et des cohortes de bondelles

L'évolution dans le temps du nombre par unité d'effort (*CPUE*) et du poids par unité d'effort (*WPUE*) des bondelles capturées est présentée dans la figure 7, en fonction de la dimension des mailles (figure 7 A et B) et de la saison (figure 7 C et D).

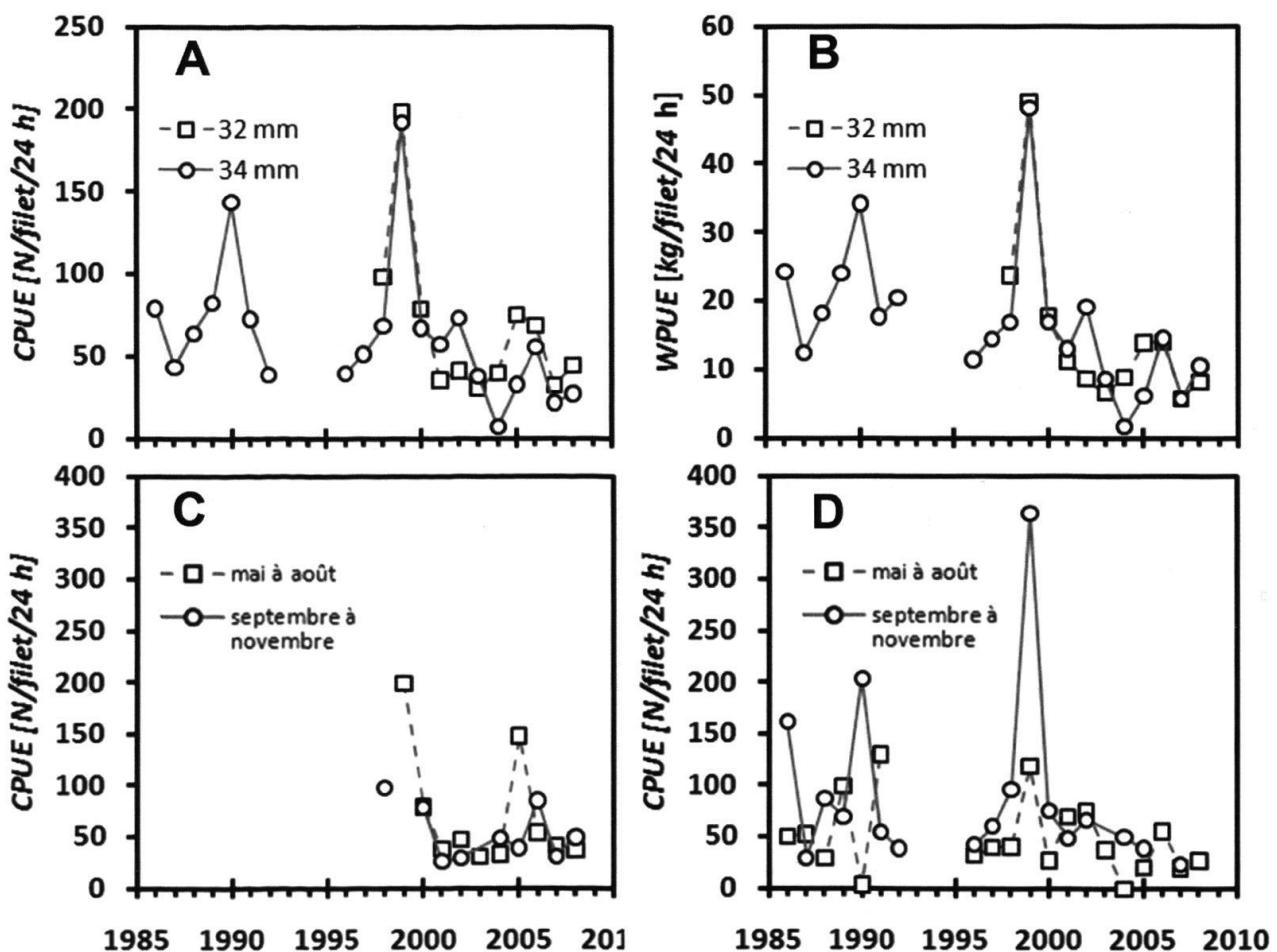


Figure 7.—A: Evolution du *CPUE* des bondelles en fonction de la dimension des mailles. B: Evolution du *WPUE* des bondelles en fonction de la dimension des mailles. C: Evolution du *CPUE* des bondelles capturées dans les filets de 32 mm de maille en fonction de la saison (dès 1998, l'usage des filets de 32 mm de maille n'étant pas autorisé précédemment). D: Evolution du *CPUE* des bondelles capturées dans les filets de 34 mm de maille en fonction de la saison.

Pour les filets de 34 mm de maille, le *WPUE* est de 21.6 kg/filet/24h en moyenne pour les années 1986 à 1992 et de 10.5 kg/filet/24h en moyenne pour les années 2001 à 2008 (différence significative, test de t; p = 0.01). Cette diminution est plus prononcée que celle du *CPUE* pour les mêmes périodes (moyennes: 74.9 poissons/filet/24h et 43.9 poissons/filet/24h respectivement). Le *CPUE* tend également à diminuer dans le temps, mais la différence n'est pas significative (test de t; p = 0.08). La baisse plus nette du *WPUE* s'explique par la tendance à la baisse du poids moyen des bondelles pêchées, résultant de la diminution de la taille des bondelles capturées au cours des années (figure 4).

Le tableau 4 montre la répartition des classes d'âge et l'âge moyen des bondelles capturées de 1997 à 2008 dans le cadre de la pêche commerciale. Les différentes cohortes peuvent être suivies en diagonale dans ce tableau.

L'évolution des tailles virtuelles des cohortes 1994 à 2004 est présentée dans la figure 8.

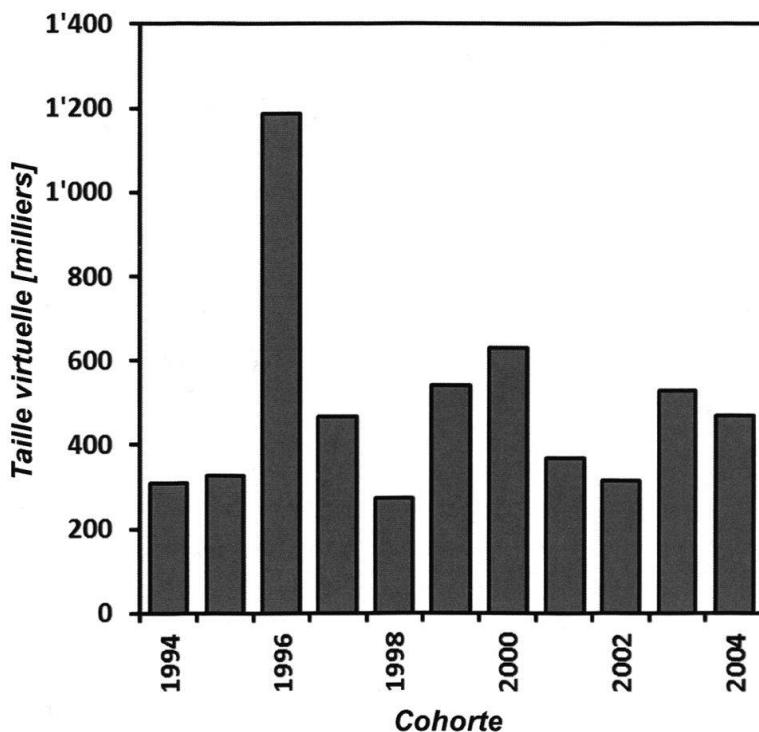


Figure 8.–Tailles virtuelles des cohortes de bondelles capturées pendant les années 1997 à 2008.

Taux de mortalité des bondelles

Il ressort de la figure 9 A que le nombre de bondelles capturées par cohorte (*Ncohorte*) augmente jusqu'à l'âge de 3 ans environ et diminue dès cet âge. Les bondelles appartenant aux cohortes 1995 à 2003 ont par conséquent été considérées comme pleinement recrutées dès l'âge de 3 ans environ. Les droites de régression de $\ln Ncohorte$ sont représentées en fonction de l'âge à la figure 9 B. La moyenne des pentes de ces droites, qui correspond au taux instantané de mortalité totale des cohortes 1995 à 2003, prend la valeur $Z = 1.237$.

Le taux instantané de mortalité naturelle est estimé à $M = 0.704$.

Les taux de mortalité instantanés et annuels découlant de ces valeurs sont présentés de manière synthétique dans le tableau 5.

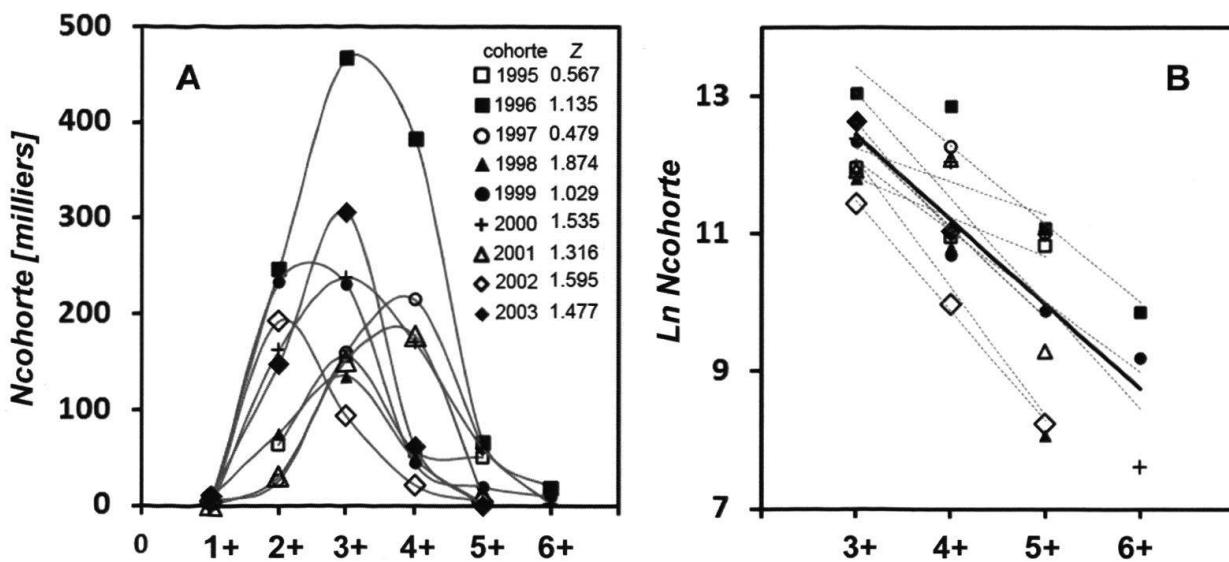


Figure 9.—A: Nombre d'individus capturés des cohortes 1995 à 2003 (Ncohorte) en fonction de l'âge des bondelles. B: Estimation du taux instantané de mortalité totale Z des bondelles du lac de Neuchâtel. La pente de la droite en gras est la moyenne des pentes des cohortes 1995 à 2003 ($Z = 1.23$).

Tableau 5.—Taux instantanés et annuels de mortalité.

Taux de mortalité instantanés	Taux de mortalité annuels
mortalité totale Z	1.23
mortalité naturelle M	0.70
mortalité de pêche F	0.53
	mortalité totale A
	0.71
	mortalité naturelle m
	0.51
	mortalité de pêche f
	0.41
	taux annuel de survie S
	0.29

DISCUSSION

Statut systématique de la palée et de la bondelle

Comme indiqué en introduction, la palée et la bondelle sont considérées dans la présente étude comme deux espèces distinctes. En fait, la différenciation des corégones des lacs suisses en écotypes (notamment STEINMANN 1951), «races» ou espèces (par exemple KOTTELAT & FREYHOF 2007) est depuis longtemps un sujet de réflexion et de controverse de la part des ichtyologues.

Les méthodes récentes de l'analyse génétique ont permis à DOUGLAS & BRUNNER (2002) de montrer que les populations de corégones sont génétiquement distinctes d'un lac à l'autre, mais que celles vivant en sympatrie dans un même lac se différencient également entre elles. Ces auteurs estiment que les corégones sympatiques constituent des «species flocks», c'est-à-dire des espèces distinctes mais apparentées et qui se sont différencierées en fonction de niches écologiques différentes. Plus récemment, VONLANTHEN *et al.* (2008) ont

mis en évidence que les palées et les bondelles du lac de Neuchâtel ne sont pas cloisonnées en tant qu'espèces au sens strict, mais que leur composition génétique varie selon un gradient de profondeur pendant la période de reproduction en décembre/janvier. Pour ces auteurs, il est actuellement impossible de savoir si cette continuité est la conséquence d'un flux génétique naturel dû à une spéciation en devenir, ou d'un mélange artificiel intervenu récemment et résultant de modifications environnementales (notamment l'eutrophisation) ou du repeuplement artificiel pratiqué depuis plusieurs décennies. Postuler que la palée et la bondelle constituent deux espèces bien distinctes, comme cela est fait dans la présente étude, doit donc être considéré comme étant une simplification provisoire, mais appropriée dans le contexte de la gestion piscicole.

Age et Croissance

L'évolution trophique du lac de Neuchâtel s'inscrit dans celle de la plupart des lacs suisses, avec toutefois des concentrations maximales en phosphore total très différentes. Or, la vitesse de croissance des corégones diminue dans tous les lacs en phase de réoligotrophisation (MÜLLER 2009). La diminution de la vitesse de croissance des bondelles, constatée notamment entre 1997 et 2008 (figure 4), est donc certainement liée au niveau trophique du lac. Il est possible que la croissance des corégones du lac de Neuchâtel diminue encore à l'avenir. La concentration hivernale en phosphore total du lac de Neuchâtel se situe actuellement entre 5 et 10 µgP/l. Selon Müller (2009), le rendement piscicole et la croissance des corégones a subi une baisse importante dans les lacs dont cette concentration a chuté en dessous de 5 µgP/l, par exemple dans les lacs de Brienz, de Walenstadt et des Quatre-Cantons. Il paraît cependant peu probable que les apports en fertilisants dans le lac de Neuchâtel puissent baisser autant que dans ces lacs, dont les bassins versants sont essentiellement alpins.

MÜLLER (2009) relève que les facteurs qui peuvent affecter la croissance des poissons sont – en plus du niveau trophique du lac – la pression de pêche, la densité de la population ainsi que des modifications génétiques. Ces dernières résultent du fait que les individus les plus grands d'une classe d'âge sont capturés en premier et sont donc soumis à une pression de pêche plus importante tant que leur taille est en dessous de la taille optimale des filets utilisés pour les exploiter. NUSSLE (2008) et NUSSLE *et al.* (2009) estiment que cet aspect explique pour 30% environ la diminution de la vitesse de croissance de la palée du lac de Joux, les autres 70% étant attribués à d'autres causes, telle que la diminution du niveau trophique du lac. Ils relèvent également que la sélection non aléatoire peut réduire la diversité génétique d'une population et ainsi diminuer ses chances de s'adapter à une épidémie ou à des changements environnementaux, par exemple à la hausse graduelle de la température. L'effet de cette sélection non aléatoire pourrait être diminué par la prescription d'une dimension maximale des mailles des filets, en plus de la dimension minimale (S. Nussle, comm. pers.). Cette mesure aurait pour objectif de mieux assurer la survie des individus à croissance rapide et d'augmenter ainsi leur chance de se reproduire et de transmettre leurs propriétés génétiques.

DOTTRENS & QUARTIER (1949) ont étudié la croissance des bondelles et des palées du lac de Neuchâtel capturées en 1947 et 1948. Leurs résultats constituent une référence précieuse pour comparer la vitesse de croissance actuelle des corégones à celle de la période qui a précédé la phase d'eutrophisation du lac. Cette comparaison n'a cependant été possible

qu'après avoir déterminé les longueurs rétrocalculées des corégones pêchés pendant la période 4 (2001 – 2008) par la méthode utilisée par ces auteurs (modèle proportionnel). La juxtaposition faite dans le tableau 2 indique que les longueurs moyennes par classes d'âge des bondelles de la période 4 ont de nouveau atteint des valeurs proches de ce qu'elles étaient en 1947/48. Chez les palées de 1 à 3 ans par contre, les longueurs moyennes actuelles sont nettement plus élevées qu'en 1948/49. La palée réagit-elle avec retard aux changements du niveau trophique du lac, ou des modifications génétiques seraient-elles à l'origine d'une croissance plus rapide de cette espèce ? Les données actuellement à disposition ne permettent pas de favoriser l'une ou l'autre hypothèse.

On a vu dans les résultats que les corégones les plus âgés constatés dans la pêche du lac de Neuchâtel depuis 1981 atteignaient 7 à 11 ans. Selon PEDROLI (1983), les individus de 10 à 11 ans constituaient également les captures les plus âgées dans le lac de Neuchâtel durant les trois périodes 1927-1930 (G. MAUVAIS, non publié), 1947/1948 (DOTTRENS & QUARTIER 1949) ainsi que 1978-1980 (par l'auteur lui-même) prises en considération. Constatons à titre de comparaison que les classes d'âge étaient représentées jusqu'à celle de 9 ans pour la palée dans le lac de Joux (NACEUR & BÜTTIKER 1999).

L'âge moyen des poissons capturés par les pêcheurs dépend de leur effectif, de leur structure d'âge et des engins de pêche utilisés. Un âge moyen trop bas peut indiquer que la pression de pêche s'exerce trop tôt sur les classes d'âge les plus jeunes, que le nombre de géniteurs assurant l'avenir de l'espèce risque par conséquent d'être insuffisant. Il peut aussi indiquer que la survie des individus recrutés est insuffisante, que la pression de pêche est donc trop élevée.

L'âge moyen des bondelles capturées au cours des années 1997 à 2008 variait de 2.3 à 3.6 ans (tableau 4) et atteignait en moyenne 2.95 ans. Il était particulièrement bas en 1998 ainsi qu'en 2007 et 2008, lorsque les cohortes nombreuses 1996 et 2006 entraient massivement dans la pêcherie à l'âge 1+ ou 2+. Il augmentait lorsque les cohortes nombreuses étaient pleinement recrutées, dès l'âge de 3 ans (années 1999 à 2001 pour la cohorte 1996).

PEDROLI (1983) constate que l'âge moyen des corégones pêchés au moyen de filets, de 4.60 et de 4.54 ans pour les périodes 1927-1930 et 1947/1948 respectivement, n'atteignait plus que 2.5 ans en 1978-1980. L'âge moyen est donc actuellement un peu plus élevé qu'à la fin des années 1970, mais il n'atteint de loin pas celui des époques précédentes mentionnées. De 1997 à 2008, les classes d'âge des bondelles les plus représentées dans les captures étaient la 3+ suivie de la 2+ et de la 4+ (tableau 4), alors qu'entre 1927 et 1930, la classe la plus représentée était celle de 5+ (environ 35%) suivie de la classe 4+ (30%). En 1947/1948, les classes 3+, 6+ et 7+ étaient les plus abondamment pêchées. Faut-il pour autant essayer d'augmenter l'âge moyen des captures en diminuant l'effort de pêche ou en augmentant la dimension minimale des mailles des filets ? La discussion au sujet de la sélectivité des filets (chapitre suivant) suggère que l'augmentation de la dimension des mailles ne paraît pas appropriée. En ce qui concerne la pression de pêche, il convient de rappeler que la situation actuelle est bien différente de celle qui prévalait lors des années 1920 ou 1940. En effet, les barques à moteur n'ont été progressivement introduites que dès les années 1915 à 1920, les anciens filets en coton ont été remplacés par la fibre synthétique, plus efficace, dès 1955 (VAUTHIER 2004) et les pêcheurs professionnels étaient bien plus nombreux qu'aujourd'hui. Mais le tonnage de corégones pêchés entre 1944 et 1960 était aussi important (figure 2).

Aucune mesure particulière ne paraît donc s'imposer actuellement sur la base de l'âge moyen et maximum constaté ces dernières années. Cependant, une étude plus poussée sur la dynamique des populations permettrait probablement de proposer des solutions pour ajuster l'effort de pêche en vue d'optimiser les rendements tout en favorisant le nombre de géniteurs disponibles pour la reproduction naturelle.

Sélectivité des filets destinés à la pêche des bondelles

Les probabilités relatives de capture *PRC* (figure 5) ont été calculées sur la base des longueurs rétrocalculées. Elles correspondent par conséquent à la situation avant la reprise de croissance au printemps. Les *PRC* évoluent donc en fonction de la croissance des poissons tout au long de la période chaude de l'année, pour atteindre à la fin de l'automne les valeurs de la classe d'âge supérieure. La pression de pêche sur une classe d'âge particulière augmente donc tout au long de cette période.

Le scénario de la figure 5 C correspond à la situation qui prévalait pendant les années 1987 à 1991. L'usage des filets de 34 mm de maille assurait la protection d'une grande partie des bondelles de 1 et de 2 ans. L'exploitation de la population se faisait essentiellement sur les individus de 3, 4 et 5 ans et la longueur des bondelles de 5 ans correspondait à la taille optimale des filets. On voit aussi que les filets de 30 ou de 32 mm de maille (figure 5A et B) auraient permis un prélèvement plus important des bondelles de la classe 2+. Celles de la classe 3+ auraient probablement subi une pression de pêche telle que leur chance de survie pour atteindre l'âge de 4 ou 5 ans aurait été considérablement réduite.

Le scénario de la figure 5 E correspond à la situation qui prévalait pendant les années 2004 à 2008. Les bondelles de 1 et de 2 ans subissaient encore une pression de pêche modérée, mais celles de 3 et 4 ans n'atteignent pas la taille optimale des filets de 32 mm de maille. Les filets de 30 mm de maille seraient probablement plus adéquats pour une exploitation optimale de ces classes d'âge, mais la pression sur les individus de 2 ans, voire même d'un an, risquerait d'être trop importante.

Les considérations qui précèdent indiquent que plus la vitesse de croissance des poissons diminue, plus il est difficile de fixer la dimension des mailles de manière à protéger les individus immatures tout en permettant d'assurer une bonne efficacité des filets. La réponse à ce dilemme est d'accepter que de jeunes individus soient prélevés. La surexploitation devrait cas échéant être limitée en diminuant l'effort de pêche, par exemple en diminuant le nombre d'engins autorisés par pêcheur.

Capture accidentelle de palées dans les filets destinés à la pêche de la bondelle

La proportion de palées capturées accidentellement de juin à novembre dans les engins destinés à la pêche de la bondelle atteint globalement environ 12 à 14% des corégones pêchés (tableau 3 dernière ligne), avec toutefois des différences importantes selon les engins de pêche et les mois pris en considération.

Les captures accidentnelles de palées dépendent du type d'engin utilisé (pics flottants, pics de fond ou filets de fond). Globalement, de 1997 à 2008, les captures accidentnelles de palées dépassaient 14% dans le pic flottant, 9% dans le pic de fond et 5% dans le filet de fond de 2 m de hauteur, ce dernier n'étant représenté que pendant la période 3 (1997

à 2000). Les captures accidentelles de petites palées se font donc en majorité dans le pic flottant, largement utilisé en été et en automne. Pour le mois de septembre de la période 4, la proportion de bondelles dans les pics flottants n'atteignait même que 40% et le résultat était à peine meilleur pour le mois de novembre.

Globalement de 1997 à 2008, 89.2% des palées capturées accidentellement dans les pics flottants n'avaient pas encore atteint l'âge de 3 ans (figure 6). Cette part atteint même 95.4% dans les pics de fond. Ces poissons étaient donc pour la plupart de jeunes immatures.

Pour les deux espèces confondues, la part d'individus de moins de 3 ans capturés dans les pics flottants et de fond était de 38.5% et de 32.1% respectivement.

Dans l'ensemble, les captures accidentelles de palées dépassaient globalement les 10% du produit de la pêche dans les pics flottants et de fond. Les engins tels qu'ils sont utilisés actuellement constituent donc un danger pour la palée. Les résultats de cette étude ne permettent cependant pas de quantifier cet impact sur la population de palées et la diminution de rendement qui pourrait en résulter.

Suivi de la pêche et des cohortes de bondelles

Le CPUE était particulièrement élevé en 1990, en 1999 et, dans une moindre mesure, en 2006 (figure 6). Le pic très prononcé de 1999 ne correspond d'ailleurs pas à celui du rendement de la pêche tel qu'il ressort de la statistique (figure 2). Le tonnage maximal a en effet été atteint en 2000 seulement. Même le rendement de la pêche des mois de mai à novembre est plus élevé en 2000 (122 tonnes) qu'en 1999 (118 tonnes). Ceci s'explique probablement par le fait que les pêcheurs ont limité volontairement l'effort de pêche en 1999 en réduisant le nombre de filets immergés. Ils pratiquent en effet de la sorte lorsque le marché est saturé et qu'ils ont de la peine à écouler le produit de la pêche. Quoi qu'il en soit, les excellents rendements des années 1999 à 2001 s'expliquent par l'abondance des bondelles de la cohorte 1996, déjà bien exploitée en 1998 à l'âge 2+ ans.

L'analyse faite par NACEUR & BÜTTIKER (1999) a permis de montrer que le rendement de la pêche des palées du lac de Joux évolue de manière cyclique, la durée des cycles étant d'environ 7 ans. Mais aucune évolution cyclique de la statistique de pêche des corégones du lac de Neuchâtel (figure 2) ou des tailles virtuelles (figure 8) n'a pu être mise en évidence (analyse d'autocorrélation, ACF).

La cohorte 2006, dont l'exploitation ne faisait que débuter en 2007 et 2008, s'annonce particulièrement nombreuse, puisque elle s'est déjà manifestée en 2007 avec 27% d'individus de la classe 1+ et en 2008 avec plus de 60% d'individus de la classe 2+ capturés (tableau 4). Cette cohorte a d'ailleurs certainement contribué significativement à augmenter les rendements de la bondelle de 2007 à 2010 (figure 2). L'exploitation massive de jeunes individus s'explique par l'augmentation de la longueur moyenne des bondelles des classes d'âge 1+ et 2+ constatée en 2007 et 2008 (figure 4). Cette observation indique que les explications assez théoriques données au sujet de la sélectivité des filets (figure 5) se confirment dans la réalité.

La diminution du niveau trophique du lac ne semble pas avoir influencé jusqu'à présent les effectifs de la population de bondelles, puisque aucune tendance n'est visible dans l'évolution de leur taille virtuelle (figure 8).

Taux de mortalité des bondelles

Seul le taux instantané de mortalité totale Z de la bondelle a pu être estimé directement à partir des données collectées dans le cadre de cette étude. La détermination directe du taux instantané de mortalité naturelle M n'est possible que par l'étude de populations non exploitées ou par le biais du marquage d'un grand nombre d'individus. Pour permettre d'évaluer M sans avoir recours à des études de marquage laborieuses, PAULY (1980) a développé une méthode indirecte (voir «matériel et méthodes») en mettant en relation 175 populations de poissons, dont des corégones, avec leurs paramètres de croissance et la température moyenne de leur habitat. EBENER *et al.* (2010) ont estimé des valeurs de M en analysant les retours de corégones marqués appartenant à différentes populations de corégones des lacs Michigan et Huron (Amérique du Nord). En comparant les résultats obtenus à ceux issus de la méthode indirecte de PAULY (1980), ils ont constaté que les valeurs de M obtenues par les marquages étaient dans l'ensemble plus élevées que celles prédictes par la méthode indirecte. Ils ont attribué cette différence à une mortalité particulièrement élevée due au parasitage par la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) invasive, qui constitue, depuis son introduction au début du 20^e siècle, un problème important pour les corégones des grands lacs américains. Les différences les plus importantes par rapport aux valeurs de M prédictes ont en effet été trouvées pour les stocks de corégones les plus exposés aux attaques des lamproies. Les auteurs en ont conclu que le modèle prédictif de PAULY (1980) permet d'obtenir des «résultats raisonnables» pour les populations de corégones non soumises à un parasitage excessif.

CONCLUSIONS

Cette étude a permis de dégager un certain nombre de paramètres utiles pour modéliser la dynamique de la population de bondelles, dans la perspective d'optimiser sa gestion et d'offrir un outil permettant de prédire les conséquences de modifications des modalités d'exploitation, comme cela a été fait pour la perche du lac de Constance (BÜTTIKER & STAUB 1992). Les paramètres à prendre en compte seraient ceux de la fonction de croissance de Von Bertalanffy et de la sélectivité des filets de pêche, ainsi que les taux de mortalité indiqués dans les résultats. Il sera toutefois nécessaire de les compléter par des données sur la fécondité des corégones du lac de Neuchâtel et d'affiner les connaissances sur le pourcentage de femelles matures aux différentes classes d'âge.

La gestion des corégones a été adaptée au cours des années à l'évolution trophique du lac de Neuchâtel. La présente étude, qui fait la synthèse des données sur les corégones récoltés pendant près de 30 ans, permet de conclure que cette gestion a permis de maintenir des populations de palées et de bondelles en bon état, de même que des prélèvements halieutiques à bon niveau. Aucune modification importante ne semble s'imposer pour l'instant. Des adaptations pourront cependant s'avérer nécessaires à l'avenir si la vitesse de croissance ou les effectifs des palées et des bondelles diminuent.

Sur la base de la présente étude, un nouveau protocole de suivi a été proposé pour les années à venir. Il comprend des prélèvements de corégones en période de reproduction et

de pêche commerciale au moyen de filets de 32 et 34 mm de maille (bondelle) ainsi que de 40 et 45 mm de maille (palée). Les prélèvements selon ces nouvelles modalités ont débuté en 2010.

REMERCIEMENTS

Les gardes-pêche des cantons de Neuchâtel, Fribourg et Vaud ont récolté ou participé aux échantillonnages de corégones et ont procédé aux relevés sur les efforts de pêche chez les pêcheurs professionnels. Les assistants techniques du Centre de conservation de la faune et de la nature du canton de Vaud ont participé aux relevés sur le terrain, préparé les échantillons d'écailles et participé à la détermination de l'âge et à la scalimétrie des écailles. Plusieurs pêcheurs professionnels ont mis à disposition leurs captures ou réalisé des pêches au moyen d'engins spéciaux. La commission technique intercantonale de la pêche dans le lac de Neuchâtel, composée des services de la pêche des trois cantons concordataires, a financé le traitement des données ainsi que la rédaction du présent document. P. Vonlanthen a aimablement mis à disposition ses données sur les corégones et les filets de pêche utilisés. Les remarques formulées par I. Tripet, P. Patthey ainsi que deux relecteurs anonymes m'ont permis d'améliorer le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTLETT J.R., RANDERSON P.F., WILLIAMS R & ELLIS D. M., 1984. The use of analysis of covariance in back-calculation of growth in fish. *J. Fish Biol.* 24: 201-213.
- BÜTTIKER B., 2005. Evolution de la faune piscicole et astacique, ainsi que de la pêche dans le Lac Léman. *Archives des Sciences* 58: 183-191.
- BÜTTIKER B. & STAUB E., 1992. Simulation of perch (*Perca fluviatilis* L.) population dynamics in Lake Constance. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 82: 67-85.
- DOTTRENS E. & QUARTIER A., 1949. Les Corégones du lac de Neuchâtel. Etude biométrique. *Rev. suisse Zool.* 56: 689-730.
- DOUGLAS M. R. & BRUNNER P. C., 2002. Biodiversity of central alpine Coregonus (Salmoniformes): impact of one-hundred years of management. *Ecological Applications* 12: 154-172.
- EBENER M. P., TRAVIS O. B. & JONES M. L., 2010. Estimates of fishing and natural mortality rates for four Lake Whitefish stocks in northern lakes Huron and Michigan. *Journal of Great Lakes Research* 36: 110-120.
- HOLT S. J., 1963. A method for determining gear selectivity and its application. ICNAF Spec. Publ. 5:106-115.
- HAMLEY M., 1975. Review of gillnet selectivity. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 32: 1943-1969.
- HOVGARD H. & LASSEN H., 2000. Manual on estimation of selectivity for gillnet and longline gears in abundance surveys. FAO Fisheries Technical Paper 397. (www.fao.org/DOCREP/005/X7788E/X7788E00.htm#TOC).
- KOTTELAT M. & FREYHOF J., 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- KREITMANN L., 1929. L'acclimatation du lavaret du Bourget dans le lac Léman et sa relation avec la systématique des corégones. In: Actes du IVe congrès international de limnologie pure et appliquée, Rome: 41-433.
- LANG C., 2007. Comment interpréter les modifications du zoobenthos (oligochètes et chironomides) dans le lac de Neuchâtel entre 1984 et 2002 ? *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 90.3: 133-149.
- LAURENT P.J., 1972. Lac Léman: Effects of exploitation, eutrophication, and introductions on the salmonid community. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 867-875.
- LODS-CROZET B. & REYMOND O., 2005. Ten years trends in the oligochaete and chironomid fauna of Lake Neuchâtel (Switzerland). *Rev. suisse Zool.* 112:543-558.
- MÜLLER R., 2009. Verlangsamtes Felchenwachstum und seine Ursachen in Schweizer Seen. Limnos Fischuntersuchungen.

- NACEUR N. & BÜTTIKER B., 1999. La palée du lac de Joux: statistique de pêche des reproducteurs; âge, croissance et fécondité. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 86: 273-296.
- NUSSLE S., 2008. Palées du Lac de Joux: suivi 2006 – 2007. Rapport mandaté par le Service des forêts, de la faune et de la nature – inspection de la pêche.
- NUSSLE S., BORNAND C. & WEDEKIND C., 2009. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate. *Evol Appl* 2 : 200-208.
- PAULY D., 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 39: 175-192.
- PEDROLI J.-C., 1983. Les corégones du lac de Neuchâtel: rendement de la pêche; âge et croissance des individus capturés par les pêcheurs professionnels. *Schweiz. Z. Hydrol.* 45: 345-358.
- PERSOZ F., SCHÄFER J.-P., BESSON O. & ROBERT-CHARRUE CH., 2004. Le cadre physique. In: *Le lac de Neuchâtel*. DESSAULE, M., JEANNERET et ATTINGER, G. (eds.). Hauterive (Attlinger).
- RICKER W. E., 1973. Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.* 30:409-434.
- RICKER W. E., 1975. Computation and Interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191: 382 pp.
- STEINMANN P., 1951. Monographie der schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. Spezieller Teil. *Schweiz. Z. Hydrol.* 12: 54-191.
- VAUTHIER B., 2004. In: *Le lac de Neuchâtel*. DESSAULE, M., JEANNERET et ATTINGER, G. (eds.). Hauterive (Attlinger).
- VONLANTHEN P., ROY D., HUDSON A. G., LARGIADÈR C. R., BITTNER D. & SEEHAUSEN O., 2008. Divergence along a steep ecological gradient in Lake whitefish (*Coregonus sp.*). *J. Evol. Biol.* 22: 498-514.

Manuscrit reçu le 12 juillet 2011

