Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles

Band: 94 (2014-2015)

Heft: 1

Artikel: Bilan de trois décennies de suivi des palées du lac de Joux (Coregonus palaea)

Autor: Nusslé, Sébastien / Bornand, Christophe / Hofmann, Frédéric

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-513640

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: 31.07.2025

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

Bull. Soc. vaud. Sc. nat. 94.1: 51-72. ISSN 0037-9603

Bilan de trois décennies de suivi des palées du lac de Joux (*Coregonus palaea*)

par

Sébastien NUSSLÉ[1], *Christophe BORNAND*[2], *Frédéric HOFMANN*[3] & *Jean-François RUBIN*[4]

Résumé.–NUSSLÉ S., BORNAND C., HOFMANN F. & RUBIN J.-F., 2014. Bilan de trois décennies de suivi des palées du lac de Joux (*Coregonus palaea*). *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 94.1: 51-72.

Cet article est une synthèse des différents rapports publiés sur le suivi de la population de reproducteurs de la palée du lac de Joux. Son but est d'une part de mettre en valeur le travail effectué depuis plus de trente ans par l'inspectorat de la pêche du canton de Vaud, d'autre part de décrire les fluctuations de la population de palées du lac et par conséquent du rendement de la pêche. Ces analyses nous permettent de proposer différentes pistes quant à la gestion de ces poissons.

Le rendement annuel de la pêche professionnelle de la palée du lac de Joux est influencé par deux groupes de facteurs: les facteurs *internes,* liés à la structure de la population, et les facteurs *externes,* liés à l'environnement. Les facteurs internes correspondent principalement aux successions cycliques des classes d'âges. Un cycle est constitué d'une classe d'âge dominante (cohorte) qui empêche les cohortes suivantes de se développer, probablement par compétition alimentaire, et qui va laisser la place à une nouvelle cohorte (donc un nouveau cycle) quand la classe d'âge est épuisée. Les facteurs externes sont multiples: on peut les différencier en facteurs biotiques, facteurs abiotiques, et facteurs humains. Les facteurs biotiques sont la prédation par les brochets, la compétition avec les perches, l'abondance de nourriture (zoobenthos) et la toxicité de la cyanobactérie *Planktothrix rubescens* (le Sang des Bourguignons). Les facteurs abiotiques comprennent la température de l'eau qui augmente avec le réchauffement climatique, la quantité de phosphore dans le lac, qui diminue depuis trente ans grâce à la gestion des eaux usées, et la variation de la hauteur du lac (marnage) qui dépend de la station hydroélectrique de la tête du lac. Les facteurs humains sont principalement la pression de pêche et le rempoissonnement. De nombreux indices à notre disposition semblent montrer qu'il existe une interaction entre facteurs internes et externes. En effet, la taille moyenne des poissons – déclinante depuis 30 ans en raison du cumul de l'effet sélectif de la pêche, de l'augmentation de la température et de la diminution du taux de phosphore – semble influencer la magnitude et la succession des cycles de rendement de la pêche. Les effets du marnage et de l'alevinage quant à eux semblent très marginaux et les données actuelles sont insuffisantes pour quantifier leur éventuel effet sur les cycles de rendement de la pêche.

[1]Department of Environmental Science, Policy & Management, University of California, Berkeley, CA 94720-3114, USA. E-mail: snussle@gmail.com
[2]Institute of Plant Sciences, Université de Berne, CH-3013 Bern, Suisse.
[3]Département du territoire et de l'environnement de l'état de Vaud, Direction générale de l'environnement, Ch. du Marquisat 1, CH-1025 Saint-Sulpice, Suisse.
[4]La Maison de la Rivière, Ch. du Boiron, CH-1131 Tolochenaz, Suisse.

CODEN: BSVAA6

2014 © Société vaudoise des Sciences naturelles
Droits de reproduction réservés

Même s'il reste très difficile de modéliser précisément le rendement dans le lac de Joux, le suivi de la population est un outil précieux pour la gestion de la population de palées. Il permet de comprendre l'origine des fluctuations de rendement, d'estimer le rendement des années suivantes, de tempérer l'effet de l'alevinage, et de détecter de potentiels problèmes à long terme comme l'évolution de la croissance.

Mots clés: gestion de la pêche, eau douce, dynamique des populations, pression anthropologique, changements environnementaux, *salmonidae*, *coregoninae*.

Abstract.–NUSSLÉ S., BORNAND C., HOFMANN F. & RUBIN J.-F., 2014. The alpine whitefish population (*Coregonus palaea*) of lake Joux, Switzerland. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 94.1: 51-72.
This article is a synthesis of the various reports on the monitoring of the Lac de Joux. Its aim is firstly to highlight the work done for over thirty years by the Conservation Department of Fisheries from State Vaud, secondly to describe the fluctuations of the population of lake whitefish, hence fishery's yield.
The annual yield of the commercial fishing of Lake Joux whitefish is influenced by two groups of factors: internal factors related to population structure and external factors related to the environment. Internal factors relate mainly to cyclical succession of age groups, where the cycle is composed of a dominant year class that prevents other age classes to grow. It will give way to a new cohort (i.e. a new cycle) when the cohort is exhausted. To a lesser extent, many clues at our disposal suggest that there is an interaction between internal and external factors. Indeed, the declining average size of fish for 30 years linked to the cumulative effects of fishery-induced selection, increased temperature and decrease in phosphorus concentration, appear to influence the magnitude and sequence of the cycles. The effects of tidal variation and supporting breeding seem very marginal and current data are insufficient to quantify their potential impact.
Though it remains very difficult to accurately model the performance in the Lac de Joux, the monitoring established since 2006 is a valuable tool for population management of lake Joux whitefish. It helps to understand the origin of fluctuations in yield, to estimate the yield expected the following years, to mitigate the effect of stocking and to detect potential long-term problems such as the evolution of growth.

Keywords: fishery management, freshwater, population dynamics, anthropological pressure, environemental changes, *salmonidae*, *coregoninae*.

Introduction

Le lac de Joux, situé dans le Jura vaudois (latitude 46.63 N, longitude 6.28 E, superficie de 9.5 km^2, profondeur maximale de 32 m, figure 1), était recouvert par le glacier du Rhône lors des dernières glaciations et il n'existe que des connexions souterraines avec le reste du réseau hydrologique. Il est donc peu probable que des poissons aient pu naturellement le coloniser. Toutes les espèces présentes ont donc vraisemblablement été introduites par l'homme, certainement dès le Moyen Age. La palée (*Coregonus palaea*), qui représente plus de 60% du rendement de la pêche professionnelle dans le lac de Joux, a été introduite pour la première fois en 1931. L'origine de la population du lac est multiple, car il y a eu plusieurs événements d'introduction de palées provenant d'autres lacs, via le Léman (Porchet 1947). Cependant, la majorité des poissons proviendrait du lac de Neuchâtel (Archives SFFN, Saint-Sulpice).

Depuis 1947, des pêches de reproducteurs de palées sont effectuées au mois de décembre, pendant la période de reproduction. Ces pêches spéciales, appelées également pêches de géniteurs ou pêche du frai, ont pour but de récolter du matériel sexuel (ovules et sperme) afin de produire artificiellement des alevins en pisciculture et de les déverser dans le lac

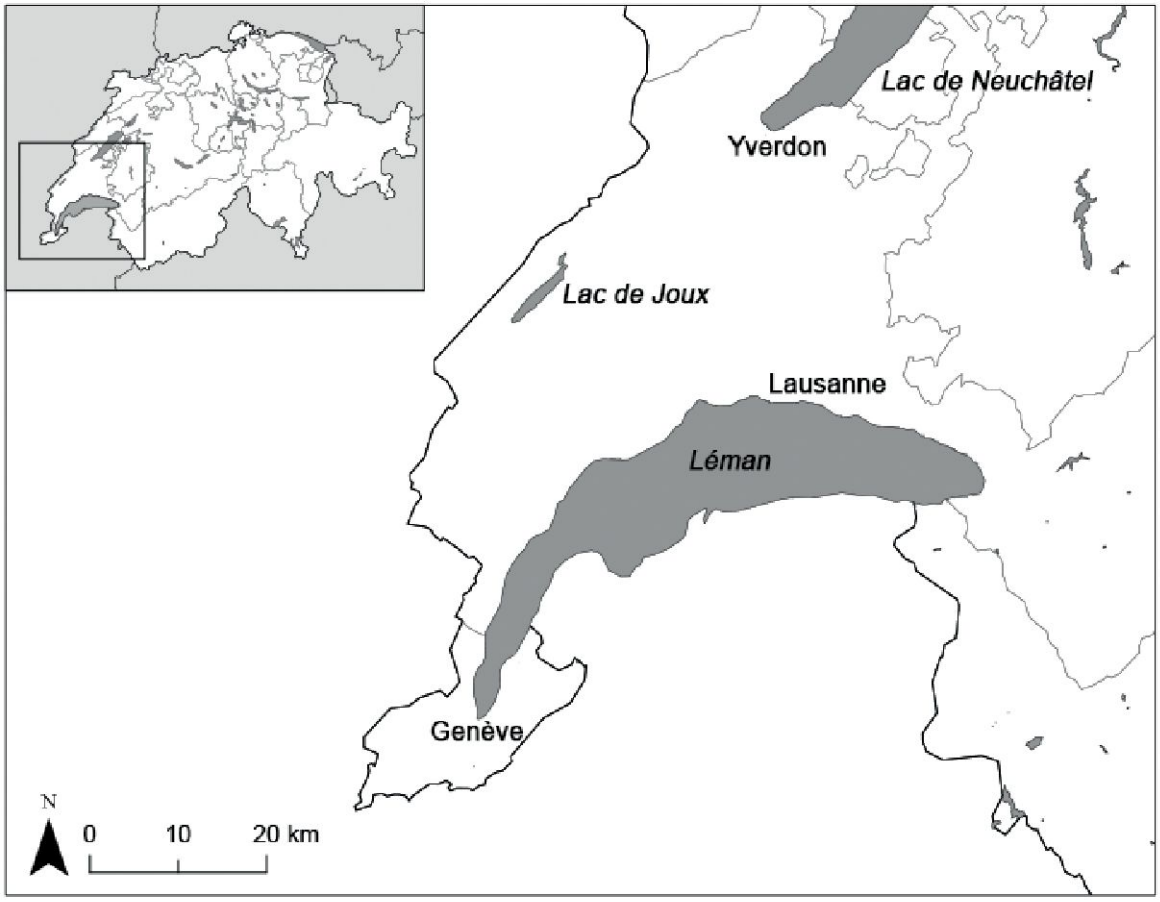

Figure 1.–Carte du lac de Joux. Latitude 46.63 N, longitude 6.28 E, superficie de 9.5 km^2, profondeur maximale de 32 m.

en vue d'améliorer le rendement piscicole. Lors de ces pêches, un suivi des géniteurs a ainsi pu être mis en place dès 1980 (NUSSLÉ & BORNAND 2007, NUSSLÉ 2009, 2011, 2012a, NUSSLÉ *et al.* 2013) de la faune et de la nature (SFFN, mais ce type de gestion est de plus en plus discuté. En effet, si il a permis d'aider certaines populations menacées d'extinction, son utilisation dans des populations saines soulève un certain nombre de problèmes d'ordres financier et écologique (GMUNDER 2002, FRASER 2008, ARAKI & SCHMID 2010). Les poissons introduits sont généralement de piètres reproducteurs, souvent consanguins (DUCHESNE & BERNATCHEZ 2002, FORD 2002, GMUNDER 2002, LARGIADÈR 2002, ARAKI *et al.* 2006, 2007a, 2007b, 2008, 2009, ARAKI & SCHMID 2010), qui vont néanmoins entrer en compétition trophique avec les poissons issus de la reproduction naturelle souvent mieux adaptés aux conditions locales (VEHANEN *et al.* 2009). L'absence de relation claire entre le rendement de la pêche et la quantité d'alevins relâchés dans le lac (NUSSLÉ 2009), ainsi que les critiques de la supplémentation artificielle dans la littérature ont conduit les autorités cantonales à supprimer le rempoissonnement dans le lac de Joux dès 2010. Suite aux demandes des pêcheurs, inquiétés par les faibles rendements de 2012, et dans un but de recherche, 4 millions d'alevins marqués à l'alizarine (un colorant naturel des tissus osseux) ont été relâchés en 2013. Cette mesure permettra, d'ici 2 à 3 ans, de quantifier la quantité de poissons issus de la reproduction naturelle par rapport aux poissons issus du rempoissonnement et d'expliciter l'effet du rempoissonnement dans le lac de Joux.

Plusieurs rapports sur l'état des palées du lac de Joux montrent principalement des fluctuations cycliques de la population, une diminution de la taille moyenne des poissons ainsi qu'un vieillissement des poissons capturés. La mesure habituelle pour lutter contre cette tendance consiste à abaisser la taille de maille minimale des filets, ainsi les pêcheurs peuvent utiliser des filets à maille plus petite pour capturer des individus plus petits et donc plus jeunes (Lang 1981, 1984, Lang & Lang 1986, Lang 1988, 1993, 1995, Naceur & Büttiker 1999, Külling *et al.* 2004). Toutefois cette mesure pourrait être contre-productive et accélérer l'érosion de croissance en accentuant la pression sur les poissons à croissance rapide (Nusslé & Bornand 2007, Nusslé *et al.* 2009, Nusslé 2012b). En effet, la soustraction régulière des poissons les plus grands, telle que pratiquée par la plupart des techniques de pêche, peut entraîner des modifications graduelles de la composition génétique des populations piscicoles (Rijnsdorp 1993, Law 2000). Des expériences en laboratoire ont montré des modifications dramatiques de la croissance ou de la fécondité liée à la pêche sélective, même sur un très petit nombre de générations (Conover & Munch 2002, Walsh *et al.* 2006). Les changements les plus souvent discutés en relation avec l'effet génétique de la pêche sont: la réduction de l'âge et de la taille à maturation (Heino *et al.* 2002, Grift *et al.* 2003), ainsi que le ralentissement de la croissance, particulièrement présent chez les corégones helvétiques (Thomas *et al.* 2009, Nusslé *et al.* 2009, 2011, Nusslé 2012b). Ces changements phénotypiques, s'ils ont une base génétique, pourraient, à long terme, avoir des conséquences négatives pour la population. A titre d'exemple, un certain nombre de populations ont pratiquement disparu, comme la morue de l'Atlantique nord qui n'a jamais récupéré sa taille malgré un moratoire sur la pêche de plus de 20 ans (Hutchings 2000, 2004). Pour ces raisons, la sélection induite par la pêche a reçu énormément d'attention ces dix dernières années (Jørgensen *et al.* 2007, Kuparinen & Merilä 2007, Conover & Baumann 2009, Dieckmann *et al.* 2009, Dunlop *et al.* 2009, Sharpe & Hendry 2009).

Il existe de plus une grande incertitude quant aux conséquences des changements environnementaux observés dans les lacs suisses. La baisse du taux de phosphates liée à l'épuration des eaux est considérée comme un progrès environnemental global, cependant les conséquences d'un retour à des taux de phosphore préindustriels (ré-oligotrophisation) sont incertaines pour la majorité des populations de poissons (Müller *et al.* 2007). L'augmentation de la température liée aux changements climatiques menace un grand nombre d'espèces vivantes (IPCC 2013), bien qu'il reste à déterminer comment chaque espèce va y répondre. Un effet particulier du réchauffement climatique et de son interaction avec diverses substances chimiques (en particulier des facteurs hormonaux) pourraient par exemple modifier le système de détermination du sexe des poissons (Azuma *et al.* 2004, Baroiller *et al.* 2009, Scholz & Klüver 2009) et ainsi changer le sex-ratio des populations. À cet égard, certaines populations suisses de salmonidés montrent des changements dramatiques du sex-ratio dont les causes ne sont pas encore élucidées (Pompini *et al.* 2013). Dans le lac de Joux toutefois, le sex-ratio semble relativement stable (Nusslé & Bornand 2007), même si une tendance vers une diminution de la proportion des femelles est observée depuis la fin des années 90.

Pour détecter, anticiper et étudier les différentes menaces sur une population piscicole, le suivi des reproducteurs de la population de palées du lac de Joux est un très bon modèle de gestion de la pêche. Même si les jeunes poissons, trop petits pour les mailles utilisées, ne sont pas capturés, l'analyse des écailles permet de reconstruire le comportement de la

population entière. C'est donc également un excellent outil scientifique de compréhension de la biologie de cette espèce et de l'impact humain. Cet article a pour but de présenter cet outil, ainsi que les différentes utilisations qui en sont faites, dans le but de discuter de son potentiel et de ses limitations en tant qu'outil de gestion et outil scientifique.

Matériel et Méthodes

Echantillonnage des reproducteurs et rendement de la pêche

La population de palées du lac de Joux est surveillée régulièrement depuis 1980 par le biais d'un suivi des reproducteurs en hiver. Chaque année à cette occasion, les adultes capturés lors de la pêche de géniteurs sont sexés, mesurés (longueur totale), pesés et des écailles sont prélevées pour la détermination de l'âge (avec toutefois une interruption des mesures entre 1997 et 2002 ainsi qu'en 2005).

Un suivi plus complet, avec plus de poisson et sans interruption, est effectué chaque année depuis 2006 en échantillonnant les cotés est et ouest du lac. Les informations récoltées comprennent le nombre de poissons capturés par pêcheur et par jour de pêche, le sexe et l'état de maturation (prêt à frayer, pas encore prêt ou ayant déjà frayé) ainsi que la masse d'ovules de chaque femelle. Des écailles sont également prélevées à cette occasion, l'analyse des annuli sur les écailles permettant en effet d'estimer l'âge de chaque poisson. Depuis 2006 la vitesse de croissance et l'âge auquel chaque poisson est devenu mature sont également estimés. Ces mesures permettent de reconstruire le comportement des jeunes classes d'âges (plus jeunes que trois ans) qui ne sont pas échantillonnées lors du suivi des reproducteurs et ainsi de reconstruire la dynamique de la population entière. De plus, les écailles sont conservées pour d'éventuelles analyses génétiques dans le futur. Le maillage utilisé lors du suivi est similaire à celui utilisé par les pêcheurs professionnels pendant l'année, soit 4 filets en nylon de maille 45 mm et deux filets de maille 50 mm. En 2009, 2011 et 2012 des filets de mailles 60mm ont été utilisés en plus pour échantillonner les individus les plus grands. Le nombre total de poissons (palées) capturés entre 2006 et 2013 est égal à 1407 (tableau 1).

Tableau 1.–Nombre de poissons capturés à chaque extrémité du lac depuis 2006.

Dates de prélèvement	**Côté est du Lac**	**Côté ouest du Lac**	**Total**
12 et 15 décembre 2006	105	84	189
30 nov. et 7 décembre 2007	115	107	222
3 et 5 décembre 2008	90	88	178
8 et 16 décembre 2009	83	56	136
7 et 8 décembre 2010	105	27	132
8, 9 et 13 décembre 2011	153	50	203
11 et 13 décembre 2012	97	37	134
4 et 5 décembre 2013	126	87	213

L'effort de pêche est relativement constant dans le lac de Joux, car seulement deux pêcheurs professionnels y sont autorisés depuis 1998. Malgré une autorisation pour trois professionnels avant 1998 il n'y en a eu que deux en exercice simultanément durant la majeure partie du monitoring. Chaque mois depuis 1959, les pêcheurs professionnels relèvent la masse totale de poissons pêchés pour toutes les espèces halieutiques, en particulier les perches qui sont les principales compétitrices des palées pour la nourriture (Wang & Eckmann 1994, Tolonen 1997) et les brochets qui sont leurs principaux prédateurs (Fahlman 2014). Il a été décidé lors de la séance de Commission consultative de la pêche dans les lacs de la vallée de Joux de juin 2006, de relever également le nombre total d'individus pêchés pour les principales ressources halieutiques dès janvier 2007. Cette nouvelle mesure permet de quantifier la masse moyenne des poissons et augmente ainsi la précision des prédictions. Elle permet en outre de suivre l'évolution de la population en cours d'année.

Analyses des écailles

Sur chaque poisson pêché lors de la pêche des reproducteurs, un échantillon d'écailles (entre 10 et 20 écailles) est prélevé au-dessus de la ligne latérale entre les nageoires dorsales et adipeuses. Les écailles permettent de déterminer l'âge de chaque poisson et d'estimer la longueur des poissons lors des années précédentes (par la méthode dite de rétro-calcul). En effet, en raison des différences de température importantes entre l'été et l'hiver, la croissance des poissons est très différente selon la saison et des anneaux de faible croissance, correspondant aux hivers, appelés annuli, sont facilement mesurables sur les écailles (Baglinière & Le Louarn 1987). Une partie des écailles (entre 5 et 10 écailles) est donc nettoyée de tout tissu avec du détergent industriel, puis 4-5 écailles par poisson sont montées entre deux lames de microscope. Le rayon de deux écailles ainsi que les rayons de chaque annuli sur ces deux écailles sont ensuite précisément mesurés à l'aide d'un micromètre oculaire ou d'un microscope. Le reste des écailles est conservé en vue d'éventuelles analyses génétiques futures.

Plusieurs informations peuvent être extraites de la lecture des écailles. Tout d'abord, la taille de chaque poisson peut être estimée selon la méthode de rétro-calcul de Finstad (2003), ensuite il est possible de déterminer à quel âge chaque poisson parvient à maturation sexuelle. En effet, un individu immature peut investir toute son énergie dans la croissance, alors qu'un individu mature doit répartir son investissement entre croissance et reproduction. On observe donc que l'augmentation annuelle de taille est maximale lors de la période d'immaturité, puis qu'elle diminue dès la maturation (Rijnsdorp & Storbeck 1995). L'âge à maturation de chaque poisson correspond donc à une diminution de croissance, i.e. à une augmentation de taille plus faible d'une année à l'autre. Cette approche n'a pas été validée avec les marques de reproduction, rarement observées, toutefois chaque poisson a été vérifié individuellement, et dans la majorité des cas, la diminution de croissance est bien marquée.

Avec les tailles rétro-calculées, la courbe de croissance de chaque poisson a été modélisée avec un modèle de croissance logarithmique à deux paramètres (taille à un an et croissance logarithmique des adultes) (figure 8). Cette partie a fait l'objet d'une publication scientifique séparée, cependant les données des années 2008 à 2013 ont été ajoutées pour affiner les analyses et suivre l'évolution de la croissance. Les méthodes mathématiques

sont présentées en détail dans l'article de NUSSLÉ *et al.* (2009). L'évolution de la croissance moyenne au cours du temps a été estimée par régression linéaire, avec comme variable dépendante les deux paramètres individuels de croissance et comme variable explicative l'année de naissance de chaque poisson, qu'on appelle également la cohorte. Le lien entre le rendement annuel et l'âge à maturation moyen d'une cohorte a également été calculé par régression linéaire.

Données environnementales

En parallèle du suivi piscicole, il existe également un suivi de la physico-chimie des eaux, de la biomasse de cyanobactéries et de la faune benthique du lac de Joux effectué par la division Protection des eaux de la Direction générale de l'environnement du canton de Vaud. La colonne d'eau est échantillonnée chaque mois quand les conditions du lac le permettent (entre 8 et 12 fois par année), sur toute la hauteur d'eau, à l'endroit où le lac est le plus profond (33 mètres), voir détails dans LODS-CROZET *et al.* (2006). La quantité totale de phosphore dissoute est estimée par digestion (peroxo-disulfate d'ammonium, acide sulfurique) et par spectrophotométrie (LODS-CROZET *et al.* 2006). Nous avons estimé les températures annuelles moyennes à la surface avec un modèle de régression linéaire à effet mixte avec les paramètres suivants: la température de l'eau à différentes profondeurs comme variable dépendante, la profondeur comme variable fixe linéaire, le mois et l'année de collecte comme variables aléatoires. Les modèles à effet mixte permettent de corriger pour des mesures non standardisées, ce qui est le cas quand certains mois ne sont pas échantillonnés et qui peut avoir une grande influence sur des données aussi variables que la température. La biomasse de phytoplancton (*Planktothrix rubescens)*, une cyanobactérie toxique pour les palées (ERNST *et al.* 2006), est mesurée dix fois par année entre avril et décembre (LODS-CROZET *et al.* 2006) et la masse moyenne annuelle est également estimée selon la méthodologie des modèles à effet mixte. A la différence de la température, l'estimation ne dépend pas de la profondeur car la biomasse est une valeur cumulée sur les dix premiers mètres de la colonne d'eau. Le zoobenthos, constitué principalement de larves de diptères (genre *Chaoborus* et famille chironomidés) et des vers oligochètes, a été échantillonné dix à douze fois par année (entre 1985 et 2004) à l'aide d'un tube carottier (LODS-CROZET *et al.* 2006). La hauteur du Lac de Joux est la dernière variable environnementale mesurée en permanence depuis 1998 par la division Ressources en eau et économie hydraulique du canton de Vaud. Cette dernière varie selon la consommation en eau de la centrale hydro-électrique de la tête du lac. Ses valeurs moyennes, maximales et minimales ont été analysées.

Des analyses de corrélations ont ensuite été effectuées entre différentes variables: soit des régressions linéaires (figure 6, 8, 10, 11 et 13, avec une exception, figure 10D, de régression logarithmique) sur toute la période temporelle qui indiquent des interactions à long terme, soit des analyses de corrélations temporelle (POWELL & STEELE 1995), i.e. des analyses de corrélations entre le rendement de palées et les autres facteurs comportant un décalage temporel (figure 12) qui permettent de mettre en évidence des interactions plus complexes. La puissance statistiques de ces analyses étant relativement faible, l'aspect du corrélogramme est plus important que chaque corrélation spécifique, en particulier la manière dont les corrélations positives et négatives s'enchaînent est révélateur de la dynamique entre les facteurs.

Résultats

Facteurs internes, liés à la structure de la population

La fluctuation du rendement est caractérisée par des cycles (figure 2). On observe des maximas les années 1963, 1970, 1976, 1984, 1992, 2001 et 2010, et des minimas les années 1959, 1967, 1973, 1979, 1987, 1997, 2006 et 2013. En définissant la longueur du cycle comme l'intervalle entre deux extrema, on peut quantifier la taille du cycle au cours du temps par régression linéaire, on observe ainsi des cycles de 7 ans dans les années 70 qui semblent progressivement s'allonger pour atteindre 9 ans actuellement (régression linéaire: $F_{1,11} = 4.5$, $p = 0.057$), la puissance statistique n'est toutefois pas suffisante pour exclure un effet aléatoire des fluctuations.

On remarque qu'entre 2006 et 2011, la masse moyenne, l'âge moyen et le nombre d'ovules des reproducteurs de palées augmentent (figure 3). On observe ensuite une chute de ces trois caractéristiques en 2012. En 2013, l'âge moyen et la masse moyenne chutent, mais la masse moyenne d'ovules augmente par rapport à 2012. Les reproducteurs sont donc de plus en plus grands et vieux jusqu'en 2011, puis ils sont remplacés dès 2012 par des individus plus jeunes et plus petits. En effet, entre 2006 et 2009, la population est dominée par des poissons relativement jeunes (figure 4). Dès 2008, la cohorte 2004 va dominer la population jusqu'en 2011 avec des poissons de plus en plus vieux. En 2012, la cohorte 2004 est pratiquement épuisée et une nouvelle cohorte émerge (2009) qui sera dominante en 2013 et probablement les années suivantes également. La situation de 2009 ressemble à celles de 2006 et 2008 en terme de structure de population, c'est-à-dire qu'une cohorte de jeunes poissons domine toutes les autres cohortes (figure 4).

On remarque un lien assez clair entre le rendement de la pêche et l'âge moyen des reproducteurs échantillonnés (figure 5), en particulier pour la période entre 1980 et 1992. L'âge moyen augmente avec le rendement, puis quand les poissons sont suffisamment âgés, le rendement chute, l'âge moyen continue à augmenter pendant une année où deux et la présence de poissons très âgés est concomitante avec un rendement très faible. Finalement, l'âge moyen chute, la cohorte dominante étant épuisée et le cycle recommence. Lors de la seconde période (2006 - 2013), ce lien entre rendement et âge des reproducteurs est toujours présent, mais beaucoup moins clair. En particulier, l'âge moyen ne montre plus une augmentation graduelle mais une dynamique plus aléatoire avec des classes d'âges plus mélangées (figure 5). Il semble de plus que les nouvelles cohortes remplaçant la cohorte dominante ont besoin de plusieurs années pour s'imposer, en particulier, une nouvelle cohorte 2002 s'est imposée en 2006, puis a été remplacée par la cohorte 2004 en 2008 (figure 4), similairement, la cohorte 2007 s'est imposée en 2012 et a été remplacée par la cohorte 2009 en 2013 (figure 4).

On observe également une interaction significative entre la taille de la population des adultes (estimée par le rendement de la pêche qui ne tient compte que des individus suffisamment grand pour être pêchés, généralement plus que deux ans) et l'âge auquel les palées deviennent matures (estimé sur les écailles). C'est-à-dire que les cohortes nées au cours des années à fort rendement semblent devenir matures à un âge plus tardif que les cohortes nées au cours des années à faible rendement (figure 6A, régression linéaire: $t_{31} = 2.47$, $p < 0.02$, $R^2 = 0.16$). A l'inverse, on observe un lien négatif entre le rendement et

Figure 2.–Dynamique cyclique du rendement des palées (en kilogrammes) de 1959 à 2013. Les lignes pointillées verticales représentent les maximas de rendement.

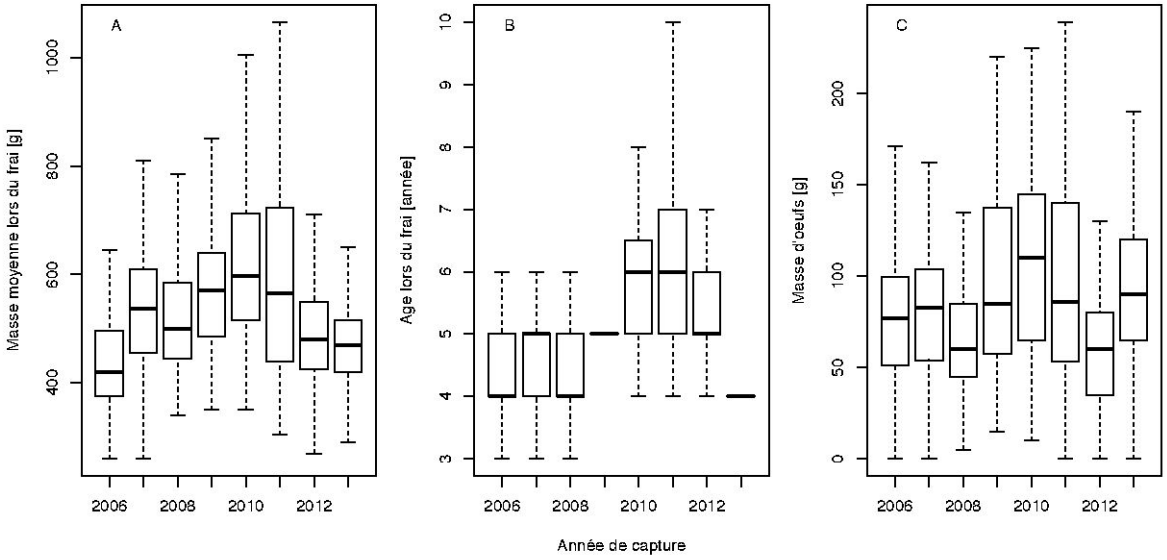

Figure 3.–Caractérisation de la population: évolution au cours du temps de la masse moyenne (en grammes) des reproducteurs capturés lors de la pêche des reproducteurs, de l'âge moyen des reproducteurs et de la masse d'ovules par femelle. L'âge moyen des reproducteurs a été arrondi au chiffre supérieur car les poissons sont pêchés en hiver, soit à peu près au moment de l'année où ils ont été pondus. Ainsi les individus de trois ans sont habituellement désignés comme des individus 2+.

la taille à un an: les poissons sont plus petits les années à fort rendement, et inversement, ils sont plus grands les années à faible rendement (figure 6B, régression linéaire: $t_{31} = -2.15$, $p < 0.05$, $R^2 = 0.13$).

Il ne semble pas y avoir de changement de sex-ratio au cours du temps (régression linéaire: $F_{1,29} = 0.11$, $p = 0.83$), il existe toutefois une légère différence de capture en faveur des mâles (Proportion test: = 50.1, $p < 0.01$, figure 7). Il est également intéressant de noter une tendance à la baisse du sex-ratio, c'est-à-dire moins de femelles, pour les cohortes nées après le milieu des années 90 (figure 7).

On observe que la croissance des jeunes ainsi que la croissance des adultes diminue au cours du temps (figure 8). Il est possible qu'une taille plus petite des adultes diminue le potentiel de compétition intra-spécifique entre les différentes cohortes, ce qui pourrait en partie expliquer les différences entre les cycles des années 80 et les cycles actuels (figure 5).

Facteurs externes, environnementaux

Les facteurs environnementaux analysés, correspondent au rempoissonnement (en millions d'alevins relâchés), à la température moyenne du lac (en °C) (figure 9A), au phosphore total (en microgrammes par litre), à la concentration de la cyanobactérie *Planktothrix rubescens* (en grammes par mètre cube) et au marnage du lac, soit la différence entre la hauteur d'eau la plus haute et la plus basse au cours d'une même année (en décimètres) (figure 9B).

On observe un lien négatif entre le rendement et la quantité de phosphore pour la période de 1985 à 2013, bien que l'on se soit attendu à ce que le rendement soit meilleur dans des eaux non-eutrophiques. Toutefois, les très hauts rendements de la période de 1980 à 1985 (ronds blancs dans la figure 10A) et les observations dans les autres lacs, en particulier le très oligotrophique lac de Brienz (Müller *et al.* 2007), semblent plutôt montrer le contraire. Les nombreux facteurs impliqués, en particulier la dynamique cyclique, ainsi que le manque de mesures précises avant 2006 rendent très difficile l'analyse de la relation entre phosphore et rendement dans le lac de Joux et plus de recul temporel est nécessaire. Un effet marginal intéressant semble indiquer que le marnage produit un effet négatif sur le rendement (figure 10D), c'est-à-dire que des grandes fluctuations du niveau du lac sont corrélées avec des rendements plus faibles. Toutefois, en raison de la courte période d'observation, il n'est pas possible d'exclure un éventuel effet confondant, avec les cycles de la population par exemple (figure 9). Aucune des deux autres variables, à savoir la température de l'eau et l'altitude moyenne du lac, ne montre un effet significatif.

Dans des études écologiques qui comparent différents paramètres environnementaux, il est très difficile de comprendre les liens de cause à effet entre les différents facteurs, car dans un système écologique, tout est lié. Le taux de phosphore par exemple est corrélé positivement avec la biomasse de zoo benthos ainsi qu'avec la biomasse de la cyanobactérie *Planktothrix rubescens*. Le premier produit un effet positif sur les palées alors que le second, un effet négatif (figure 11A et 11C). En l'absence de données comportant de nombreuses années, il est difficile de prédire l'effet de la diminution du phosphore sur la population du lac de Joux. De plus, il y a un lien très important entre la diminution du phosphore dans le lac de Joux (re-oligotrophisation) et la hausse des températures dues au réchauffement climatique (figure 11B). Ces deux tendances sont de plus relativement régulières dans le

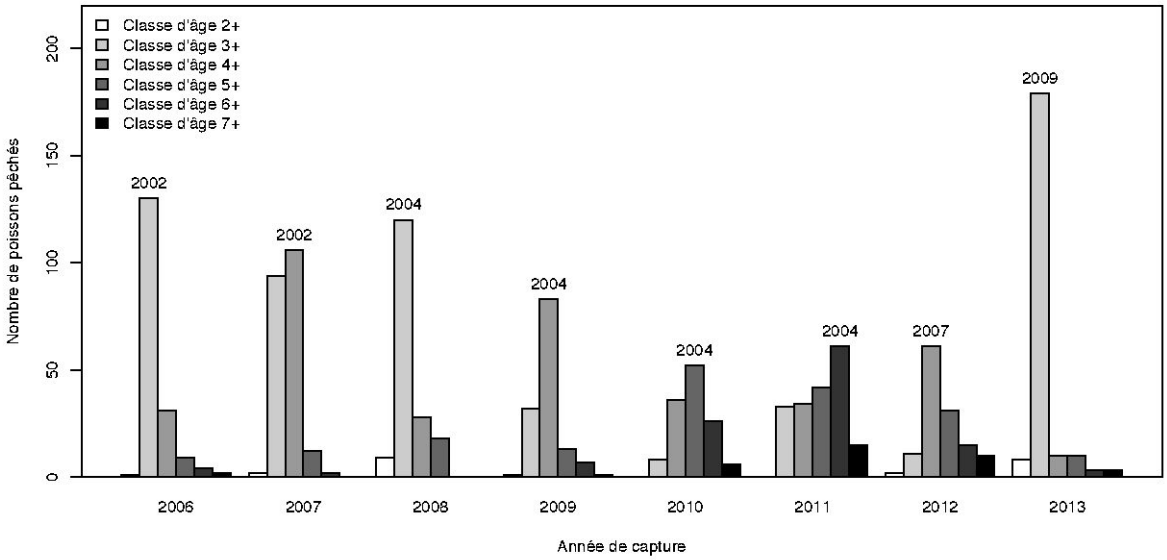

Figure 4.–Nombre de palées dans chaque classe d'âge, groupés par année de pêche. Comme les poissons sont pêchés en décembre, l'âge réel est arrondi (les poissons 4+ par exemple sont considérés comme ayant 5 ans). Seules les classes d'âge de 2+ à 7+ ans sont représentées car aucun poisson n'a été pêché avant trois ans et la proportion de poissons pêchés après 8 ans est trop faible.

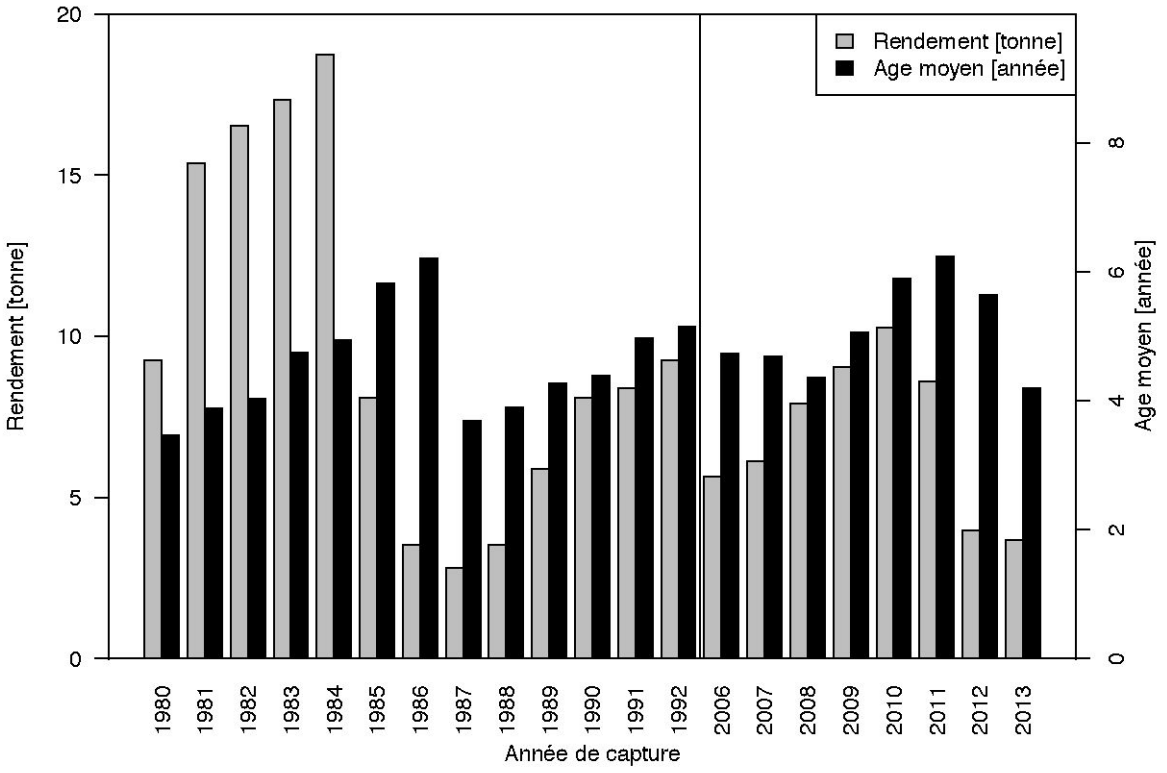

Figure 5.–Lien entre le rendement professionnel de la pêche de la palée et l'âge moyen des reproducteurs échantillonnés chaque année lors du suivi. Seules les périodes où les données sont complètes sont indiquées (1980-1992 et 2006-2013).

temps et pourraient également être corrélées avec des changements graduels de la population, comme par exemple la diminution de croissance des adultes (figure 8).

Afin de comprendre la dynamique cyclique de population de palées et du rôle des différents facteurs biotiques, nous avons effectué des analyses de corrélations temporelles, à savoir, la corrélation entre le rendement de palées et les autres facteurs avec un décalage temporel (figure 12). La puissance de ces analyses est relativement faible, rendant l'aspect du corrélogramme plus important que chaque corrélation spécifique. Chaque barre d'histogramme correspond à la corrélation entre le rendement de la pêche de la palée une certaine année et le rendement de la pêche du brochet (de la perche, de *Planktothrix*, ou dans le cas de l'autocorrélation de la palée) un certain nombre d'années avant ou après. Pour bien comprendre l'interprétation des graphiques, il faut comprendre que le décalage à gauche de la séparation (ligne verticale trait-tillée) représente l'effet des différentes espèces sur le rendement actuel de la palée et le décalage à droite représente l'effet des palées sur les différentes espèces les années suivantes. Le premier graphique représente l'effet du rendement de la palée sur elle-même et donc le graphique a uniquement un décalage positif. On remarque ainsi la dynamique cyclique de la palée (figure 12A), où le rendement de la palée une certaine année va avoir une influence d'abord négative, puis positive sur le rendement des années suivantes. On remarque également une dynamique de type proie-prédateur avec le brochet: s'il y a beaucoup de brochets, la population de palées diminue les années suivantes, alors que s'il y a beaucoup de palées, la population de brochets augmente consécutivement (figure 12B). Cette relation influence probablement la dynamique cyclique de la palée en renforçant les cycles. On remarque également un effet négatif des perches sur les palées et des palées sur les perches, qui est probablement lié au fait que ces deux espèces sont en compétition pour la nourriture et que les pêcheurs pêchent davantage une espèce quand l'autre est rare et vice-versa (figure 12C). Cette relation a probablement peu d'influence sur la dynamique de la palée. Finalement, la relation avec *Planktothrix* est particulière (figure 12D), on remarque une relation négative et bilatérale avec un faible décalage temporel (0-1 an), c'est-à-dire que les années avec peu de palées correspondent à des années avec beaucoup de cyanobactéries et inversement. Avec un décalage temporel de 4-5 ans, on observe une corrélation positive indiquant qu'après un pic de *Planktothrix*, on s'attend à observer un pic de palées 4-5 ans plus tard. On observe que cette relation est relativement symétrique, à savoir qu'après un pic de palées, on s'attend à observer un pic de *Planktothrix*. Le nombre restreint de données ainsi que le lien avec la concentration de phosphore rendent toutefois un potentiel effet difficile à évaluer.

Le lien entre le nombre d'alevins rempoissonnés et la taille de la population – estimée par le rendement annuel de la pêche professionnelle - n'est pas clair. Il semble y avoir un effet négatif après un décalage de 2-3 ans (figure 13C et 13D) mais un effet positif après un décalage de 6 ans (figure 13G).

Discussion

Le rendement annuel de la pêche professionnelle de la palée du lac de Joux est une relativement bonne estimation de la taille de la population de palées, nos analyses permettent en effet de reconstruire la dynamique de la population, même si les jeunes poissons de

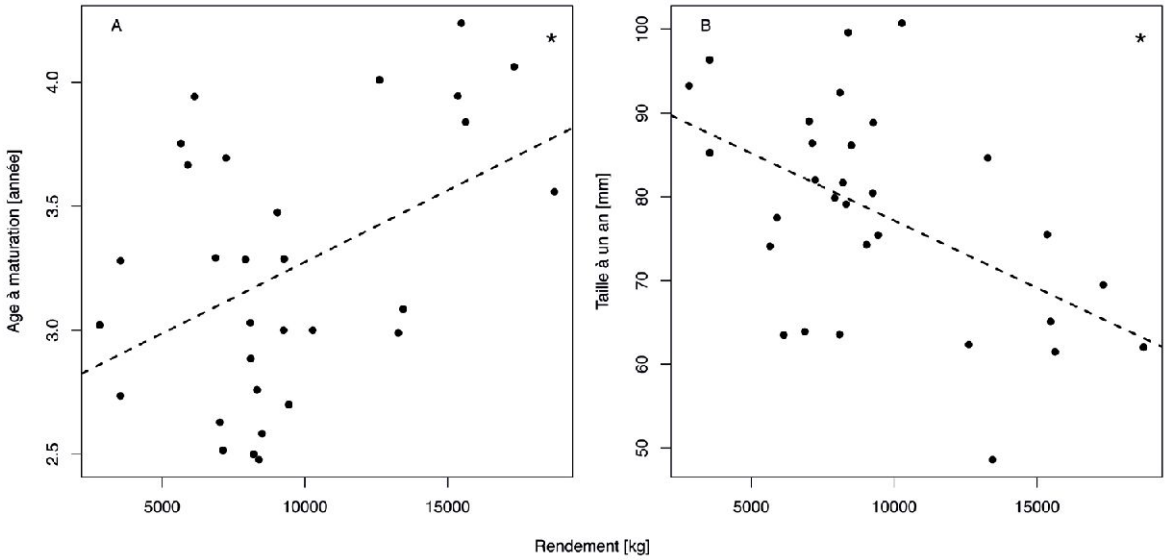

Figure 6.–Compétition intra-spécifique: lien entre le rendement professionnel de la pêche de la palée une certaine année, et (A) l'âge à maturation moyen ainsi que (B) la taille moyenne à un an des cohortes issues de la population l'année où le rendement à été relevé. La ligne traitillée représente la droite de régression.

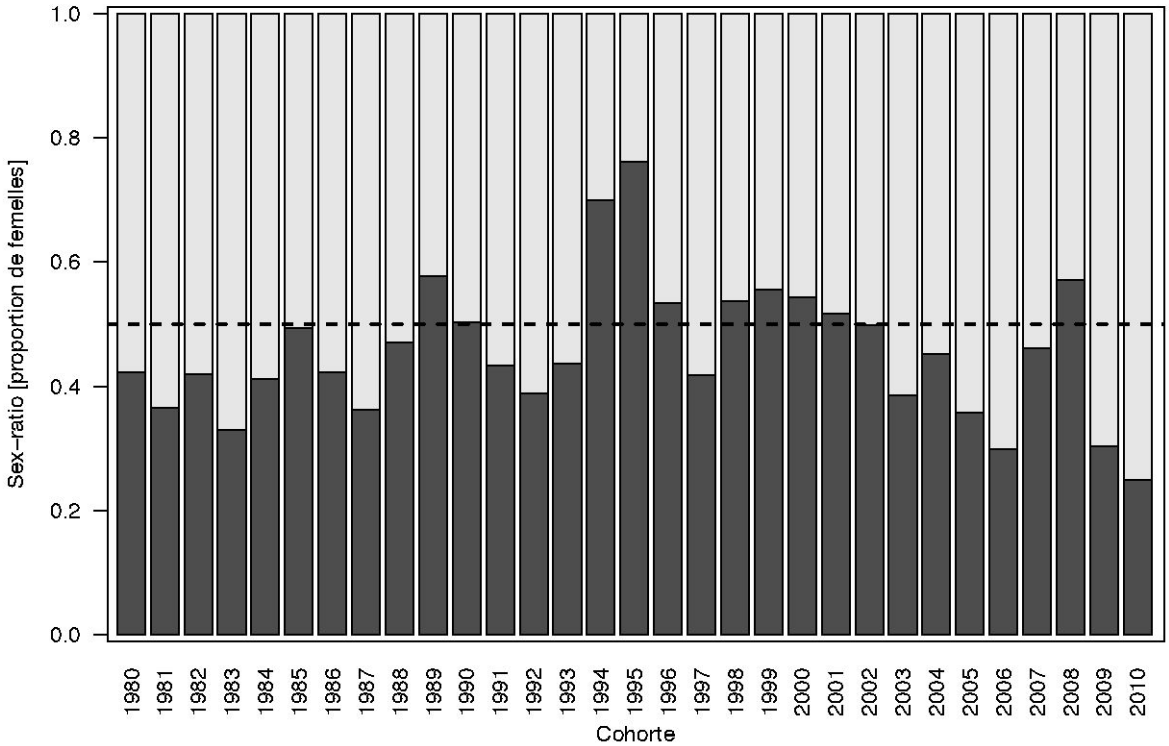

Figure 7.–Proportion de femelles (sex-ratio) pour chaque cohorte. En foncé la proportion de femelles et en clair la proportion de mâles. La ligne traitillée représente un sex-ratio de 50%.

moins de trois ans ne sont pas capturés lors des pêches de reproducteurs (en particulier grâce aux reconstructions des cohortes basées sur les annuli, figure 4). La population de palées du Lac de Joux suit donc une dynamique cyclique avec des pics de rendement maximaux tous les sept ans en début d'étude, mais qui semblent s'allonger à la fin, et qui s'alternent avec des années à rendements très faibles (Naceur & Büttiker 1999). Cette dynamique cyclique est influencée par deux groupes de facteurs: les facteurs *internes* liés à la structure de la population et les facteurs *externes* liés à l'environnement, à savoir la composition physico-chimique de l'eau, les espèces concurrentes, prédatées ou prédatrices, et l'impact humain (pêche, rempoissonnement et marnage).

La source principale de cette dynamique cyclique est probablement liée à la succession des classes d'âges avec des poissons âgés qui monopolisent les ressources des poissons plus jeunes. C'est-à-dire qu'une cohorte dominante empêche les cohortes suivantes de se développer, probablement en les privant de leur nourriture. Quand la cohorte dominante est épuisée, une nouvelle cohorte va devenir dominante, comme c'était le cas en 2006 et en 2013. On trouve des indices de cet effet dans plusieurs statistiques: tout d'abord le suivi des classes d'âges (figure 4) illustre le fait qu'une certaine classe d'âge dominante s'impose une certaine année et se maintient pendant plusieurs années. Dans le cas précis, il s'agit de la cohorte de 2004 qui s'est imposée en 2008 et qui s'est maintenue jusqu'en 2011. Cette cohorte est remplacée en 2012 par des nouvelles cohortes plus jeunes, et il semble que la nouvelle cohorte de 2009 ait pris l'ascendant sur toutes les autres en 2013. Cette dynamique s'observe également en suivant la relation entre l'âge moyen des reproducteurs et le rendement (figure 5), on remarque en effet qu'entre 1980 et 1986, les poissons sont de plus en plus vieux, puis que l'âge moyen chute en 1987. Le rendement semble également lié à l'âge moyen avec des rendements élevés associés à des âges moyens intermédiaires. On peut retrouver les mêmes liens avec la masse moyenne, l'âge moyen et la masse des ovules (figure 3), qui reflètent les pics de rendement (figures 2 et 5).

Il n'est pas possible de mesurer la compétition entre les poissons avec les données du suivi de la population. Il faudrait effectuer des expériences dans un milieu contrôlé ou éventuellement mesurer les contenus stomacaux d'un grand nombre d'individus. Toutefois, certains indices soutiennent cette hypothèse. En particulier, le fait que l'âge auquel les palées deviennent adultes soit corrélé avec la taille de la population de laquelle elles sont issues (figure 6A). C'est-à-dire que les alevins issus de grandes populations auront besoin de plus de temps pour parvenir à maturation. Comme l'âge à maturation est en partie déterminé par la quantité de nourriture à disposition, il est probable que les alevins issus de grandes populations ont relativement peu à manger. Le second indice est la taille des poissons à un an qui est plus petite pour les alevins issus de grandes populations (figure 6B). La croissance étant également liée à la disponibilité de nourriture, cet indice soutient également l'hypothèse de la compétition intra-spécifique comme moteur des cycles de rendement. L'effet de la densité, par le biais de la compétition pour les ressources, sur les paramètres physiques des poissons, en particulier la croissance et la maturation, est un phénomène bien connu (Rose *et al.* 2001).

Les facteurs externes, environnementaux, sont mesurés précisément depuis les années 80. Toutefois il est très difficile de démêler les effets des différentes variables, en particulier à cause de la dynamique cyclique de la palée, de la corrélation entre les différents facteurs environnementaux, et du fait que certains facteurs – la croissance individuelle par exemple -

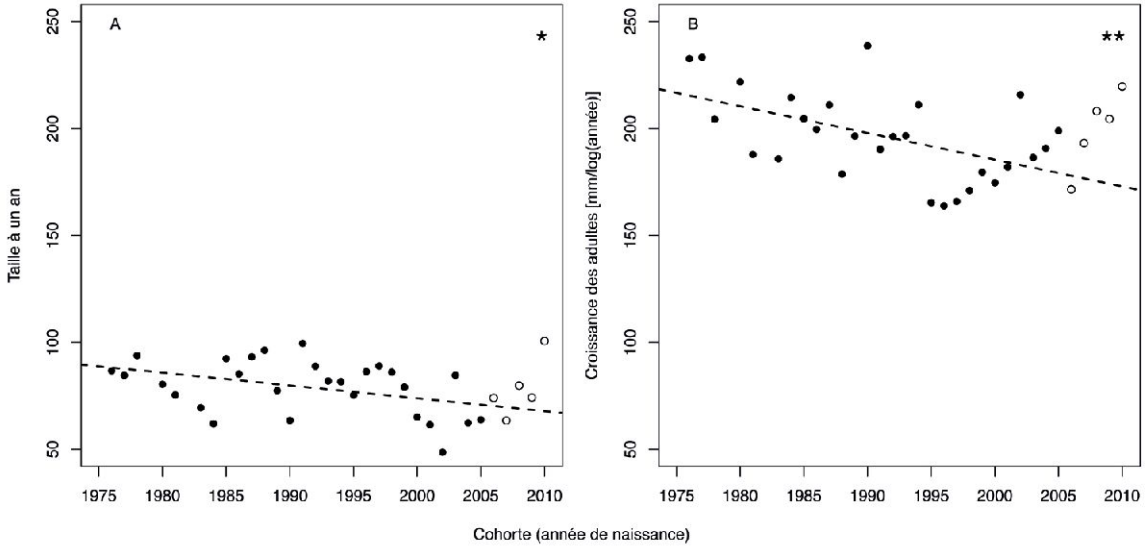

Figure 8.–Taille à un an et croissance des adultes au cours du temps. Les ronds blancs correspondent aux valeurs des cohortes qui n'ont pas encore été entièrement pêchées (2006 à 2010) et qui ne sont donc pas correctement estimées.

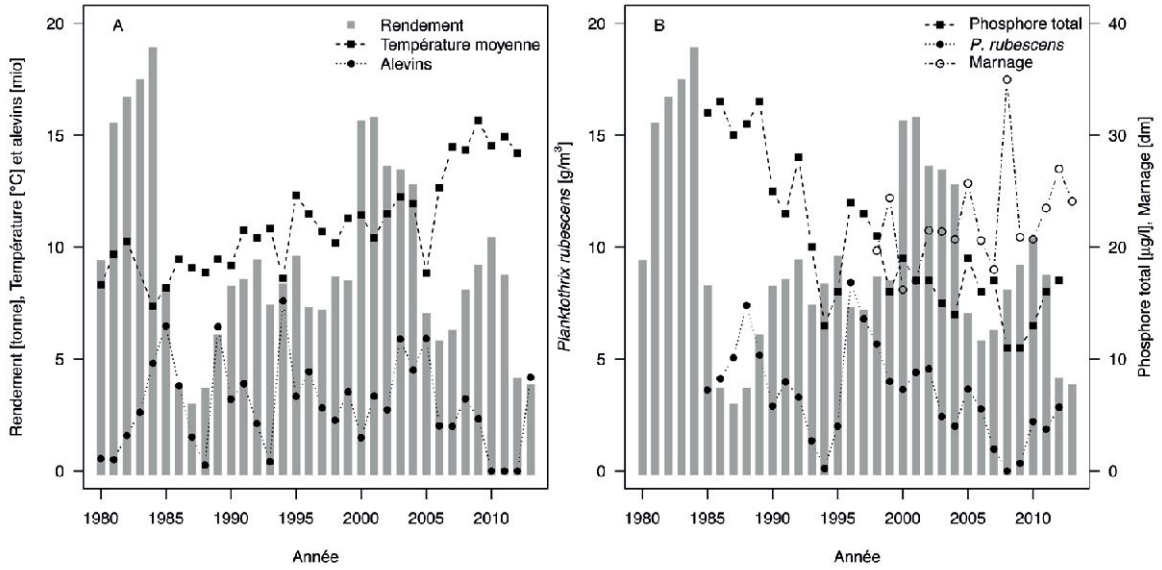

Figure 9.–Vue d'ensemble des facteurs environnementaux. Les histogrammes gris représentent les fluctuations de rendement. La température moyenne du lac et le nombre d'alevins rempoissonnés dans le lac sont présentés sur la figure 9A, alors que le phosphore total, la concentration de P. rubescens ainsi que le marnage sont présentés sur la figure 9B.

ont probablement une influence sur plusieurs années. Par exemple, la quantité de phosphore dans le lac diminue en même temps que la température augmente (figure 11B). De plus, la présence de la cyanobactérie *Planktothrix rubescens* semble influencée par ces deux paramètres (figure 11C). Ces trois variables ont le potentiel d'influencer le rendement, mais la puissance statistique nécessaire pour traiter des interactions entre les différentes variables n'est pas suffisante dans les données a disposition (suivi pendant seulement

30 ans). Il est par conséquent très difficile de mettre en lien les différents paramètres avec le rendement. Toutefois, le lac ayant pratiquement retrouvé son niveau de phosphore originel (Berthon *et al.* 2013) et les températures allant probablement continuer à augmenter (IPCC 2013), ces analyses deviendront potentiellement réalisables à l'avenir.

On observe également plusieurs modifications dans les cycles qui pourraient être liées à des facteurs environnementaux agissant sur le long terme. Tout d'abord les cycles semblent s'allonger (figure 2) et passer de sept ans dans les années 60-80 à neuf ans actuellement. De plus, les cohortes semblent se succéder de manière plus chaotique actuellement que dans les années 1980, montrant notamment un chevauchement de plusieurs cohortes entre 2006 et 2008, puis entre 2011 et 2013 (figure 4). Cela ne semblait pas être le cas au début du suivi, lorsque l'âge moyen augmentait graduellement (figure 5). Finalement, les pics de rendement maximaux semblent diminuer depuis les années 80. Quatre pics maximaux sont insuffisants pour exclure que cette apparente diminution soit autre chose que le fruit du hasard, mais si elle s'avère réelle, elle pourrait avoir une influence importante sur le rendement de ces prochaines années. Il sera très important d'analyser le prochain pic de rendement avec cette perspective.

La diminution de croissance des poissons observée est probablement la conséquence de trois phénomènes: (1) la diminution du taux de phosphore, observée depuis les années 80 dans tous les lacs suisses, est connue pour limiter la croissance des poissons à cause de la raréfaction de la nourriture (Müller *et al.* 2007, Mueller *et al.* 2007), (2) l'augmentation de la température liée au changements climatiques a pour conséquence la diminution de l'oxygène disponible et les poissons de petite taille ont un risque réduit d'asphyxie (Baudron *et al.* 2014), finalement (3) la soustraction régulière des poissons les plus grands par les pêcheurs induit une sélection «non-naturelle» et ainsi la croissance moyenne se réduit au cours du temps (Nusslé *et al.* 2009, 2011, Nusslé 2012b). Une diminution de croissance aura un effet direct sur le rendement, des poissons plus petits impliquant un rendement plus faible si le nombre de poissons pêchés reste le même. De plus, une croissance diminuée pourrait avoir comme conséquence d'allonger le cycle, car les poissons croissant plus lentement atteignent la taille minimale de capture plus tard. Finalement, une croissance réduite pourrait faire diminuer la compétition entre les classes d'âge (Tolonen 1997) et ainsi perturber la succession des classe d'âges car les vieux poissons issus de la cohorte dominante ne seraient plus capables d'empêcher les nouvelles cohortes d'émerger. Finalement, une nouvelle cohorte dominante pourrait ne pas être assez compétitive, car formée de poisson dont la taille n'est pas suffisante pour exclure les cohortes suivantes, et ainsi se faire éliminer par la cohorte suivante. L'augmentation de marnage observée ces dernières années pourrait avoir un effet sur le rendement à long terme car beaucoup de palées du lac de Joux fraient sur les rives du lac (communication personnelle des pêcheurs professionnels), toutefois les mesures ne sont pas suffisantes actuellement pour conclure à un effet réel (figure 10D). Il semble donc y avoir une interaction entre les facteurs internes et externes qui pourrait induire des changements graduels dans les fluctuations de la population de palées du lac de Joux.

Les analyses du suivi du lac de Joux ne montrent pas de lien clair entre le rendement et l'alevinage des années précédentes. Le rendement plus faible les années suivant la mise à l'eau d'alevins pourrait être liée à la compétition pour la nourriture: si les alevins doivent lutter avec leurs congénères plus âgés pour avoir accès à la nourriture, alors la

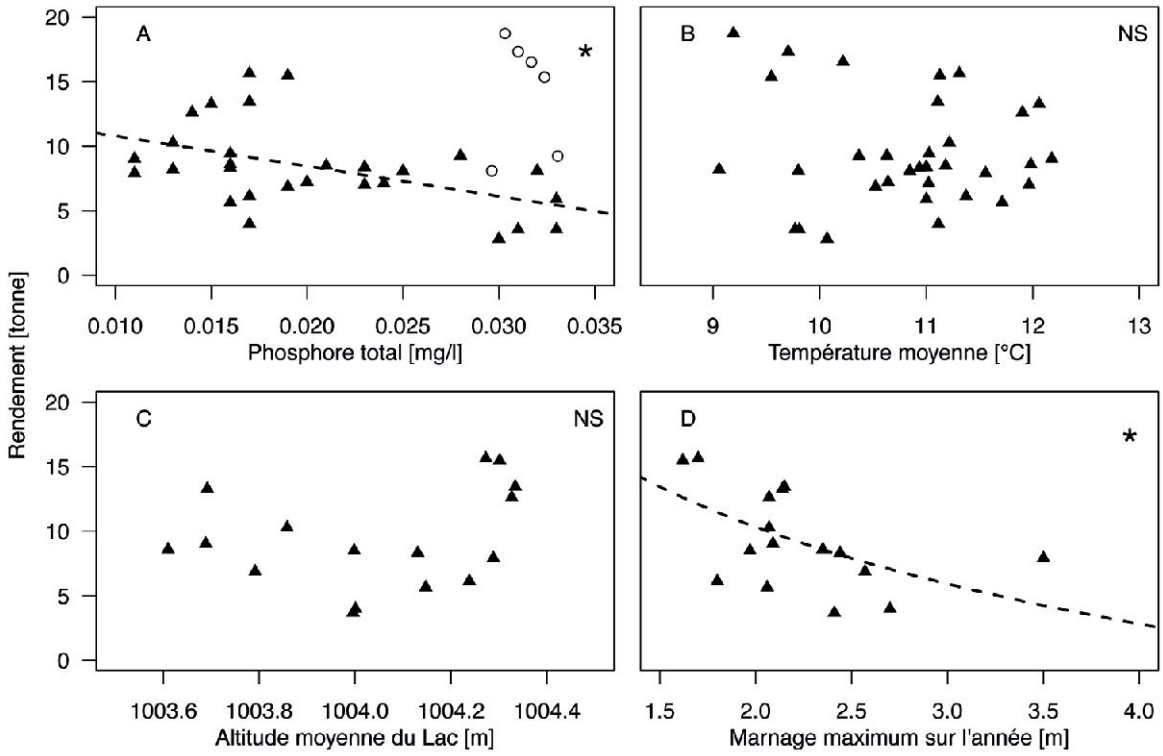

Figure 10.–Facteurs abiotiques en fonction du rendement, les ronds blancs (figure 10A), correspondent à des valeurs estimées de phosphates pour les années 1980 à 1985 (années à fort rendement). Le ligne traitillée de la Figure 10A représente la droite de régression linéaire, alors que la ligne traitillée de la figure 10D représente la courbe de régression logarithmique.

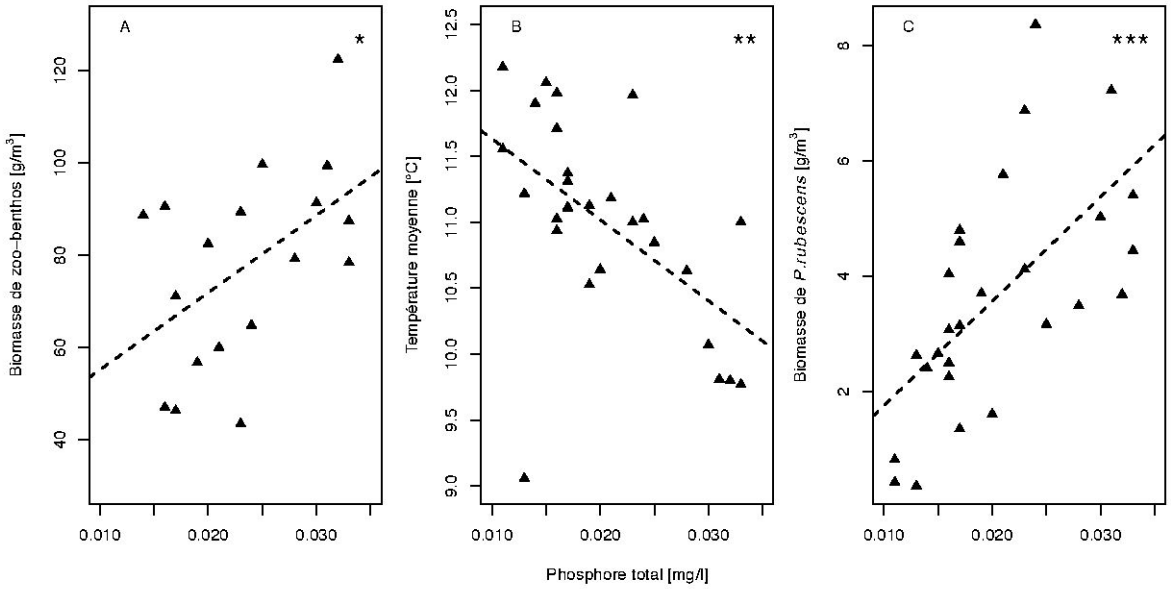

Figure 11.–Liens entre la quantité de phosphore dans le lac et différents facteurs. Concentration de zoobenthos (principalement larve de moustiques), température moyenne du lac, et concentration de *P. rubescens*.

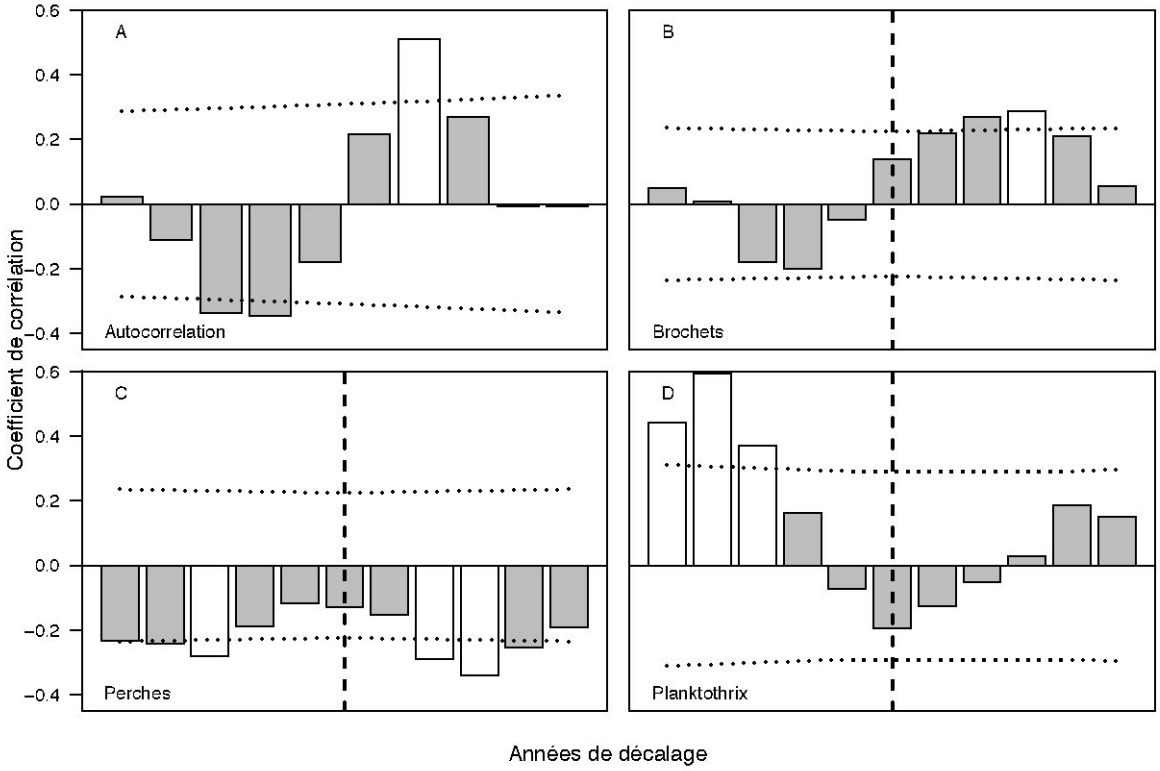

Figure 12.–Corrélogrammes entre les différents facteurs biotiques. La figure 12A représente l'autocorrélation du rendement de la palée avec le rendement des années suivantes, donc la compétition intra-spécifique. Pour les trois figures suivantes, 12B, 12C et 12D, chaque barre d'histogramme correspond à la corrélation entre le rendement de la pêche de la palée une certaine année et le rendement de la pêche du brochet, de la perche, de Planktothrix, un certain nombre d'années avant ou après. Le décalage à gauche de la séparation représente l'effet des différents espèces (brochet, perches et Planktothrix) les années précédentes et le décalage à droite représente l'effet des palées, sur les autres espèces les années suivantes. Les lignes pointillées représentent la limite de significativité à 10% et les histogrammes blancs sont significatifs à 5%.

supplémentation massive d'alevins lors des programmes de rempoissonnement pourrait avoir un effet globalement négatif sur la population ainsi que sur l'alternance des cycles. En effet, les alevins issus de la pisciculture risquent de faire diminuer la nourriture disponible pour la population et toute la population pourrait souffrir de déficit alimentaire. L'effet positif après six ans pourrait soit être lié aux cycles de la population, soit à un effet positif du rempoissonnement «à retardement».

Même s'il est encore difficile de modéliser précisément le rendement, ce suivi est une aide précieuse pour la gestion de la population de palées du lac de Joux car il permet de comprendre, même partiellement, les fluctuations du rendement et ainsi d'estimer le rendement des années suivantes (Nusslé 2012a, Nusslé *et al.* 2013) de la faune et de la nature. En particulier, nous pouvons observer que l'âge moyen des reproducteurs capturés en décembre 2013 est relativement jeune (figure 3B et 5), ce qui correspond à un faible rendement la même année. Ces deux facteurs semblent indiquer un bon renouvellement de la population et donc un probable retour à une phase ascendante du cycle du rendement. Il est important de continuer un suivi précis et d'éviter les données manquantes. En effet, les

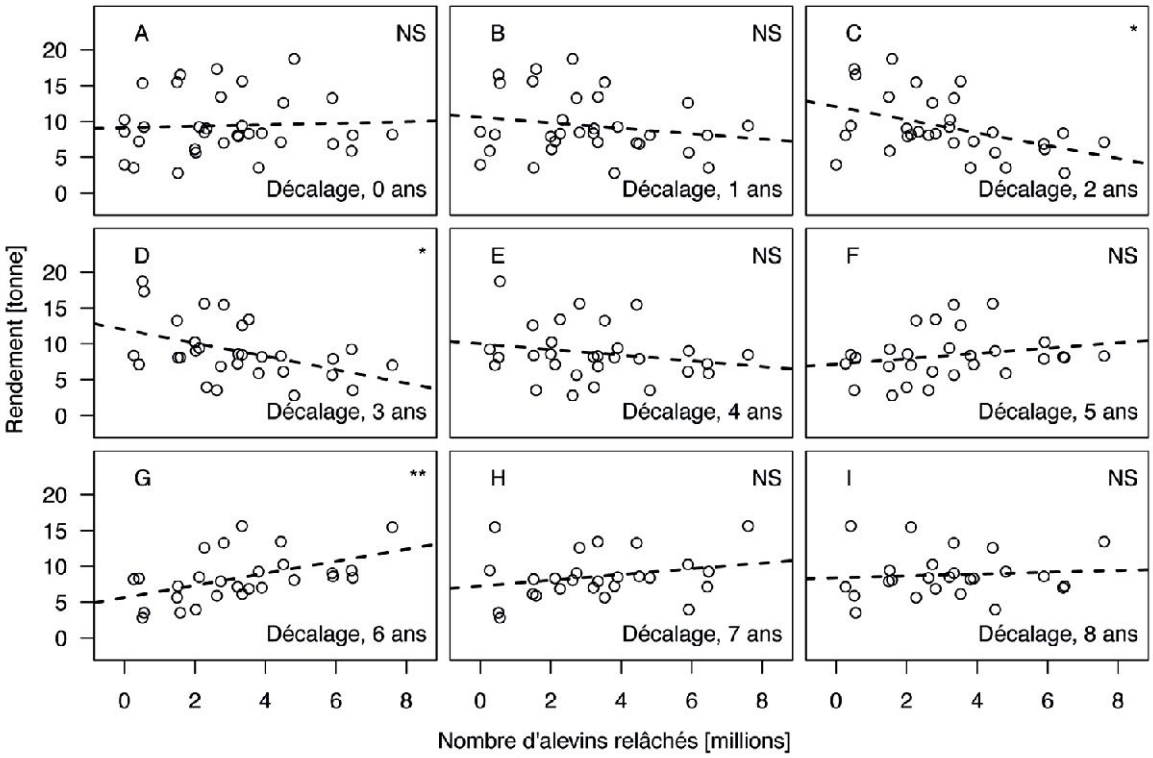

Figure 13.–effet du nombre d'alevins, élevés en pisciculture et relâchés dans le lac, sur le rendement des années suivantes. Chaque graphique représente une année de décalage entre le rendement mesuré et l'année de rempoissonnement, la légende dans le coin en haut à droite représente la significativité de la relation.

données sont fragmentées entre 1992 et 2006 ce qui rend la compréhension des fluctuations pendant cette période très difficile. Cela pourrait être un outil important de prédiction des rendements des années suivantes, mais également un outil de détection d'un éventuel problème dans la structure de la population. En particulier, le suivi de l'évolution des maximas de rendement ainsi que de la potentielle diminution du sex-ratio pourrait permettre de prendre des mesures de gestion avant que les effets potentiellement négatifs ne soient trop graves.

Remerciements

Nous remercions, les pêcheurs professionnels du lac de Joux, Jean-Daniel Meylan et Yves Meylan pour leur aide indispensable et leurs conseils précieux. Semira Gonseth, Janine Keller Donet et Bernard Büttiker pour leur amicale relecture et leurs commentaires. L'inspectorat de la pêche de la Direction générale de l'environnement (DGE), les divisions «Protection des eaux» et «Ressource en eau et économie hydraulique» de la DGE, la fondation de «La Maison de la Rivière» et le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (FNS) pour le soutien financier et/ou la mise à disposition des données et du matériel. Merci également à Kristina Cervantes-Yoshida de l'Université de Berkeley pour la carte de localisation. Finalement, nous souhaitons remercier le comité de lecture dont les remarques constructives ont contribué à l'amélioration de l'article.

Bibliographie

Araki H. & Schmid C., 2010. Is hatchery stocking a help or harm? *Aquaculture* 308: S2-S11.

Araki H., Cooper B. & Blouin M.S., 2007a. Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* 318: 100-103.

Araki H., Cooper B. & Blouin M.S., 2009. Carry-over effect of captive breeding reduces reproductive fitness of wild-born descendants in the wild. *Biology Letters* 5: 621-624.

Araki H., Bernatchez L., Ford M. J. & Blouin M. S., 2008. Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. *Evolutionary Applications* 1: 342-355.

Araki H., Waples R. S., Ardren W. R., Cooper & Blouin M. S., 2007b. Effective population size of steelhead trout: influence of variance in reproductive success, hatchery programs, and genetic compensation between life-history forms. *Molecular Ecology* 16: 953-966.

Araki H., Ardren W. R., Olsen E., Cooper B. & Blouin M. S., 2006. Reproductive success of captive-bred Steelhead trout in the wild: evaluation of three hatchery programs in the Hood river. *Conservation Biology* 21: 181-190.

Azuma T., Takeda K., Doi T., Muto K., Akutsu M., Sawada M. & Adachi S., 2004. The influence of temperature on sex determination in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Aquaculture* 234: 461-473.

Bagliniere J. L., & Le Louarn H., 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 306: 1-39.

Baroiller J. F., D'Cotta H. & Saillant E., 2009. Environmental effects on fish sex determination and differentiation. *Sexual Development* 3: 118-135.

Baudron A. R., Needle C. L., Rijnsdorp A. D., & Marshall C. T., 2014. Warming temperatures and smaller body sizes: synchronous changes in growth of North Sea fishes. *Global Change Biology* 20: 1023-1031.

Berthon V., Marchetto A., Rimet F., Dormia E., Jenny J.-P., Pignol C. & Perga M.-E., 2013. Trophic history of French sub-alpine lakes over the last ~150 years: phosphorus reconstruction and assessment of taphonomic biases. *Journal of Limnology* 72.

Conover D. O. & Baumann H., 2009. The role of experiments in understanding fishery-induced evolution. *Evolutionary Applications* 2: 276-290.

Conover D. O. & Munch S. B., 2002. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. *Science* 297: 94-96.

Dieckmann U., Heino M. & Rijnsdorp A. D., 2009. The dawn of Darwinian fishery management. *ICES Insight/International Council for the Exploration of the Sea* 46.

Duchesne P. & Bernatchez L., 2002. An analytical investigation of the dynamics of inbreeding in multi-generation supportive breeding. *Conservation Genetics* 3: 45-58.

Dunlop E. S., Enberg K., Jørgensen C. & Heino M., 2009. Toward Darwinian fisheries management. *Evolutionary Applications* 2: 245-259.

Ernst B., Hoeger S. J., O'Brien E. & Dietrich D. R., 2006. Oral toxicity of the microcystin-containing cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in European whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Aquatic toxicology* 79: 31-40.

Fahlman J., 2014. Size selective predation of pike on whitefish: The effects on resource polymorphism in Scandinavian whitefish populations. Umeå University.

Finstad A. G., 2003. Growth backcalculations based on otoliths incorporating an age effect: adding an interaction term. *Journal of Fish Biology* 62: 1222-1225.

Ford M. J., 2002. Selection in Captivity during Supportive Breeding May Reduce Fitness in the Wild. *Conservation Biology* 16: 815-825.

Fraser D. J., 2008. How well can captive breeding programs conserve biodiversity? A review of salmonids. *Evolutionary Applications* 1: 535-586.

Gmunder R., 2002. Efficacité des repeuplements piscicoles effectués en Suisse. Informations concernant la pêche N° 71, 1st edition. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage OFEFP, Bern.

Grift R. E., Rijnsdorp A. D., Barot S., Heino M. & Dieckmann U., 2003. Fisheries-induced trends in reaction norms for maturation in North Sea plaice. *Marine Ecology Progress Series* 257: 247-257.

HEINO M., DIECKMANN U. & GODO O. R., 2002. Estimating reaction norms for age and size at maturation with reconstructed immature size distributions: a new technique illustrated by application to Northeast Arctic cod. ICES Journal of Marine Science 59: 562-575.

HUTCHINGS J. A., 2000. Collapse and recovery of marine fishes. *Nature* 406: 882-885.

HUTCHINGS J. A., 2004. Evolutionary biology: the cod that got away. *Nature* 428: 899-900.

IPCC, 2013. Climate change 2013: The physical science basis. (STOCKER T. F., QIN D., PLATTNER M., TIGNOR M., ALLEN S. K., NAUELS A., XIA Y., BEX V. & MIDGLEY P. M., editors). Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental panel on Climate change.

JØRGENSEN C. *et al.*, 2007. Ecology - Managing evolving fish stocks. *Science* 318: 1247-1248.

KUPARINEN A. & MERILÄ J., 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 652-659.

KÜLLING P., REYMOND O. & BÜTTIKER B., 2004. La palée du lac de Joux, suivi des années 2002-2003. Conservation de la faune du Canton de Vaud. Rapport interne non publié.

LANG B., 1981. Les corégones du lac de Joux: résultats préliminaires. Conservation de la faune du Canton de Vaud. Rapport interne non publié.

LANG B., 1984. Pêche et biologie de la palée au lac de Joux de 1981 à 1983. Conservation de la faune du Canton de Vaud. Rapport interne non publié.

LANG B., 1988. Cycles d'abondance des corégones (Coregonus sp.) du lac de Joux. Dynamique de pêche et analyse biostatistique. Conservation de la faune du Canton de Vaud. Rapport interne non publié.

LANG B., 1993. Abondance et croissance de la palée et de la perche du lac de Joux: évaluation de méthodes empiriques. Conservation de la faune du Canton de Vaud. Rapport interne non publié.

LANG B., 1995. Evolution du stock de palées dans le lac de Joux suivie à partir de la pêche des reproducteurs de 1972 à 1994. Conservation de la faune du Canton de Vaud. Rapport interne non publié.

LANG B. & LANG C., 1986. Coregonid fish: key predators in a eutrophic lake ? Archiv für *Hydrobiologie* 22: 363-372.

LARGIADÈR C. R., 2002. Principes génétiques de conservation et de gestion piscicoles. Informations Concernant la pêche 73. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage OFEFP. Berne

LAW R., 2000. Fishing, selection, and phenotypic evolution. *ICES Journal of Marine Science* 57: 659-668.

LODS-CROZET B., REYMOND O. & STRAWCZYNSKI A., 2006. Evaluation de la qualité chimique et biologique du lac de Joux (Jura Suisse) entre 1985 et 2004. *Bulletin de la Societe Neuchateloise des Sciences Naturelles* 129: 29-47.

MUELLER B., FINGER D., STURM M., PRASUHN V., HALTMEIER T., BOSSARD P., HOYLE C. & WUEEST A., 2007. Present and past bio-available phosphorus budget in the ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences* 69: 227-239.

MÜLLER R., BREITENSTEIN M., BIA M. M., RELLSTAB C. & KIRCHHOFER A., 2007. Bottom-up control of whitefish populations in ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic Sciences* 69: 271-288.

NACEUR N. & BÜTTIKER B., 1999. La palée du lac de Joux: statistiques de pêche des reproducteurs; âge, croissance et fécondité. *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 86: 273-296.

NUSSLÉ S., 2009. Palées du Lac de Joux: synthèse 2006-2008. Service des forêts, de la faune et de la nature (SFFN), Saint-Sulpice. Rapport interne non publié.

NUSSLÉ S., 2011. Palée du Lac de Joux: monitoring 2009-2010. Service des forêts, de la faune et de la nature (SFFN). Rapport interne non publié.

NUSSLÉ S., 2012a. Palées du Lac de Joux: monitoring 2011. Service des forêts, de la faune et de la nature (SFFN). Rapport interne non publié.

NUSSLÉ S., 2012b. Growth decrease in Alpine whitefish: investigating the relative contribution of fishing induced selection and environmental change and its implication for conservation measures. Université de Lausanne, Faculté de Biologie et Médecine, Lausanne.

NUSSLÉ S., BRECHON A. & WEDEKIND C., 2011. Change in individual growth rate and its link to gill-net fishing in two sympatric whitefish species. *Evolutionary Ecology* 25: 681-693.

NUSSLÉ S. & BORNAND C. N., 2007. Compte rendu de l'évolution de la population de palées (*Coregonus palea*) du lac de Joux. Service des forêts, de la faune et de la nature (SFFN), Saint-Sulpice. Rapport interne non publié.

NUSSLÉ S., BORNAND C. N. & WEDEKIND C., 2009. Fishery-induced selection on an Alpine whitefish: quantifying genetic and environmental effects on individual growth rate. *Evolutionary Applications* 2: 200-208.

NUSSLÉ S., GAVILLET G., CIOTTI V., KUMMER N. & RUBIN J.-F., 2013. Palées du Lac de Joux: monitoring 2012. Service des forêts, de la faune et de la nature (SFFN), Saint-Sulpice. Rapport interne non publié.

POMPINI M., BUSER A. M., THALI M. R., VON SIEBENTHAL B. A., NUSSLÉ S., GUDUFF S. & WEDEKIND C., 2013. Temperature-induced sex reversal is not responsible for sex-ratio distortions in grayling Thymallus thymallusor brown trout Salmo trutta. *Journal of Fish Biology* 83: 404-411.

PORCHET E., 1947. Le réempoissonnement du Léman en Corégones. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 63: 427-437.

POWELL T. M. & STEELE J. H. (Eds.), 1995. Ecological time series. Springer. Chicago

RIJNSDORP A. D., 1993. Fisheries as a large-scale experiment on life-history evolution: disentangling phenotypic and genetic effects in changes in maturation and reproduction of North Sea plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Oecologia* 96: 391-401.

RIJNSDORP A. D. & STORBECK F., 1995. Determining the onset of sexual maturity from otoliths of individual female North Sea plaice, *Pleuronectes platessa L. In* SECOR D. H., DEAN J. M. & CAMPANA S. E. (Eds.). Recent developments in fish otolith research. University of South Carolina Press.

ROSE K. A., COWAN J. H., WINEMILLER K. O., MYERS R. A. & HILBORN R., 2001. Compensatory density dependence in fish populations: importance, controversy, understanding and prognosis. *Fish and Fisheries* 2: 293-327.

SCHOLZ S. & KLÜVER N., 2009. Effects of endocrine disrupters on sexual, gonadal development in fish. *Sexual Development* 3: 136-151.

SHARPE D. M. T. & HENDRY A. P., 2009. Life history change in commercially exploited fish stocks: an analysis of trends across studies. *Evolutionary Applications* 2: 260-275.

THOMAS G., ECKMANN R., QUOSS H. & HARTMANN J., 2009. Human-induced changes in the reproductive traits of Lake Constance common whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Journal of Evolutionary Biology* 22: 88-96.

TOLONEN A., 1997. Size-specific food selection and growth in benthic whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in a subarctic lake. *Boreal environment research* 2: 387-399.

VEHANEN T., HUUSKO A. & HOKKI R., 2009. Competition between hatchery-raised and wild brown trout *Salmo trutta* in enclosures; do hatchery releases have negative effects on wild populations? *Ecology of Freshwater Fish* 18: 261-268.

WALSH M. R., MUNCH S. B., CHIBA S. & CONOVER D. O., 2006. Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecology Letters* 9: 142-148.

WANG N. & ECKMANN R., 1994. Distribution of perch (*Perca fluviatilis L.*) during their first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia* 277: 135-143.

Manuscrit reçu le 6 août 2014