

La croissance de l'omble chevalier se modifie-t-elle suite à l'évolution de la qualité des eaux du Léman?

Audrey GREENMAN¹ et Jean-François RUBIN^{1,2}

Abstract

Is the Arctic char growth modified by the winter quality evolution of Lake Geneva? - From the analysis of 2975 fish caught between 1904 and 2005 (cohorts 1900 to 2003), it was possible to demonstrate that the growth of the Arctic char in Lake Geneva has been modified along the time. Low up to the end of the 60's when the lake was oligotrophic, high during the 80's when the lake was eutrophic and in diminution now with the reoligotrophication of Lake Geneva. The diminution of the actual growth is mainly significant for the females. Several hypotheses are proposed to explain these phenomena, among those a discriminant energetic allocation strategy between males and female when the sexual maturity is reached.

Keywords: *artic char, Salvelinus alpinus, Lake Geneva, growth, eutrophication*

Résumé

A partir de l'analyse de 2975 poissons capturés entre 1904 et 2005 (cohortes 1900 à 2003), il a été possible de démontrer que la croissance des ombles chevalier du Léman a évolué au cours du temps. Faible jusqu'à la fin des années 60 lorsque le lac était oligotrophe, forte dans les années 80 lorsque le lac était eutrophe et en diminution maintenant avec la réoligotrophication du Léman. La baisse de croissance actuelle touche essentiellement les femelles. Plusieurs hypothèses sont proposées pour expliquer ces phénomènes, notamment une allocation différente de l'énergie entre les mâles et les femelles à partir de la maturité sexuelle.

Mots-clés: *omble chevalier, Salvelinus alpinus, Léman, croissance, eutrophication*

Introduction

La situation environnementale du Léman a considérablement évolué au cours du 20^e siècle (Lazzarotto 2005). Dans les années 50, la teneur en phosphore du Léman était relativement faible, elle augmentait très fortement au cours des années 70, commençait à diminuer significativement à partir du milieu des années 80, pour atteindre aujourd'hui des valeurs nettement plus basses (Fig. 1).

Parallèlement pendant les années 70 et 80, les captures d'ombles chevaliers, *Salvelinus alpinus* (L.) étaient particulièrement faibles, puis ont fortement augmenté dans les années 90, tant pour la pêche professionnelle qu'amateur, à la suite de l'augmentation de l'effort de repeuplement, pour finalement diminuer de manière importante depuis les années 2000.

Il semble raisonnable de penser que ces fluctuations de captures reflètent en partie celles du cheptel piscicole, étant donné qu'il n'y a pas eu pendant ce laps de temps de modifications importantes de la gestion qui aurait pu entraîner une modification de la pression de pêche.

Sur la base des captures effectuées entre 1985 et 1988, la croissance de l'omble chevalier dans le Léman était considérée comme exceptionnelle lorsqu'elle était comparée à 77 autres populations réparties dans le monde (Rubin 1993). Cette situation pouvait être attribuée à 3 causes environnementales prépondérantes: (1) L'influence de la latitude, la population d'ombles chevaliers du Léman étant considérée comme la limite sud de l'aire naturelle de répartition de l'espèce, (2) l'eutrophication du Léman, favorisant la disponibilité des ressources ali-

¹ Institut Terre-Nature-Paysage, Ecole d'ingénieurs de Lullier de la HES-SO / GE, 150, route de Presinge, CH-1254 Jussy.

² Musée du Léman, Quai Louis Bonnard 8, CH-1260 Nyon.

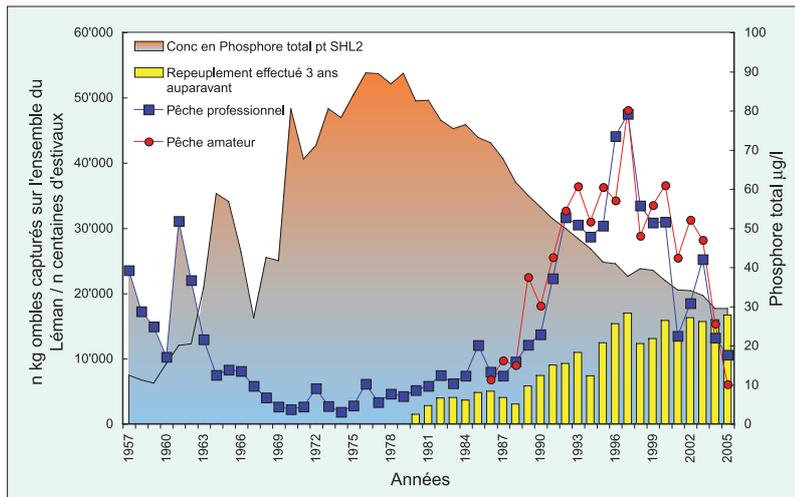


Fig. 1. Evolution de la concentration en phosphore du Léman en comparaison avec celle des captures par les pêcheurs professionnels (bleu) et amateurs (rouge) et du repeuplement (jaune).

mentaires, (3) la densité en poissons, relativement faible dans le Léman en regard avec la taille du lac. La croissance de l'omble chevalier peut fortement dépendre de son environnement (Fuhrmann 1943; Johnson 1980; Marrer 1980; Rubin & Büttiker 1987; Rubin 1991, 1993). Des modifications de la qualité de l'eau d'un lac peuvent avoir des répercussions importantes sur son état trophique, donc sur la quantité de nutriments à disposition des poissons, et par conséquent sur la croissance de ces derniers. Grâce à d'autres travaux (Dussart 1952; Champigneulle *et al.* 1983; Champigneulle *et al.* 1988), et en analysant des spécimens conservés dans des musées, on parvient à retracer la croissance des ombles du Léman depuis le début du siècle, périodes pendant lesquelles la teneur en phosphore du lac a passablement évolué (CIPEL 2002). Il était dès lors intéressant de déterminer si ces modifications environnementales ont eu une quelconque influence sur la croissance des ombles du Léman, et si oui quelles pourraient en être les conséquences pour la gestion piscicole. C'est précisément l'objet de cet article.

Matériel et méthodes

Origine des données

Cette étude a été réalisée à partir d'un échantillonnage d'écaillés de 2975 ombles chevaliers du Léman, provenant de 3 sources différentes:

Les échantillonnages réalisés spécifiquement pour cette étude

- Soit (1) les captures effectuées lors de 28 pêches par des professionnels sur l'ensemble du Léman entre avril 2000 et novembre 2004, (2) les captures dans le cadre d'un

concours de pêche international organisé le 11 septembre 2005 par la FIPAL (Fédération Internationale des Pêcheurs Amateurs du Léman), (3) les captures réalisées le 16 décembre 2005, chez un pêcheur professionnel à Clarens lors d'une pêche exceptionnelle destinée à la pisciculture. L'ensemble de ces données forme le lot correspondant aux cohortes 1994-2003 du tableau 1.

Les données d'une thèse

- Dans les années 80, des prélèvements ont été effectués sur des ombles du Léman dans le cadre d'une thèse de doctorat (Rubin 1990). L'ensemble de ces données forme le lot correspondant aux cohortes 1980-1987 du tableau 1.

Des spécimens conservés dans des musées

- Une recherche dans différents musées d'histoire naturelle de Suisse a été réalisée et un échantillonnage de 9 ombles a pu être rassemblé provenant des musées de Lausanne et de Bâle. L'ensemble de ces données forme les lots correspondant aux cohortes 1900, 1958-59, 1962-65 du tableau 1.

Les données ont été séparées en différents lots de cohortes, correspondant chacun à des périodes pendant lesquelles l'état trophique du Léman a changé.

Scalimétrie

L'âge des poissons a été estimé par scalimétrie (Fig. 2). Les écaillés ont été prélevés au-dessus de la ligne latérale, entre les nageoires adipeuse et caudale, puis nettoyées de leur mucus avec une solution savonneuse et finalement montées entre deux lames de verre (5 écaillés par poisson). Une écaille par poisson a été mesurée pour permettre des recalculs. Les lectures ont été effectuées à l'Université de Lausanne avec un microscope à projection Nikon V-12, agrandissement 50x et au laboratoire de l'Ecole d'Ingénieurs de Lullier avec une caméra Color View I montée sur une loupe binoculaire Olympus SZX12 grossissant entre 7 et 90x. Une base de données photos a été établie. La distance entre chaque annulus et le centre de l'écaille, ainsi que le rayon total de l'écaille, ont été mesurés avec une précision au 1/100 mm.

Connaissant la taille du poisson à sa capture, les mesures sur l'écaille ont permis d'estimer la longueur du poisson aux âges passés. L'analyse statistique démontre qu'une simple relation linéaire est suffi-

Cohortes	n poissons analysés			Etat trophique	Phosphore Conc. moyenne µg/l
	n mâles	n femelles	n sexe ?		
1900	0	0	1	Oligotrophe	?
1958-1959	0	0	2	Oligotrophe	15
1962-1965	0	0	6	Eutrophe	43
1980-1987	1040	811	42	Eutrophe	74
1994-2003	551	374	140	Mésotrophe	37
TOTAL	1591	1185	191		

Tableau 1: Définition des lots de poissons de l'étude et état trophique du Léman.

sante pour décrire la relation entre le rayon de l'écaïlle et la longueur totale du poisson. On n'obtient pas de meilleur coefficient de corrélation avec une relation logarithmique ou log-linéaire (Fig. 3).

Résultats

Evolution de la croissance des ombles du Léman

Pour les cohortes 1980-1987, à tout âge (excepté à 5+), la taille des femelles était supérieure à celle des mâles. Pour les cohortes 1994-2003, la taille des mâles et femelles était identique jusqu'à la maturité sexuelle (3+), puis les femelles étaient significativement plus grandes que les mâles à âge égal (Tableau 2, Fig. 4).

La comparaison des deux groupes de cohortes montre que d'une manière générale la taille des femelles des cohortes 1980-87 était supérieure à celle des femelles des cohortes 1994-2003, alors que dans le même temps, la taille des mâles a fluctué sans tendance apparente (Tableau 2, Fig. 4). Si la croissance était linéaire pour les cohortes 1980-1987, elle est nettement asymptotique pour les cohortes 1994-2003. C'est essentiellement à partir de la maturité sexuelle (3 ans) que la courbe s'infléchit pour les cohortes 1994-2003, démontrant bien en cela la difficulté pour les poissons dans un milieu en cours de réoligotrophisation de croître et de se reproduire simultanément (Fig. 4).

Les 9 ombles conservés dans les musées suisses nous permettent de nous faire une idée de la croissance de quelques individus des cohortes du début et du milieu du siècle (Fig. 4). Il est évidemment impossi-

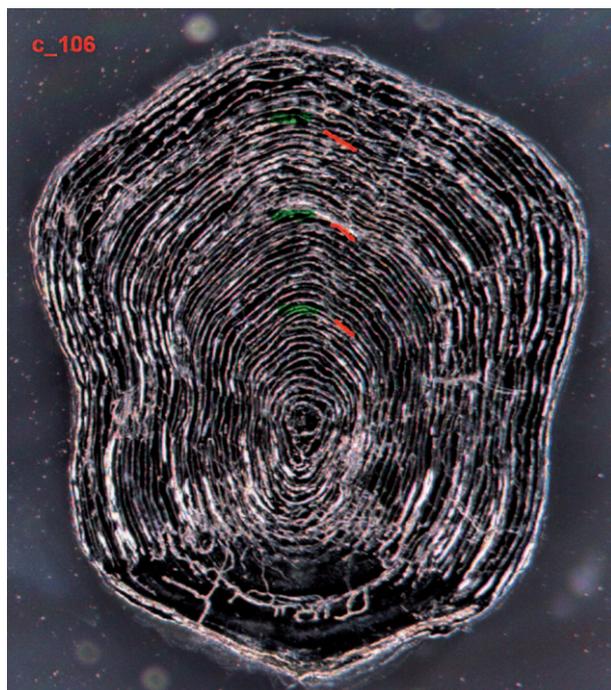


Fig. 2. Photographie d'une écaïlle d'un omble de 368 mm capturé le 16 décembre 2005 dans la baie de Montreux âgé de 3 hivers (traits rouges) plus d'un été.

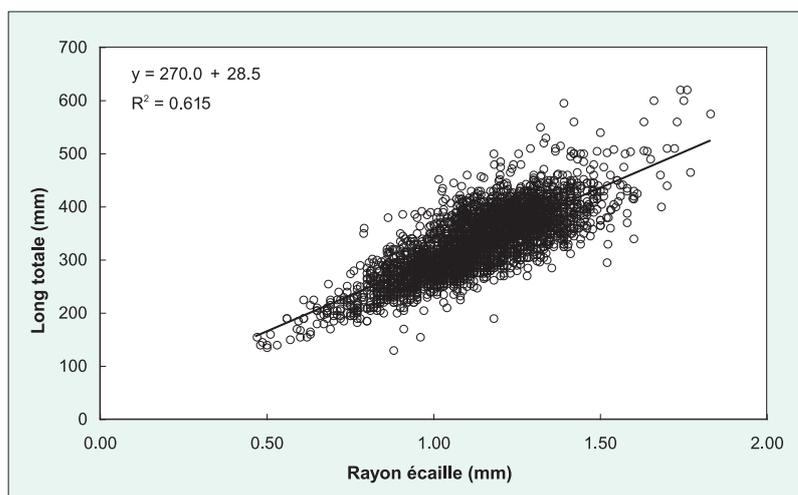


Fig. 3. Relation entre le rayon de l'écaïlle et la longueur totale du poisson, établie pour 2975 ombles chevaliers capturés dans le Léman.

Age	LT (mm)		T-Test (C1/C2)	Interprétation
	C1: Cohortes 1980-1987	C2: Cohortes 1994-2003		
Femelles				
1+	144 ± 26, n=811	138 ± 24, n=374	P < 0.05	C1 > C2
2+	246 ± 34, n=728	242 ± 35, n=374	P > 0.05	C1 = C2
3+	337 ± 39, n=438	322 ± 40, n=293	P < 0.05	C1 > C2
4+	400 ± 51, n=97	368 ± 40, n=78	P < 0.05	C1 > C2
5+	469 ± 68, n=15	425 ± 36, n=10	P < 0.05	C1 > C2
6+	549 ± 62, n=3	500, n=1	-	-
Males				
1+	140 ± 21, n=1040	140 ± 22, n=551	P > 0.05	C1 = C2
2+	237 ± 25, n=910	242 ± 32, n=549	P < 0.05	C1 < C2
3+	310 ± 27, n=413	315 ± 38, n=403	P < 0.05	C1 < C2
4+	385 ± 49, n=30	354 ± 37, n=73	P < 0.05	C1 > C2
5+	-	376 ± 27, n=7	-	-
	T-Test (F/M) Interprétation	T-Test (F/M) Interprétation		
1+	P < 0.05, F > M	P > 0.05, F = M		
2+	P < 0.05, F > M	P > 0.05, F = M		
3+	P < 0.05, F > M	P < 0.05, F > M		
4+	P > 0.05, F=M	P < 0.05, F > M		
5+	-	P < 0.05, F > M		

Tableau 2: Tailles moyennes des ombles chevaliers du Léman.

ble de savoir pourquoi les conservateurs de l'époque ont fait entrer ces individus dans leurs collections. Était-ce en fonction de la taille exceptionnelle du poisson ou pour d'autres raisons? Nous l'ignorons. Par ailleurs, la valeur statistique est moindre que dans les cas précédents car les courbes de croissance sont établies sur un nombre beaucoup plus restreint de spécimens. Néanmoins, on constate que dans tous les cas, la croissance observée était nettement inférieure à celle que l'on observait tant pour les cohortes 1980-1987 que 1994-2003 (Fig. 4). A titre de comparaison, on peut encore ajouter la courbe de croissance proposée par Dussart (1952), établie sur la base de 126 ombles capturés lors de pêche exceptionnelles sur la rive française du Léman, à Meillerie, entre 1949 et 1950. Ces poissons étaient âgés de 2 à 6 ans au moment de leur capture, ils appartenaient donc aux cohortes 1943 à 1948. Dussart (1952) fait une série de rétrocalculs à partir de 246 écailles (il ne précise pas sa méthode). Les valeurs mentionnées sont nettement inférieures aux croissances calculées dans le présent article tant pour les

cohortes 1980-1987 que 1994-2003, mais correspondent par contre tout à fait à celle des individus conservés dans les musées.

Conséquences pour la gestion?

Une des causes typiques d'une surexploitation par la pêche d'une population de poissons est la diminution du taux de croissance observés dans les cohortes. Les individus les plus grands étant capturés en premier, ne restent dans les cohortes au cours du temps que des poissons montrant des taux de croissance de moins en moins élevés. Ce phénomène, appelé *Phénomène de Lee*, peut être mis en évidence pour les ombles des cohortes 1994-2003 capturés dans le

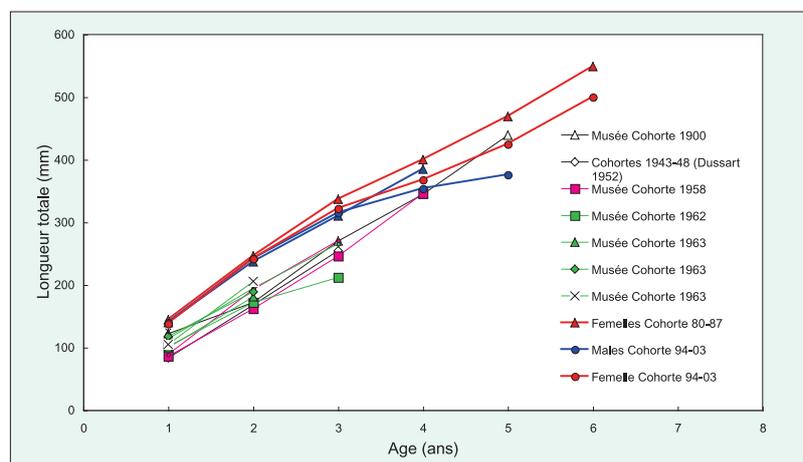


Fig. 4. Comparaison croissance Mâles/Femelles des ombles des cohortes 1980-87 et 1994-2003 et au cours du temps.

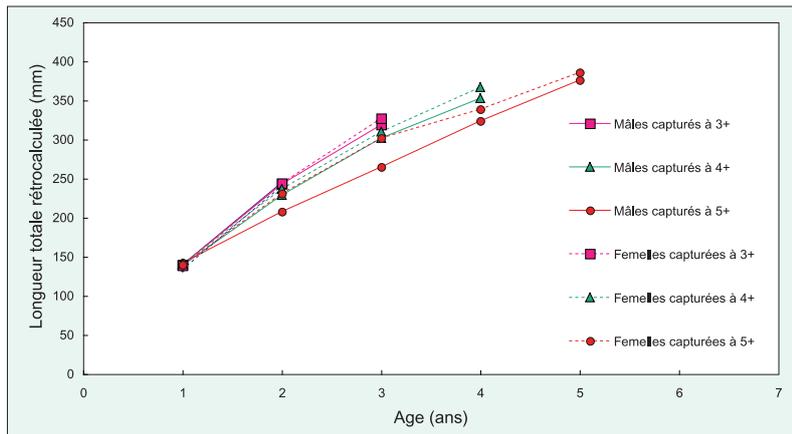


Fig. 5. Phénomène de Lee pour les mâles et les femelles ombles chevaliers des cohortes 1994-2003 capturés dans le Léman.

Léman (Fig. 5) Tant pour les mâles que les femelles, plus les poissons sont capturés tardivement, plus leur croissance tend à être faible. Les différences sont statistiquement significatives dès l'âge de 2 ans pour les mâles et 3 ans pour les femelles.

Discussion

Pourquoi une modification de croissance ?

On peut évoquer différentes causes susceptibles d'induire des modifications du taux de croissance :

Écotypes différents

Il n'est pas rare de trouver dans le même lac des ombles présentant des taux de croissance fort différents, liés à la présence de plusieurs écotypes ayant chacun des traits d'histoire de vie particuliers (Määr 1949; Nilsson & Filipsson 1971; Henricson & Nyman 1976; Brenner 1980; Frost & Kipling 1980; Klemetsen & Grotnes 1980; Hindar & Jonsson 1982; Jonsson & Hindar 1982; Hammar 1984; Klemetsen *et al.* 1985; Sparholt 1985; Jobling & Reinsnes 1986). Ces différences de croissance pourraient dans certains cas être d'origine génétique, ou dues à des habitats différents ou des interactions sociales (Jobling & Reinsnes 1986). En Suisse, ce phénomène est connu dans les lacs de Sils et Silvaplana (Marrer 1980), de Constance (Hartmann 1984), et était autrefois présent dans le lac de Neuchâtel (Fuhrmann 1903, 1943; Quartier 1951; Rubin & Büttiker 1987).

Dans certains articles anciens, différentes formes sont mentionnées pour les ombles du Léman. Lunel (1874) pense que *Salmo umbla* et *Salmo salvelinus* correspondent à la même espèce. Il désigne l'omble chevalier sous celui de *Salmo umbla*, selon le nom latin donné par Rondelet, professeur de Montpellier, qui a été le premier à faire connaître ce poisson sous le nom

de: *Salmo lemani lacus seu Umbla* et sous sa dénomination française: omble chevalier. Selon Gessner (1568 *in* [Fatio 1890]) il y aurait 3 espèces d'ombles dans le Léman classées d'après la taille: *Umbla minor*, *Umbla major*, sive *Salmo Lemanni lacus* et *Umbla maxima*, vel *Salmo alter Lemanni lacus*. Crettiez (1906) parle lui de la grande variabilité de l'omble chevalier suivant l'habitat. Les pêcheurs du Léman en distinguaient 3 variétés: l'omble jaune, blanc, gris qui se répartiraient différemment sur les omblières et à des périodes différentes. Fuhrmann (1943) décrit 3 variétés d'ombles rencontrés dans les lacs suisses qui font penser aux

espèces de Gessner (1568 *in* [Fatio 1890]): l'omble de grande taille, l'omble normal et l'omble des grands fonds. Forel (1904) et André (1922) quant à eux ne mentionnent qu'une espèce d'omble chevalier: *Salvelinus umbla* L. Cette apparente confusion n'est pas unique au Léman. Elle est due principalement à la grande variabilité des caractères morphologiques de l'omble chevalier (Jonsson & Jonsson 2001) qui pour la plupart du temps a été attribuée à des erreurs liées à la systématique (Rubin 1992b). En fait, dans le Léman, il n'y a probablement qu'une espèce: *Salvelinus alpinus* L. (Dussart 1952; Laurent 1972; Champigneulle *et al.* 1983; Champigneulle 1985; Champigneulle *et al.* 1988; Champigneulle & Guillard 1990; Rubin 1990; Champigneulle & Gerdeaux 1992; Rubin 1992a, b, 1993).

S'il n'y a qu'une seule espèce, cela n'exclut pas qu'il y ait plusieurs formes écologiques. Le nombre de formes différentes d'ombles dans un même lac a parfois été attribuée au nombre de niches disponibles durant la saison de croissance (Hindar & Jonsson 1982). Avec l'eutrophisation, certaines formes peuvent disparaître alors que d'autres peuvent augmenter en nombre (Hartmann 1984). Selon la composition du plancton, certaines formes peuvent devenir dominantes (Klemetsen *et al.* 1985). En toute hypothèse, on pourrait dès lors imaginer que les différences de croissance observées au cours du temps seraient en fait le fruit de l'exploitation différenciée de certaines formes d'ombles dominantes à une période donnée.

Manque de nourriture

Un manque de nourriture peut être lié soit aux caractéristiques propres du milieu, un lac oligotrophe par exemple (Marrer 1980; Rubin 1991), ou à la concurrence alimentaire intra (Rubin & Büttiker 1987) ou interspécifique (Marrer 1980; Rühlé 1980). Dans les lacs de Sils et Silvaplana, aux

Grisons, les gestionnaires de la pêche ont essayé par le passé de lutter contre ce phénomène en introduisant des poissons pour servir de pâture aux ombles et aux truites (Marrer 1980). On a parfois introduit d'autres animaux dans le même but, comme *Mysis relicta*, un petit crustacé planctonique (Ruhlé 1980). Dans certains lacs, le nanisme apparent des ombles est attribué à une trop forte densité de population. Dans ce cas parfois, un prédateur a été introduit dans le but de diminuer les effectifs et *de facto* augmenter la croissance des survivants. C'est dans ce sens que fut introduit l'omble des lacs canadiens, *Salvelinus namaycush*, dans les lacs Lioson (Rubin 1991) et de Sils (Marrer 1980). Dans certains lacs arctiques, des pêches massives ont été effectuées afin de réduire les effectifs d'ombles et ainsi espérer une augmentation de croissance des individus (Johnson 1983).

Des expériences visant à déterminer si les taux de croissance différents observés entre diverses populations d'ombles chevaliers étaient liés à des différences génétiques ou à des variations de facteurs environnementaux ont été menées depuis longtemps en Suisse. Ainsi par exemple, on déversa, en février 1896, 25'000 alevins d'ombles dans le lac de Lugano (où l'espèce était jusqu'alors absente) en provenance du lac de Zoug où les ombles étaient nains. En 1908 déjà, des individus de grande taille (62 cm) étaient capturés dans le lac de Lugano, «*le petit omble du lac de Zoug est devenu dans son nouveau milieu, un omble de grande taille. Le grand omble n'est donc pas une espèce ou une variété à part, mais il a pris naissance sous l'influence de nouvelles conditions de vie*» (Fuhrmann 1943).

L'eutrophisation d'un lac induit généralement une augmentation du taux de croissance des poissons, puis la disparition de certaines espèces comme les salmonidés si la concentration en oxygène en profondeur diminue (Colby *et al.* 1972; Grimaldi 1972; Grimaldi & Nümann 1972; Laurent 1972; Brenner 1984; Hartmann 1984). Une réoligotrophisation du milieu s'accompagne, elle, généralement d'une diminution de la croissance des ombles, comme par exemple dans le lac de Walenstadt (Ruhlé 1989). Dans ce lac, différentes causes ont été évoquées: (1) une dégénérescence génétique liée à des introductions d'ombles d'autres souches, (2) des maladies ou des infections parasitaires, (3) une augmentation de la compétition intraspécifique, (4) une diminution des ressources liées à l'oligotrophisation du milieu.

La présente étude démontre que le taux de croissance des ombles est étroitement lié à l'eutrophisation du Léman. La croissance était faible dans les

années 60 lorsque le lac était oligotrophe, très forte dans les années 80 lorsque l'eutrophisation était maximale et en voie de diminution aujourd'hui avec la réoligotrophisation du Léman, une situation similaire à celle observée dans le lac de Walenstadt (Ruhlé 1989).

Compétition intraspécifique

La densité en individus (soit la compétition intraspécifique) peut provoquer une baisse de croissance chez les poissons, soit à cause de la compétition pour la nourriture, soit en raison de la dépense énergétique induite par des actes agressifs. Il semble que la faible croissance des ombles du lac de Silvaplana comparée à celle du lac de Sils est influencée par la densité plus élevée d'individus dans le premier lac (Marrer 1980). Lors d'une expérience réalisée en pisciculture (Jobling & Wandsvik 1983), les effets hiérarchiques chez certains individus ont été mis en évidence. La diminution de croissance serait due au coût énergétique de la compétition intraspécifique. Dans le lac de Neuchâtel, l'omble chevalier a été réintroduit. La diminution de croissance observée de la première cohorte à la cohorte la plus récente est expliquée par la compétition intraspécifique (Rubin & Büttiker 1987). La forte densité et le nanisme des ombles dans les lacs en Norvège sont fréquents. Cette croissance très lente serait due aussi à un manque de nourriture. En réduisant la population grâce à un accroissement de la pression de pêche, la croissance a eu tendance à augmenter (Amundsen & Klemetsen 1988).

Compétition interspécifique

Une autre hypothèse pour expliquer cette baisse de croissance pourrait provenir de la compétition interspécifique, notamment lors des stades de vie juvénile utilisant les mêmes ressources alimentaires (zooplancton essentiellement). Une concurrence de ce type aurait pu s'instaurer entre les ombles et les corégones, *Coregonus sp.*, dont le nombre est en constante augmentation dans le Léman. En effet, jusqu'en 2005, 50 millions d'alevins de corégones provenant de piscicultures étaient déversés dans les eaux du Léman (dès 2006, la quantité est réduite à 20 millions). Parallèlement, le repeuplement d'omble équivaut à 1,5 millions d'estivaux par année. Il est difficile d'identifier les impacts réciproques de ces repeuplements. Toutefois, si une telle compétition interspécifique devait avoir une influence sur la croissance des ombles, on aurait dû observer des diminutions de croissance dès les stades juvéniles puisque c'est à ce moment que les deux espèces exploitent la même ressource. Or, la variation de croissance n'est significative chez les ombles qu'à partir de la maturité sexuelle. Cette hypothèse est donc à rejeter actuellement.

■ Pourquoi une diminution de croissance seulement chez les femelles?

La comparaison des cohortes montre que la croissance des mâles n'a probablement pas changé, alors que celle des femelles a significativement diminué. Pourquoi une telle différence en fonction du sexe? Deux hypothèses sont proposées:

Allocation différentielle d'énergie

Lorsqu'un poisson atteint la maturité sexuelle, il doit allouer une partie de son énergie pour la croissance, l'autre pour la reproduction (Alm 1959; Roff 1983). Dans les cas extrêmes, les poissons peuvent ne pas avoir suffisamment d'énergie pour pouvoir croître et se reproduire simultanément (MacCallum & Regier 1984). On admet généralement que l'oligotrophisation d'un lac induit une diminution de la quantité de nutriment à disposition des poissons. Dans le cas du Léman, il a été démontré que la composition planctonique et de macrofaune a varié avec la teneur en phosphore des eaux du lac (Cipel 2002), comme dans le lac Majeur (Grimaldi 1972). Produire des œufs pour les femelles demande plus d'énergie que de produire du sperme pour les mâles (Wootton 1979; Forseth *et al.* 1994; Finstad *et al.* 2002). L'hypothèse serait dès lors que les femelles à partir d'un certain âge ne peuvent plus maintenant se reproduire et croître simultanément alors que les mâles, pour qui la production de sperme est nettement moins coûteuse énergétiquement parlant, parviennent encore à le faire.

Facteurs hormonaux

Une autre hypothèse pourrait être à chercher dans l'évolution de la concentration de certaines hormones dans les eaux. Ces substances ne sont pas traitées dans les stations d'épuration et que par conséquent leur concentration est en augmentation dans les eaux. Cela peut induire des perturbations physiologiques, comme cela l'a été démontré par exemple pour la truite, *Salmo trutta* L., en rivière. Il n'est donc pas impossible que certaines de ces substances soient en augmentation dans le lac et modifient ainsi spécifiquement la croissance d'un sexe dans le Léman.

■ Conséquences pour la gestion piscicole?

Les résultats montrent que la pression de pêche a un effet significatif sur la population d'ombles en sélectionnant systématiquement dans les captures les poissons ayant le taux de croissance le plus fort. Il en résulte au cours du temps au sein d'une même cohorte la présence de plus en plus importante d'in-

dividus à faible croissance (phénomène de Lee). Ceci explique pourquoi aujourd'hui de vieux poissons à forte croissance sont de plus en plus rares alors que de telles captures sont mentionnées autrefois. Au 19^e siècle (Jurine 1825), il est fait mention d'ombles pêchés de 12,5 à 15 kg bien que l'auteur n'ait lui-même pas vu de spécimens pesant plus de 6 kg. Au début du 20^e siècle, on trouvait des ombles entre 70 et 80 cm pour un poids maximal de 7 à 8 kg (Forel 1904), ou de 740 et 840 mm pour un poids de 7 et 8 kg 750 (Fatio 1890). Aujourd'hui de telles prises sont exceptionnelles, voire totalement absentes.

La pêche influence donc clairement la population d'ombles du Léman. Par conséquent, certaines modalités de gestion devraient donc être réexaminées de manière à s'assurer qu'il n'existe pas une surexploitation des stocks en place aujourd'hui.

■ Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre des activités liées à la célébration du 50^e anniversaire du Musée du Léman de Nyon. Un subside exceptionnel a été attribué à cette institution, notamment pour mener à bien des recherches scientifiques sur les ombles chevaliers du Léman dont la présente étude fait partie. L'échantillonnage 2003-04 a été effectué sur le terrain par M. René Lugrin dans le cadre d'un stage au Musée du Léman en vue de son admission à l'École d'ingénieurs de Lullier dans la filière Gestion de la Nature.

Bibliographie

- **ALM G.** 1959. Connection between maturity, size and age in fishes. Institute of Freshwater Research Drottningholm, 40: 5-145.
- **AMUNDSEN P-A, KLEMETSEN A.** 1988. Diet, gastric evacuation rates and food consumption in a stunted population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., in Takvatn, northern Norway. *Journal of Fish Biology*, 33: 697-709.
- **BRENNER T.** 1980. The arctic charr, *Salvelinus alpinus* salvelinus, in the prealpine Attersee, Austria. *In: Balon EK (ed.), Charrs, Salmonids of the genus Salvelinus*, pp. 765-772. Dr. W. Junk, The Hague.
- **BRENNER T.** 1984. The introduction of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Nordrhein Westfalen (Federal Republic of Germany). *In: Johnson L, Burns BL (eds.), Biology of the Arctic charr, Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981*, pp. 293-301. Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- **CHAMPIGNEULLE A.** 1985. Analyse bibliographique des problèmes de repeuplement en omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), truite fario (*Salmo trutta*) et corégones (*Corgonus* sp.) dans les grands plans d'eau. *In: Gerdeaux D, Billard R (eds.), Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*, pp. 187-217. INRA, Paris.
- **CHAMPIGNEULLE A, GERDEAUX D.** 1992. The recent rehabilitation of the Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) fishery in Lake Geneva. *In: Cowx IG (ed.), Rehabilitation of Inland Fisheries*, pp. 2-14. Blackwell Publications, Thonon.
- **CHAMPIGNEULLE A, GERDEAUX D, GILLET C.** 1983. Les pêches exceptionnelles d'ombles et de corégones dans les eaux françaises du Léman en 1982. Rapport Institut de Limnologie, 1-15.
- **CHAMPIGNEULLE A, GUILLARD J.** 1990. Programme pilote et recherches appliquées au pacage lacustre de salmonidés. INRA, Thonon.
- **CHAMPIGNEULLE A, MICHOU D, GERDEAUX D, GILLET C, GUILLARD J, ROJAS-BELTAN R.** 1988. Suivi des pêches de géniteurs d'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* L.) sur la partie française du lac Léman de 1982 à 1987. Premières données sur le pacage lacustre de l'omble. *Bulletin français de Pêche et de Pisciculture*, 310: 85-100.
- **CIPEL.** 2002. Etat du lac: Bilan en demi-teinte. *La lettre du Léman*, 24: 2-3.
- **COLBY PJ, SPANGLER GR, HURLEY DA, MCCOMBIE AM.** 1972. Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 29: 975-983.
- **DUSSART B.** 1952. L'omble chevalier du Léman (*Salvelinus alpinus*, Linné 1758). *Annales de la Station centrale d'hydrobiologie appliquée*, IV, 353-377.
- **FATIO V.** 1890. Histoire naturelle des poissons, H. Georg, Genève et Bâle.
- **FINSTAD AG, BERG OK, LANGELAND A, LOHRMANN A.** 2002. Reproductive investment and energy allocation in an alpine Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, population. *Environmental Biology of Fishes*, 65: 63-70.
- **FOREL FA.** 1904. L'origine de la faune ichtyologique du Léman. *In: Rouge F. (ed.), Le Léman, monographie limnologique, Vol. III*, pp. 343-354, Lausanne.
- **FORSETH T, UGEDAL O, JONSSON B.** 1994. The energy budget, niche shift, reproduction and growth in a population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Animal Ecology*, 63: 116-126.
- **FROST WE, KIPLING C.** 1980. The growth of charr, *Salvelinus willughbii* Günther, in Windermere. *Journal of Fish Biology*, 16: 279-289.
- **FUHRMANN O.** 1903. L'omble chevalier des zones profondes. *Bulletin suisse de pêche et de pisciculture*, 2: 1-3.
- **FUHRMANN O.** 1943. Recherches expérimentales sur la croissance des ombles chevaliers (Rötel). *Le pêcheur suisse*, 2: 249-251.
- **GRIMALDI E.** 1972. Lago Maggiore: Effects of exploitation and introductions on the Salmonid community. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 29: 777-785.
- **GRIMALDI E, NÜMANN W.** 1972. The future of Salmonid communities in the European subalpine lakes. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 29: 931-936.
- **HAMMAR J.** 1984. Ecological characters of different combinations of sympatric populations of Arctic charr in Sweden. *In: Johnson L, Burns BL (eds.), Biology of the Arctic charr. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981*. Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- **HARTMANN J.** 1984. The charrs (*Salvelinus alpinus*) of Lake Constance, a lake undergoing cultural eutrophication. *In: Johnson L, Burns BL (eds.), Biology of the Arctic charr. Proceedings of the International Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981*, pp. 471-486. Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- **HENRICSON J. & NYMAN L.** 1976. The ecological and genetical segregation of two sympatric species of dwarfed char (*Salvelinus alpinus* L.) species complex). Institute of Freshwater Research Drottningholm, 55: 15-37.
- **HINDAR K, JONSSON B.** 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 1030-1045.
- **JOBLING M, REINSNES TG.** 1986. Physiological and social constraints on growth of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L.: an investigation of factors leading to stunting. *Journal of Fish Biology*, 28: 379-384.
- **JOBLING M, WANDSVIK A.** 1983. Effect of social interactions on growth rates and conversion efficiency of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. *Journal of Fish Biology*, 22: 577-584.
- **JOHNSON L.** 1980. The Arctic charr. *In: Balon EK (ed.), Charrs, Salmonids of the genus Salvelinus*, pp. 15-98. Dr. W. Junk, The Hague.
- **JOHNSON L.** 1983. Homeostatic characteristics of single species fish stocks in arctic lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 987-1024.

- **JONSSON B, HINDAR K.** 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39: 1404-1413.
- **JONSSON B, JONSSON N.** 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, 58: 605-638.
- **JURINE L.** 1825. Histoire abrégée des poissons du Lac Léman. Mémoires de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève, 3: 179-187.
- **KLEMETSEN A, GROTNES PE.** 1980. Coexistence and immigration of two sympatric Arctic charr. *In: Balon EK (ed.), Charrs, Salmonids of the genus Salvelinus*, pp. 757-763. Dr. W. Junk, The Hague.
- **KLEMETSEN A, GROTNES PE, HOLTHE H, KRISTOFFERSEN K.** 1985. Bear Island charr. Institute of Freshwater Research Drottningholm, 62: 98-119.
- **LAURENT PJ.** 1972. Lac Léman: Effects of exploitation, eutrophication, and introductions on the salmonid community. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 29: 867-875.
- **LAZZAROTTO J.** 2005. Evolution physico-chimique du Léman de 1957 à nos jours. *Archs Sci.* 59: 175-182.
- **LUNEL G.** 1874. Histoire naturelle des poissons du bassin du Léman, Georg, Genève.
- **MÄÄR A.** 1949. Fertility of Char (*Salmo alpinus* L.) in the Faxälven water system, Sweden. Institute of Freshwater Research Drottningholm, 29: 57-136.
- **MACCALLUM WR, REGIER HA.** 1984. The biology and bioenergetics of Arctic charr in Char Lake, N.W.T., Canada. *In: Johnson L, Burns BL (eds.), Biology of the Arctic charr, Proceedings of the international Symposium on Arctic charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981*, pp. 330-340. University Manitoba Press, Winnipeg.
- **MARRER H.** 1980. La situation piscicole des lacs de la haute-Engadine. Publications de l'Office fédéral de protection de l'environnement et de l'inspection fédérale de pêche, 39: 1-21.
- **NILSSON NA, FILIPSSON O.** 1971. Characteristics of two discrete populations of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) in a north Swedish lake. Institute of Freshwater Research Drottningholm, 51: 90-108.
- **QUARTIER A.** 1951. Morphologie et biologie de *Salvelinus alpinus* dans le lac de Neuchâtel. *Revue suisse de zoologie*, 58: 631-637.
- **ROFF DA.** 1983. An allocation model of growth and reproduction in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40: 1395-1404.
- **RUBIN J-F.** 1990. Biologie de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.), dans le Léman (Suisse), Thèse de doctorat Université de Lausanne.
- **RUBIN J-F.** 1991. L'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.), dans le Lac Lioson (Suisse). *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, 80: 419-434.
- **RUBIN J-F.** 1992a. Gestion de la pêche de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.) dans le Léman (Suisse). *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, 82: 173-186.
- **RUBIN J-F.** 1992b. Histoire de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.), dans le Léman (Suisse). *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles*, 82: 1-10.
- **RUBIN J-F.** 1993. The exceptional growth of the Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in Lake Geneva. *Aquatic Sciences*, 55: 76-86.
- **RUBIN J-F, BÜTTIKER B.** 1987. Croissance et reproduction de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.), dans le lac de Neuchâtel (Suisse). *Schweizerische Zeitung für Hydrologie*, 49: 51-61.
- **RUHLÉ C.** 1980. Aménagement piscicole des lacs d'accumulation en montagne. Publications de l'Office fédéral de protection de l'environnement et de l'inspection fédérale de pêche, 39: 23-42.
- **RUHLÉ C.** 1989. Growth pattern and maturation in arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) of Lake Walenstadt, Switzerland. *Aquatic Sciences*, 51: 296-305.
- **SPARHOLT H.** 1985. The population, survival, growth, reproduction and food of arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in four unexploited lakes in Greenland. *Journal of Fish Biology*, 26: 313-330.
- **WOOTTON RJ.** 1979. Energy costs of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symposium of the Zoological Society of London*, 44: 133-159.