

**FRAI DU CORÉGONE (*COREGONUS SP.*)
ET DE LA PERCHE (*PERCA FLUVIATILIS*) DANS LE LÉMAN
WHITEFISH (*COREGONUS SP.*) AND PERCH (*PERCA FLUVIATILIS*) SPAWNING
IN LAKE GENEVA**

CAMPAGNE 2023

PAR

**Chloé GOULON^{1,2}, Marine VAUTIER^{1,2}, Hervé ROGISSART^{1,2}, Isabelle DOMAIZON^{1,2}, Clément RAUTUREAU^{1,2}
Jean GUILLARD^{1,2}**

¹ UNIV. SAVOIE MONT BLANC, INRAE, CARRTEL, 74200 THONON-LES-BAINS, FRANCE

² PÔLE R&D ECLA (ECOSYSTÈMES LACUSTRES), OFB – INRAE – USMB, 74200 THONON-LES-BAINS, FRANCE

RÉSUMÉ

*Dans le cadre du développement d'indicateurs de l'impact du changement climatique dans le Léman, les phénologies de la reproduction de deux espèces de poissons, le corégone (*Coregonus sp.*) et la perche (*Perca fluviatilis*), sont suivies. Le suivi de la reproduction du corégone s'effectuait depuis 2016 à l'aide de filets benthiques multimailles, mais les données recueillies à partir de l'hiver 2018-2019 se sont révélées insuffisantes pour mettre en évidence des liens avec les températures. L'échantillonnage n'était en effet plus adapté à l'effectif réduit de la population de géniteurs et les conditions météorologiques défavorables impactaient la régularité du suivi. De ce fait, le suivi par pêche aux filets a été remplacé par des méthodes alternatives testées depuis 2018 et qui ont fait leurs preuves : l'ADN environnemental (ADNe), les comptages visuels et la caméra acoustique. La caméra acoustique est un outil intéressant de par sa capacité à fournir des données sur une échelle temporelle plus fine et sur la taille des individus tout en minimisant les contraintes sur le terrain. La méthode retenue ici pour la comparaison inter-annuelle des années récentes est l'ADNe en raison d'une bonne résolution spatiale et de la possibilité de la poursuivre sur le long terme. La phénologie de la reproduction du corégone pour l'hiver 2022-2023 est plus tardive que celle de l'année précédente et probablement en lien avec des températures de l'eau plus élevées. Ce suivi met également en évidence que les proxies d'activité ou d'abondance obtenus sont plus élevés que l'année précédente, laissant supposer une hausse du nombre d'individus venant se reproduire sur le site étudié. En ce qui concerne la perche, la reproduction est suivie depuis 1984, à l'aide de frayères artificielles installées chaque année sur le même site de référence, à différentes profondeurs, et de début avril jusqu'à juin. Les variabilités inter-annuelles observées dans les dynamiques de frai étaient jusqu'à présent liées principalement aux fluctuations de la température de l'eau. Pour s'adapter au décalage en profondeur de la perche, une frayère supplémentaire a été disposée en 2023 à 20 m, et cette année l'essentiel des pontes se retrouvent à cette profondeur. Le suivi de la reproduction de la perche en 2023 a été comparé à celui de 2022. La reproduction est plus précoce malgré des températures moins élevées et la présence de perches de plus grande taille. Ainsi, des investigations supplémentaires vont être menées en 2024 pour mieux comprendre les raisons des changements observés.*

ABSTRACT

*As part of the development of climate change impact indicators in Lake Geneva, the reproductive phenologies of two fish species, whitefish (*Coregonus sp.*) and perch (*Perca fluviatilis*), are being monitored. Since 2016, whitefish reproduction has been monitored using benthic multi-mesh nets, but the data collected from winter 2018-2019 were insufficient to show a relationship with temperature. Sampling was no longer adapted to the reduced size of the spawning population and the weather conditions regularly impacted the regularity of monitoring. As a result, this gillnetting-fishing monitoring was replaced by alternative methods that has been tested since 2018 and have proved their worth: environmental DNA (eDNA), visual counting and acoustic camera. The acoustic camera is an interesting tool because of its ability to provide data on a finer time scale and on the length of individuals while minimizing constraints in the field. eDNA has been chosen here for the inter-annual comparison of recent years because of its good spatial resolution and the possibility of continuing it over the long term. The breeding phenology for the winter 2022-2023 is later than in the previous year, probably linked to higher water temperatures. The monitoring also highlights that the activities and abundance proxies obtained are higher than the previous year, suggesting an increase in the number of individuals coming to breed at the studied site. In the case of perch, reproduction has been monitored since 1984, using artificial spawning grounds installed each year at the same reference site, at different depths, and from early April to June. Until now, the inter-annual variability in spawning dynamics has been linked mainly to fluctuations in water temperature. In order to adapt to the perch's shift in depth, a spawning ground was set up at 20 m in 2023, and this year most spawning takes place at this depth. Monitoring of perch reproduction in 2023 was compared with that in 2022. Reproduction is earlier despite lower temperatures and the presence of larger perch. Further investigations will be carried out in 2024 to better understand the reasons for the observed changes.*

1. CONTEXTE ET OBJECTIF

Le changement climatique peut modifier la phénologie des organismes (Walther et al. 2002). Le régime thermique est en effet le principal facteur permettant le déclenchement du frai de nombreux poissons lacustres (Gillet 1989). Chez certaines populations de poissons du Léman, des modifications dans la phénologie de la reproduction ont déjà été observées, comme pour le gardon (*Rutilus rutilus*) et la perche (*Perca fluviatilis*) (Gillet and Dubois 1995, 2007 ; Gillet and Quéting 2006 ; Concastie et al. 2019). Le déclenchement du frai de la perche et du gardon a lieu au printemps et nécessite une hausse de la température de l'eau qui doit atteindre 10 °C. A l'inverse, l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) et le corégone (*Coregonus sp.*) fraient à la fin de l'automne et au début de l'hiver lorsque les températures de l'eau descendent en dessous d'une valeur seuil d'environ 8-7°C pour les deux espèces dans de nombreux lacs (Gillet 2001). L'augmentation des températures due au réchauffement climatique influence les événements saisonniers, notamment le déclenchement du frai, et pourrait influencer les valeurs seuils qui y sont associées. Avec le changement climatique, ces valeurs seuils décrites dans la littérature sont atteintes plus précocement pour les espèces « d'eau chaude » (perche et gardon), et plus tardivement pour les espèces « d'eau froide » (corégone et omble chevalier) (Desgué-Itier et al. 2023), modifiant ainsi les dates de frai pour ces espèces.

L'objectif est ici de réaliser un suivi sur le long terme de la phénologie du frai du corégone et de la perche afin d'obtenir un indicateur des conséquences du changement climatique. Plus précisément, il s'agit : 1- d'estimer la date du début/de la fin du frai, son apogée et de préciser le lien avec la température ; 2- de caractériser les géniteurs présents sur les sites de frai (taille).

Pour le corégone, les opérations tests consistant à capturer des géniteurs à l'aide de filets maillants, menées en 2015-2016, ont permis de confirmer la pertinence de l'étude et sa faisabilité. Au cours de la période 2016-2019, diverses adaptations de protocoles (type de filets, profondeur de pose) ont eu lieu afin d'augmenter les effectifs capturés et d'étudier plus finement la phénologie. Cependant, malgré les adaptations effectuées, les effectifs capturés sont restés faibles, en particulier depuis 2017-2018, en concordance avec la baisse constatée du stock de corégones et donc du nombre de géniteurs. Afin de pallier le faible effectif de poissons capturés, des méthodes alternatives et non-invasives ont été testées et mises en place depuis 2018 : comptage visuel, ADN environnemental (ADNe) et caméra acoustique. Ces méthodes complémentaires ayant montré leur efficacité, elles ont depuis l'hiver 2021-2022 totalement remplacé le suivi par pose de filets, et les résultats obtenus sont présentés dans ce rapport.

La phénologie de reproduction de la perche commune et la population de géniteurs sont suivies à l'aide de frayères artificielles mises en place chaque année à partir du mois d'avril devant le port de l'UMR CARTEL (INRAE – USMB). Ce dispositif est mis en place depuis 1984 et en suivant le protocole de Gillet et Dubois (2007). Des études antérieures ont montré que le nombre de rubans d'œufs déposés sur les frayères artificielles est un indicateur fiable du nombre de génitrices présentes dans la zone (Gillet et al. 2013). Ce dispositif a l'avantage d'attirer de nombreuses femelles et de faciliter l'observation d'un grand nombre de rubans d'œufs. En 2023, la collecte de données a pu s'effectuer dans de bonnes conditions. Les résultats sont comparés à l'année 2022.

2. MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. CORÉGONE

2.1.1. ADN environnemental (ADNe)

Le suivi ADNe de la reproduction du corégone dans le Léman a été mis en place depuis 2018 par INRAE, et suite aux résultats positifs obtenus, cette méthode a été retenue pour suivre la phénologie de reproduction du corégone. Cette méthode remplace les pêches scientifiques aux filets maillants qui étaient trop dépendantes des contraintes météorologiques et qui étaient plus invasives. L'ADNe est l'ADN libéré dans l'environnement par les organismes vivant dans un milieu, et cet ADN est extrait à partir d'une matrice environnementale, ici l'eau. Il s'agit donc d'une méthode non-invasive, qui permet d'identifier les organismes vivant dans, ou à proximité, du milieu étudié, et de quantifier l'intensité du signal ADN libéré en lien avec le nombre d'individus et/ou leur activité de reproduction (ex : relargage de gamètes). Une approche par PCR digitale (dPCR) appliquée à l'ADNe a été employée pour le suivi de la phénologie du corégone. Il s'agit d'une méthode pertinente pour estimer l'abondance de poissons (Capo et al. 2020) et qui s'est révélée efficace pour suivre la phénologie de la reproduction du corégone dans son milieu (Vautier et al. 2023).

Le suivi ADNe a été réalisé du 21 novembre 2022 au 31 janvier 2023. Les prélèvements et la filtration des échantillons d'ADNe ont été réalisés comme indiqué dans le protocole détaillé de Vautier et al. (2021) et présenté dans Vautier et al. 2023. Une fois par semaine, des échantillons d'eau de 200 mL ont été prélevés en sub-surface (10/20 cm sous la surface de l'eau) tout le long de la zone suivie depuis 2018 (Figure 1).

En tout, 20 sous-échantillons ont été prélevés à chaque sortie, pour un volume total de 4 L d'eau. Les flacons, les bouteilles d'eau et tout le matériel qui ont été amenés à être en contact avec l'eau prélevée ont été préalablement décontaminés au peroxyde d'hydrogène 10 % puis rincés trois fois à l'eau ultra-pure. Les prélèvements d'eau sont réalisés à heures fixes, le matin entre 10h et 12h, des tests ayant montré une variabilité temporelle importante du signal ADNe au cours de la journée (dégradation progressive du signal ADNe libéré durant la nuit au cours de la journée). Une fois collectée dans les bouteilles, l'eau est filtrée au travers de cartouches stériles (Sterivex de porosité 0.45 µm) dans les 2 h qui suivent le prélèvement. Les échantillons sont ensuite conservés dans du tampon de préservation (EDTA 40 mM, Tris-HCl (pH 8) 50 mM and sucrose 0.75 M), et stockés à -20°C.

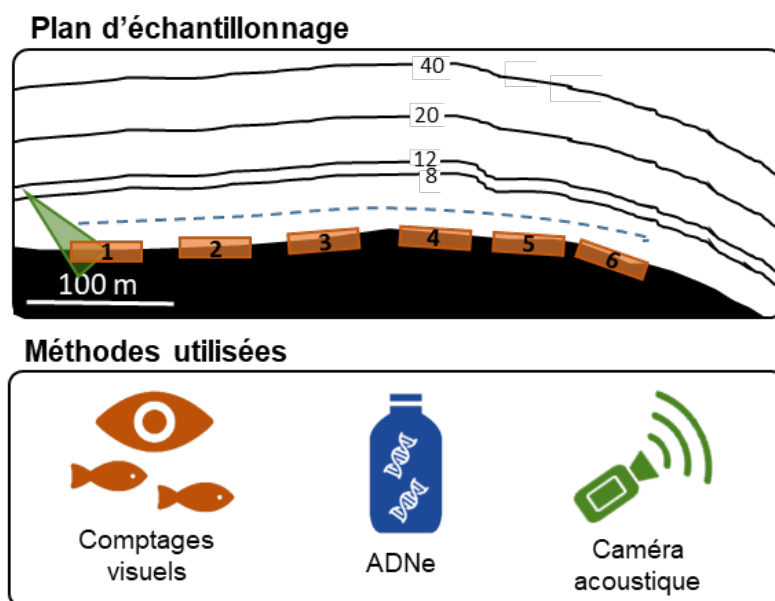


Figure 1. Plan d'échantillonnages pour le suivi de la reproduction du corégone. Rectangles oranges = transects de comptages visuels. Triangle vert = cône théorique de la caméra acoustique. L'eau pour l'ADNe est prélevée tout le long de la zone (20 x 200 mL = ligne bleue en pointillés représentant le transect)

Figure 1. Sampling plan for monitoring whitefish reproduction. Orange rectangle = visual counting transect. Green triangle = theoretical acoustic camera cone. Water for eDNA is sampled all along the area (20 times 200 mL)

Le suivi par ADNe a débuté en semaine 47 (21 novembre 2022) en même temps que les autres suivis, et a été arrêté en se basant sur les comptages par observation visuelle (voir ci-après la description de la méthodologie). L'ADN est extrait des cartouches congelées en suivant le protocole détaillé dans Vautier et al. (2023). Ce protocole utilise le kit d'extraction NucleoSpin® Soil (MACHEREYNAGEL) avec des adaptations spécifiques à l'utilisation des cartouches Sterivex. L'ADN est ensuite élué dans 30 µL de buffer SE préalablement chauffé à 55 °C, quantifié au Nanodrop (Thermo Scientific) et stocké à -20 °C. L'ADN a ensuite été analysé en PCR digitale (dPCR) en suivant le protocole décrit dans Vautier et al. (2023). Les amorces utilisées et ciblant le corégone sont celles décrites dans Hulley et al. (2019). Les dPCR sont réalisées avec le système Bio-Rad QX600 ddPCR (Bio-Rad, Temse, Belgium) avec 4 µL d'ADNe et un volume total de 20 µL. Les analyses ont été faites avec le logiciel Quantasoft de Bio-Rad version 1.7.4.0917. Les résultats sont exprimés en nombre de copies d'ADN par litre d'eau filtré.

2.1.2. Comptages visuels

Des comptages visuels ont également été effectués sur le même site d'étude afin d'obtenir un indicateur d'activité des corégonnes (Figure 1). Cet indicateur s'obtient en dénombrant les poissons identifiés comme étant des corégonnes par deux observateurs expert.e.s, depuis la rive au niveau du site d'étude (zone de frai). À noter que les comptages réalisés par les deux observateurs sont très similaires (Annexe II). Une moyenne des comptages a été réalisée afin d'obtenir un proxy d'activité. Ce suivi a été effectué entre le 24 novembre 2022 et le 3 février 2023 à raison d'une à deux sorties par semaine (deux fois quand l'activité était détectée comme la plus intense). Les poissons identifiés sont comptés depuis la rive du lac sur le même site d'étude, après le coucher du soleil (~19h00), et à l'aide d'une lampe torche (450 Lumens). Chaque transect (6 au total) est prospecté pendant 3 minutes en effectuant un réplica (comptage à l'aller et au retour) toujours par les mêmes expert.e.s.

Les répliques de comptage sont additionnés pour donner un proxy d'activité. Le risque de double comptage par transect aller ou retour n'est pas exclu, donc ce protocole permet d'obtenir un proxy d'activité et non d'abondance. Les poissons ne sont comptabilisés que lorsqu'ils sont formellement identifiés comme étant des corégones. Durant le suivi hivernal 2022-2023, 18 opérations de comptages visuels ont été réalisées ; un minimum de 1 jour et un maximum de 9 jours ont séparé deux dates de comptages consécutives. Les comptages visuels n'ont pas été systématiquement réalisés les mêmes jours que les prélèvements ADN. Les comptages visuels ont été arrêtés lorsque plus aucun corégone n'a été observé sur le site d'étude pendant 3 dates consécutives.

2.1.3. *Caméra acoustique*

La caméra acoustique est également une méthode non invasive de plus en plus utilisée pour le suivi des populations piscicoles et l'apport d'informations sur le comportement et la morphologie des individus (Martignac et al. 2015 ; Wei et al. 2022). Cette technologie s'appuie sur l'émission de sons à haute fréquence (de l'ordre du mégahertz, MHz). Composée de plusieurs faisceaux (nombre = 128), elle offre une résolution d'image proche d'une qualité vidéo (Belcher et al. 2001) en pénétrant l'eau sur de plus longues distances, même avec une turbidité élevée (Mueller et al. 2006). Pour l'observation de la phénologie du corégone sur le Léman, cette technologie a été utilisée (Figure 1) et le matériel employé se compose d'une caméra ARIS Explorer 3000 paramétrée à une fréquence de 1,8 MHz afin d'obtenir une zone d'échantillonnage représentant un cône dont la portée est de 16.3 m pour une largeur maximale de 8.3 m. En enlevant la zone proche de la caméra (range de 0 à 1,1 m) et une zone de détection limitée au-delà de 13 m, la surface échantillonnée est d'environ 42 m². Les fréquences de l'ordre du mégahertz sont considérées comme des hautes fréquences, n'ayant pas d'influence sur le comportement des poissons (Simmonds and MacLennan 2005). Le dispositif a été installé à l'extrémité nord du site de la piscine municipale de Thonon-les-Bains et est positionné en direction de la berge (zone propice à la reproduction du corégone) (Figure 1 et 2). Le dispositif est resté en place du 7 décembre 2022 au 19 janvier 2023.

Cette technologie génère une grande quantité de données. À raison d'1 To tous les 10 jours, l'enregistrement des fichiers a été fait sur disque dur SSD de 4 To avec un remplacement régulier. Concernant la stratégie d'acquisition des données, elle a été programmée pour un enregistrement en continu avec création d'un nouveau fichier toutes les 30 minutes pour assurer une protection des données et faciliter la gestion post-traitement.

Le pré-traitement des données a été effectué à l'aide du logiciel ARISFish (ver. 2.6.2 ; Sound Metrics Corp.). L'arrière-plan sur les enregistrements, composé de substrat d'objets statiques ou mobiles renvoyant un écho d'intensité inférieure à 22 cm² (Cluster Sizes, Min) a été supprimé à partir de l'algorithme adaptatif « Contiguous Samples Over Threshold » (CSOT) (Sound Metrics, 2019). Ce seuil prend en compte l'énergie minimale renvoyée par l'espèce cible (corégone). Ainsi cet algorithme permet de réduire la taille des fichiers sources en supprimant un maximum de données sans activité tout en gardant les séquences avec des corégones. Le volume de données est ainsi réduit afin d'optimiser la suite des analyses.

Après avoir effectué le pré-traitement, le logiciel Sonar5-pro (ver. 608.32 ; Balk et Lindem, 2021) a été utilisé pour détecter automatiquement les cibles individuelles et extraire les informations (Martignac et al. 2021). En post-traitement, seuls les individus présentant les caractéristiques morphométriques similaires à celles des corégones en période de reproduction ont été sélectionnés, soit des individus de plus de 0.20 m et de moins de 0.60 m (Rogissart et al. 2023). De plus, les données sur les deux premiers mètres et les zones contenant des échos de macrophytes et/ou des cibles de nature visiblement différente (brochet, oiseau, plongeur) ont été aussi exclues des analyses. L'indicateur obtenu est un indicateur d'activité en nombre de détections (« track », c'est-à-dire une série d'échos de la même cible représentant ainsi un corégone) par pas de temps journalier.

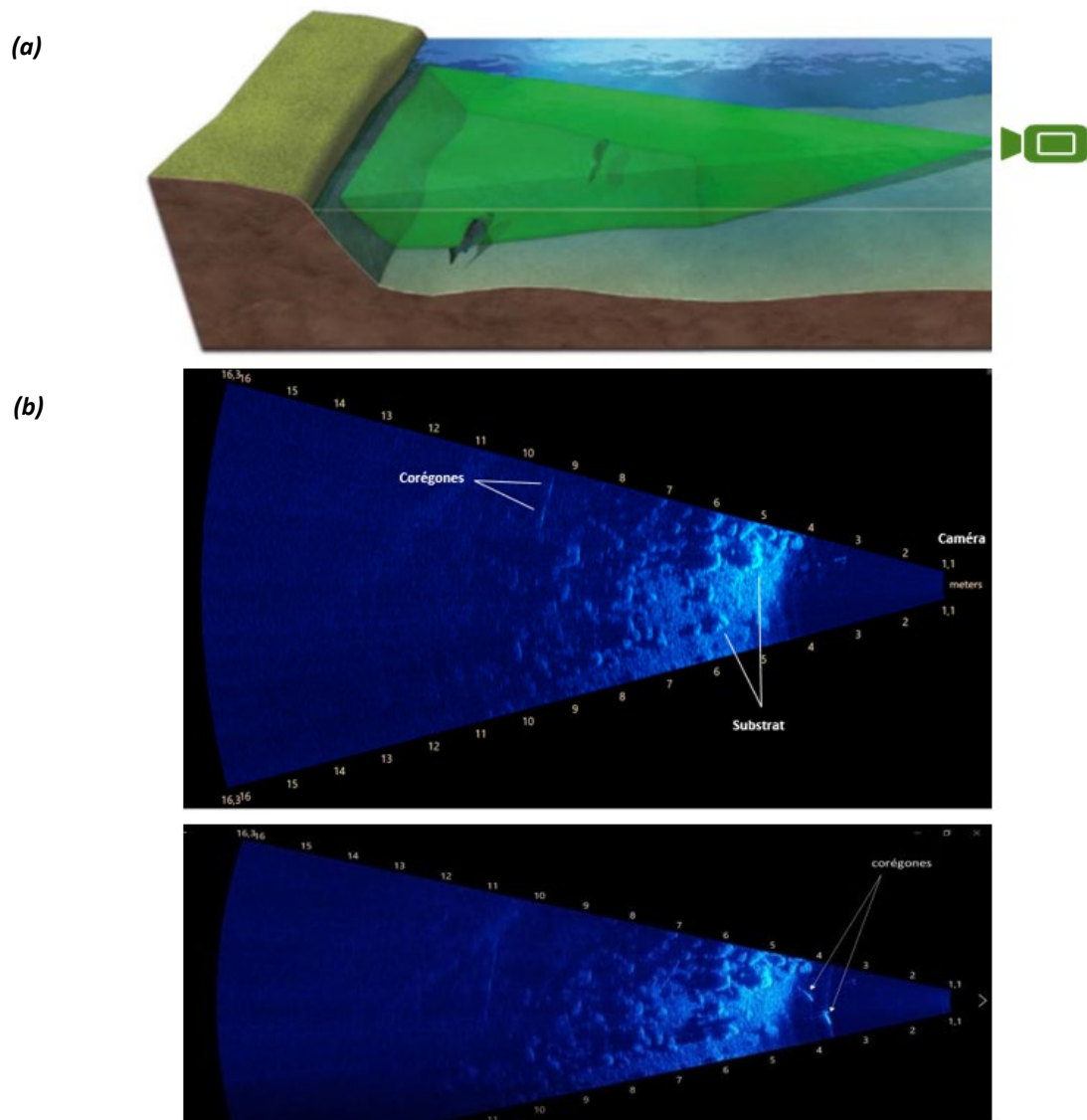


Figure 2. (a) vue 3D d'une installation type et (b) du cône de détection avec la transcription de l'image acoustique sous ARISFish ; vidéo : https://www6.lyon-grenoble.inrae.fr/carrtel_fre/La-communication/Videos/Suivi-de-la-phenologie-du-coregone-Coregonus-lavaretus-sur-le-Leman-avec-la-camera-acoustique-ARIS

Figure 2. (a) 3D view of a typical installation and (b) the detection cone with the transcription of the acoustic image in ARISFish; movie: https://www6.lyon-grenoble.inrae.fr/carrtel_fre/La-communication/Videos/Suivi-de-la-phenologie-du-coregone-Coregonus-lavaretus-sur-le-Leman-avec-la-camera-acoustique-ARIS

2.1.4. Proxies d'abondance ou d'activités Et donnees de temperatures

Pour les trois méthodes présentées dans ce rapport, la détermination du proxy d'abondance ou d'activité et la fréquence d'acquisition des données sont présentées dans le tableau 1. Les températures moyennes journalières sont enregistrées avec des capteurs (type Tinytag ; TG-4100) positionnés à 1 m de profondeur au niveau de la caméra acoustique.

Tableau 1. Proxies d'abondance ou d'activités utilisés dans le rapport et fréquences d'acquisition des données pour les différentes méthodes

Table 1. Abundance or activity proxies used in the present report and frequencies of data acquisition for the different methods

Méthodes	Proxy d'abondance ou d'activité	Fréquence d'acquisition des données
ADNe	Concentration d'ADN environnemental (copies·L ⁻¹)	1 fois par semaine
Comptages visuels	Nombre d'individus identifiés comptés	1 à deux fois par semaine
Caméra acoustique	Nombre de détections (échos) par pas de temps journalier	En continu puis transformé en pas de temps journalier ou horaire

2.2. PERCHE

Afin de pouvoir suivre la phénologie de reproduction de la perche, des frayères artificielles sont mises en place chaque année en avril devant le port de l'UMR CARRTEL - INRAE, depuis 1984, suivant le protocole de Gillet et Dubois (2007) (Figure 3). Ces frayères sont constituées d'un cadre en PVC de 1 m de hauteur et 2 m de largeur, qui maintient un grillage dans lequel sont entrelacées des branches d'if commun (*Taxus baccata*). Les frayères sont stabilisées en position verticale par l'intermédiaire de flotteurs positionnés sur le haut et de poids sur le bas. À partir des années 1990, les frayères sont installées à 4 m, 8 m et 12 m de profondeur, où les perches ont l'habitude de se reproduire (Gillet and Dubois 1995). En 2023, une frayère à 20 m a été mise en place pour s'adapter aux changements de profondeurs observés (Concastie et al., 2019). Une ligne avec des capteurs de température (type Tinytag ; TG-4100) est mise en place dans la zone des frayères pour enregistrer les températures à 4 m, 8 m et 12 m de profondeur. Les frayères sont relevées deux fois par semaine pour compter et mesurer les rubans d'œufs à chaque profondeur avant de les remettre à l'eau. Chaque femelle pond des œufs sous forme d'un ruban unique (Thorpe 1977) dont la longueur et la largeur sont proportionnelles à sa taille (Gillet et al. 1995 ; Dubois et al. 1996). La profondeur de la frayère est vérifiée avant et après chaque relève à l'aide d'un sondeur à main Plastimo ECHOTEST II.

Pour les deux espèces, le début et la fin du frai sont estimés lorsque les seuils de 5 % et 95 % des effectifs observés cumulés (géniteurs ou rubans d'œufs) sont atteints.

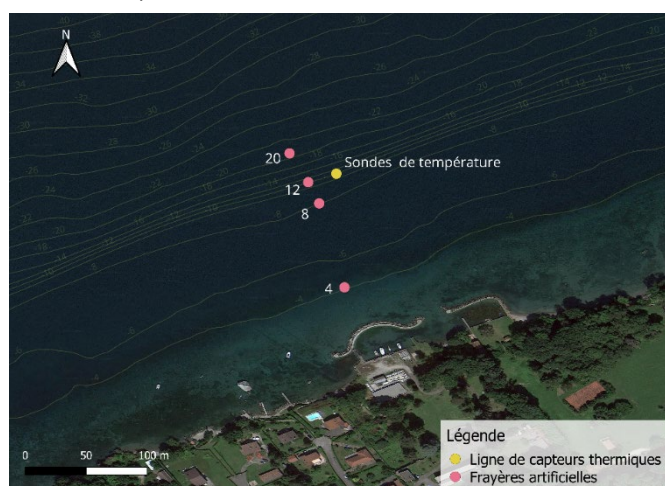


Figure 3. Disposition théorique des frayères artificielles (rose) à différentes profondeurs (-4, -8, -12 et -20 m) et de la ligne de capteurs thermiques (jaune) à proximité du port de l'UMR CARRTEL (INRAE-USMB)

Figure 3. Theoretical layout of artificial spawning grounds (pink) at different depths (-4, -8, -12 and 20 m) and lines of thermal sensors (yellow) near the port of UMR CARRTEL (INRAE-USMB)

3. RÉSULTATS

3.1. CORÉGONE

3.1.1. Hiver 2022 - 2023

Les échantillonnages et observations ont tous pu être réalisés au moins une fois par semaine. Les variations des proxies d'abondance et d'activités sont présentés dans le tableau 2 pour le suivi 2022-2023 et pour l'année précédente. Pour l'ensemble des proxies analysés sur l'ensemble de la saison de reproduction, on note une augmentation des valeurs d'indices d'abondance et d'activité pour l'hiver 2022-2023 en comparaison à l'hiver 2021-2022. Cette hausse d'abondance pourrait indiquer une hausse du nombre de géniteurs présents dans la zone échantillonnée.

Tableau 2. Proxies d'abondance ou d'activité pour les méthodes qui encadrent toute la période de reproduction pour les deux dernières années. Pour la caméra acoustique les données ont été ré-analysées avec la même méthode (analyse automatique) afin de rendre les données comparables.

Table 2. Abundance or activity proxies for methods that that cover the entire breeding period for the past two years. For the acoustic camera, the data was re-analyzed with the same method (automatic analysis) in order to use comparable data.

Méthodes	Proxy d'abondance ou d'activité 2021-2022	Proxy d'abondance ou d'activité 2022-2023
ADNe	5723 copies·L ⁻¹ d'eau filtrée sur 10 dates	43450 copies·L ⁻¹ d'eau filtrée sur 11 dates
Comptages visuels	185 corégones comptés sur 16 dates de comptages (soit 7 individus·jour ⁻¹)	541 corégones comptés sur 18 dates de comptage (soit 30 individus·jour ⁻¹)
Caméra acoustique	1985 échos sur 42 jours d'acquisition (soit 47 échos·jour ⁻¹)	14 994 échos sur 43 jours d'acquisition (soit 349 échos·jour ⁻¹)

Les résultats obtenus pour 2022-2023 par les différentes méthodes sont présentés en Annexe 3. Pour plus d'informations sur les comparaisons entre l'ADNe et les comptages, consulter Vautier et al., 2023.

Les deux méthodes les plus concordantes en termes de début, d'apogée et de fin de reproduction sont l'ADNe et les comptages visuels (Figure 4). Étant donné qu'elles ont été validées par les pêches scientifiques aux filets (Vautier et al., 2023), nous avons choisi de présenter les résultats annuels en utilisant ces deux méthodes.

Au cours de l'hiver 2022-2023, une augmentation des proxies d'abondance ou d'activité ADNe et de comptages visuels a été observée entre le 13 et le 19 décembre (semaine 50). L'apogée est atteinte la première semaine de janvier par les deux méthodes (le 5 janvier avec l'ADNe et le 1^{er} janvier avec les comptages visuels). Puis une diminution d'activité et d'abondance s'observe en semaine 2 pour devenir nulle en semaine 3.

Le choix pour la comparaison inter-annuelle s'est porté sur le suivi effectué par les campagnes ADNe car cette méthode 1) offre une bonne représentation en terme de contraintes spatiales, 2) est un dispositif validé pour les suivis de phénologie (Vautier et al. 2023), 3) est un dispositif qui génère moins de contraintes que les comptages visuels et pourra être plus facilement perpétué dans le temps. La caméra est un outil intéressant car elle permet d'obtenir des données journalières sur l'activité de reproduction et sur la taille des individus. Les données obtenues pour les deux hivers de suivi avec la caméra sont comparées en Annexe IV.

En 2022-2023, la reproduction avait débuté entre le 12 et le 19 décembre (date des 5 %), alors que l'année précédente la reproduction avait débuté entre le 29 novembre et le 5 décembre, soit une semaine plus tôt. La date correspondant à 50 % des effectifs se situe entre le 27 décembre et le 5 janvier en 2022-2023 alors qu'elle était le 20 décembre en 2021-2022, soit également plus d'une semaine plus tôt. La date de fin (95 %) se situe entre le 5 et le 11 janvier en 2022-2023 et proche du 2 janvier en 2021-2022 (% observé à cette date : 93 %). La caméra acoustique montre également un décalage entre les deux années (Annexe IV).

En 2022-2023, le frai débute lorsque la température mesurée est proche de 9.5 °C, alors qu'elle débutait à une température proche de 9 °C en 2021-2022. La date des 50 % est atteinte pour une température de 9.3 °C en 2022-2023, contre 8.2°C en 2021-2022. La reproduction est plus tardive en 2022-2023 en lien avec un mois de décembre plus doux (Tran Khac et al., 2023), et une chute des températures plus tardive. Lorsque la reproduction a lieu avec des températures chaudes en zone littorale la survie au moment du développement embryonnaire est probablement impactée (Stewart et al. 2021, Stewart et al. 2024).

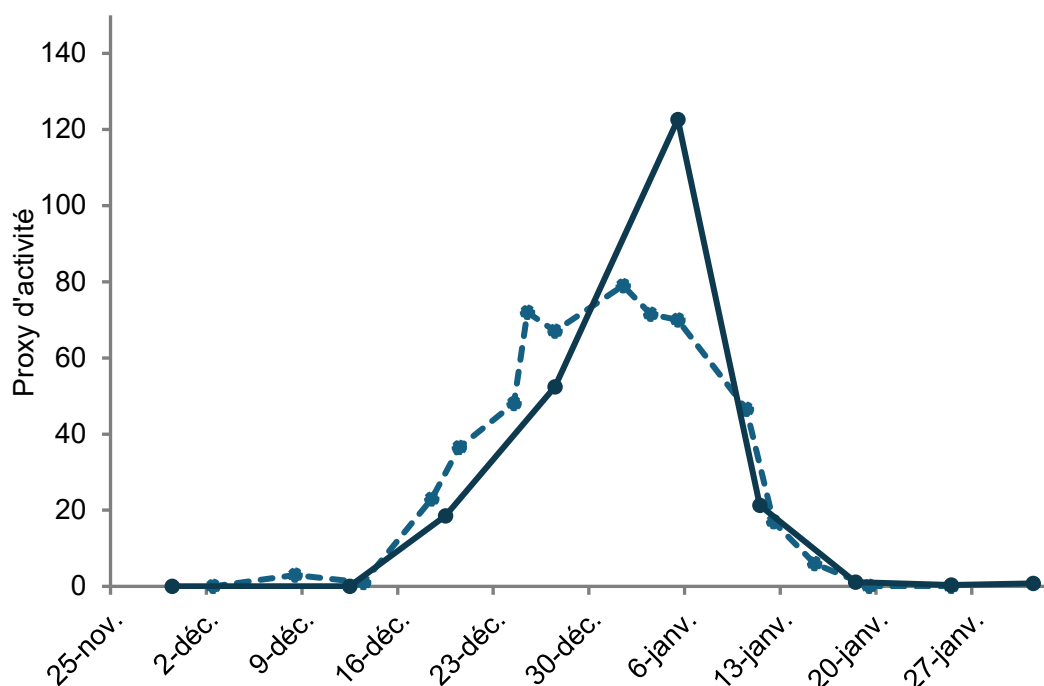


Figure 4. Proxies d'activité obtenus pour l'ADNe (courbe bleu foncé) et les comptages visuels (courbe bleu pointillée) pour la saison de reproduction 2022-2023.

Figure 4. Activity proxies obtained by eDNA (solid dark blue line) and visual counting (dotted blue line) for the 2022-2023 breeding season.

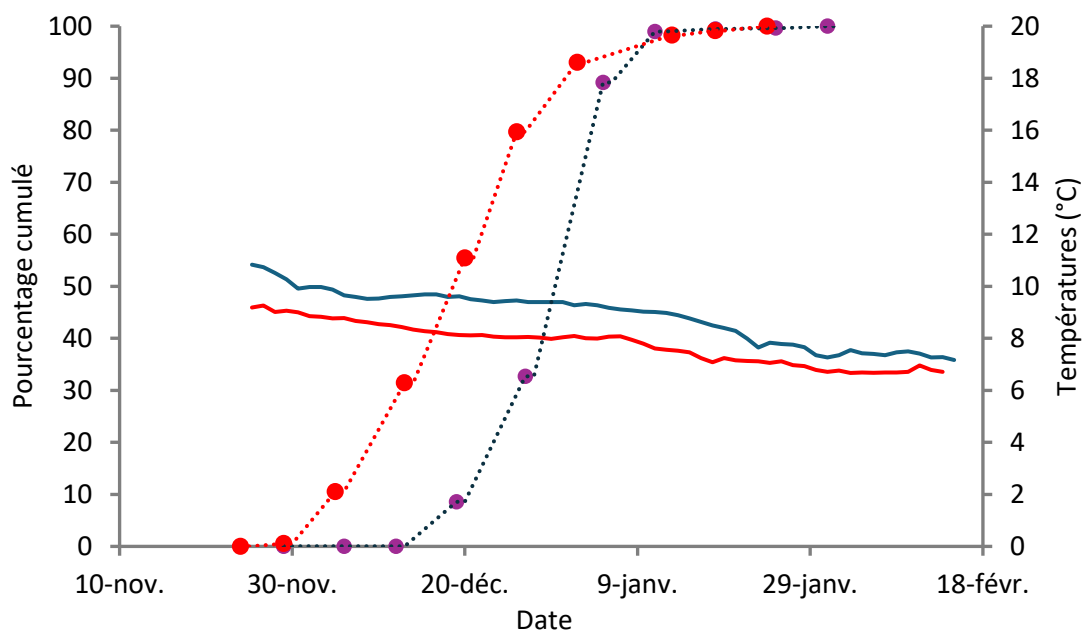


Figure 5. Effectifs cumulés, exprimés en pourcentage, calculés à partir de l'ADNe en nombre de copies/ L d'eau pour les hivers 2021-2022 (courbe pointillée rouge) et 2022-2023 (courbe pointillée bleue). Données de températures moyennes journalières mesurées à proximité du site (au niveau de la caméra acoustique, à la piscine, à 1m de profondeur, rouge 2021-2022 ; bleu : 2022-2023)

Figure 5. Cumulative numbers, expressed in percentage, obtained from eDNA sampling for the winters of 2021-2022 (dotted red line) and 2022-2023 (dotted blue line). Daily average temperature data measured next to the sampling site (red 2021-2022; blue: 2022-2023)

3.2. PERCHE

Les données de 2023 ont été comparées à celles de 2022 (Figure 6). En 2023, 18 relèves de frayères ont pu être effectuées avec 150 rubans récoltés au total. Le nombre de rubans est environ 5 fois moins important qu'en 2022 (792 rubans avaient été récoltés). Le nombre de rubans est en lien avec le nombre de génitrices présentes dans la zone (Gillet et al. 2013). La baisse du nombre de rubans indique donc une baisse du nombre de génitrices dans la zone.

Au cours du temps on constate une raréfaction de la dépose des rubans à 4 m au profit des frayères à 8 et 12 m, en particulier depuis 2015 (Annexe V, Goulon et al. 2022). Ainsi en 2023, une frayère supplémentaire à 20 m de profondeur a été mise en place et c'est à cette profondeur que la dépose de rubans a été la plus importante. En 2022 la frayère à 20 m n'avait pas encore été mise en place et les profondeurs préférentielles étaient à 8 m et 12 m. En 2023, on note une absence de ruban déposé à 4 m contre 2 rubans en 2022 soit moins de 0.01 % du total.

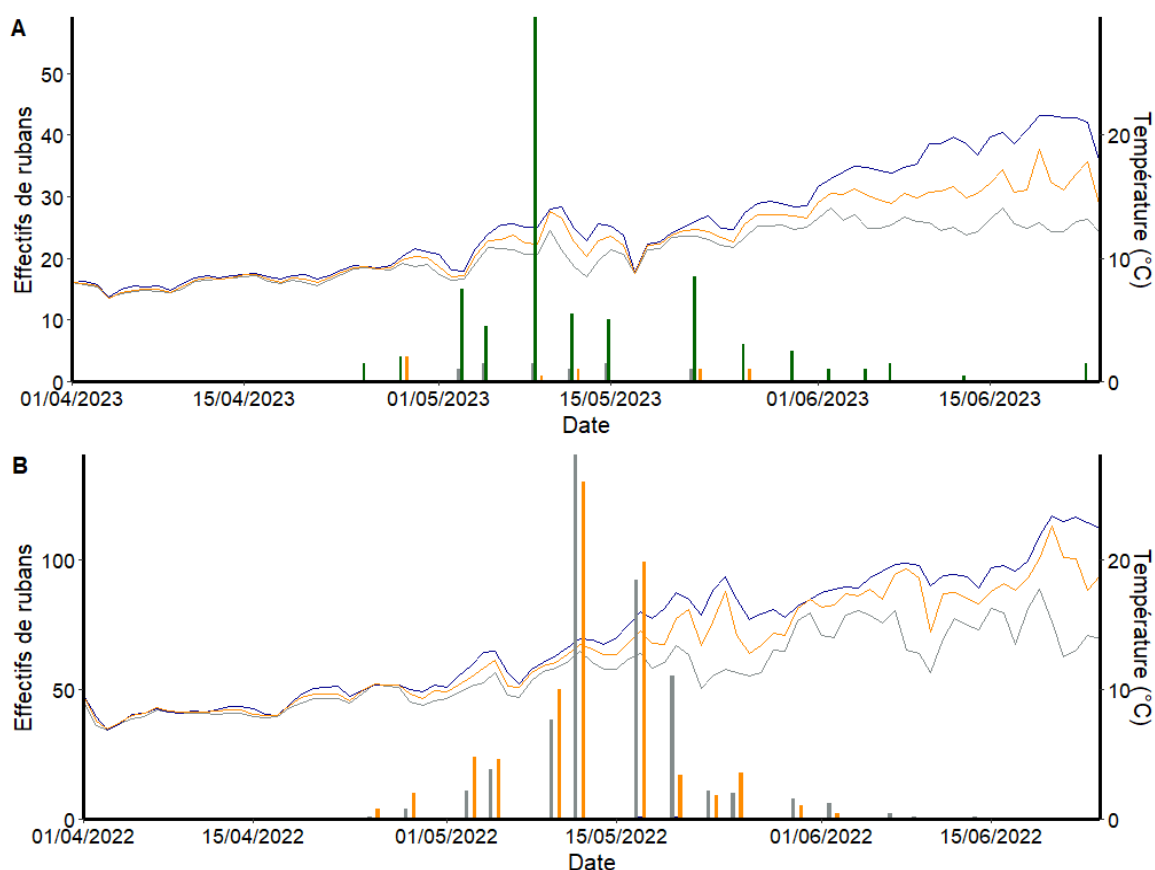


Figure 6. Nombre de rubans de perches récoltés en A) 2023 et en B) 2022 par frayère à -4 m (bleu), -8 m (orange), -12 m (gris) et 20 m (vert, uniquement en 2023). Les courbes représentent les températures relevées à -4 m (en bleu), à -8 m (en orange) et à -12 m (en gris) de profondeur.

Figure 6. Number of perch ribbons harvested in A) 2022 and B) 2021 per spawning ground at -4 m (blue), -8 m (orange), 12 m (grey) and 20 m (only in 2023). The curves represent the temperatures recorded at -4 m (in blue), at -8 m (in orange) and at -12 m (in grey) in depth.

En 2023, le frai débute fin avril contre fin avril-début mai en 2022 pour des températures proches de 10°C (Figure 7). La date d'apogée est légèrement plus précoce en 2023 en comparaison avec 2022 (9 mai en 2023 contre 12 mai en 2022) (Figure 6). La date des 50 % se situe entre le 5 et 9 mai en 2023, alors qu'elle correspondait à la date du 11 mai en 2022. La date des 95 % est cependant plus tardive en 2023 qu'en 2022 (entre le 30 mai et le 2 juin en 2023 contre une date se situant entre le 25 mai et le 30 mai en 2022).

En 2023, comme en 2022, les températures ont augmenté fin avril expliquant des dates proches au début de la reproduction. Jusqu'au 13 mai, les températures sont en moyenne plus faibles en 2023, ce qui aurait dû ralentir la cinétique de frai en comparaison avec 2022, or la date des 50% est atteinte plus précocement en 2023. Après le 13 mai, un phénomène venteux important a été observé, ce qui a empêché les températures d'augmenter et explique sans doute un ralentissement de la dynamique en fin de reproduction.

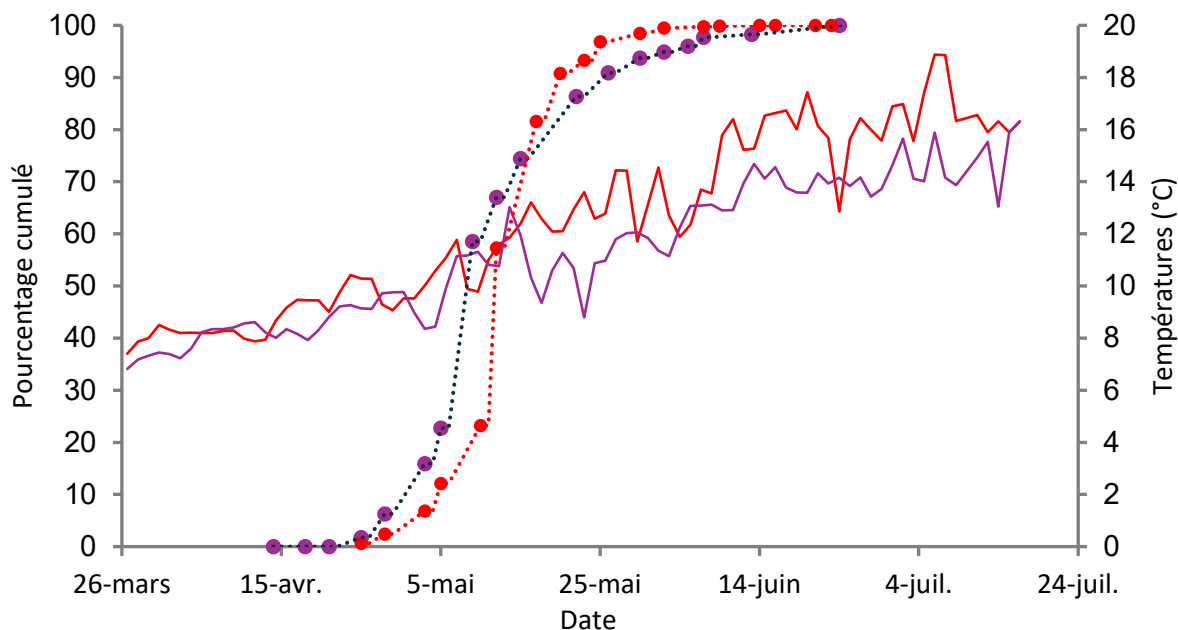


Figure 7. Comparaison des températures moyennes (à -8 et -12 m de profondeur), entre 2023 (bleu) et 2022 (rouge), dynamique de frai pour l'année 2023 (bleu) et 2022 (rouge) et en effectifs cumulés de rubans, exprimés en pourcentage, récoltés sur les frayères artificielles à toutes profondeurs confondues (-4, -8, -12 et -20 m)

Figure 7. Comparison of average temperatures (at -8 and -12 m depth), between 2023 (blue) and 2022 (red), spawning dynamics for the year 2023 (blue) and 2022 (red) in cumulative numbers of ribbons, expressed in percentage, collected on artificial spawning grounds at all depths (-4, -8, -12, -20 m)

La structure en taille exerce également une influence sur la dynamique de la reproduction. Les perches de plus petites tailles ont tendance à frayer de façon plus précoce que celles de plus grandes tailles. Cette caractéristique, combinée aux fluctuations des classes de taille, expliquerait en grande partie des variations annuelles de la date de la période de frai de la perche (Gillet et Dubois 2007). Les tailles des rubans obtenus dans le cadre du suivi de la reproduction de la perche ont pu être comparées entre 2022 et 2023 (Figure 8). En 2023, la taille des rubans est significativement plus élevée qu'en 2022 avec une valeur médiane à 35 mm contre 25 mm en 2022. Cette différence de taille se retrouve également dans la première partie de la saison (jusqu'au 12 mai). La présence de perches de plus grande taille aurait dû induire une reproduction plus tardive en 2023 par rapport à 2022, or l'inverse est constaté.

Ainsi en 2023, une dynamique particulière s'observe avec une dominance de rubans à 20 m et une structure en taille qui n'explique pas les différences de dynamiques observées entre les deux années comme cela a pu être le cas les années précédentes. Depuis 2004, une baisse constante du nombre de rubans à 4 m s'observe au profit de rubans déposés à 8 et 12 m (Concastie et al. 2019). Les pêcheurs constatent actuellement des rubans déposés sur les nasses jusqu'à 30 m de profondeur (Michaël Dumaz com. pers). L'hypothèse de la hausse de transparence a été formulée pouvant induire une hausse de la prolifération d'algues filamenteuses et champignons colmatant ou dégradant les frayères (Christian Gillet com. pers.) et augmentant la vulnérabilité des perches et des rubans vis-à-vis des prédateurs (Rautureau et al. 2024). Une tentative de reconstruction des données de transparence a été faite à l'aide de données satellites, mais les algorithmes ne sont pas encore optimisés (les données obtenues par les satellites et les données mesurées en SHL2 diffèrent) (Rautureau et al. 2024). On peut également noter qu'en 2023 le nombre maximal de rubans a été déposé à 8 m lorsque la transparence mesurée à l'aide du disque de Secchi avait diminué (6 m).

Le suivi a été mis en place en 1986 avec une unique frayère à 4 m puis à partir de 1989 des frayères à 8 et 12 m avaient été installées. Un effet d'attraction semblait peu probable puisque pour les quatre années suivant l'installation le nombre de rubans récoltés à 4 m était toujours dominant par rapport aux autres profondeurs et en moyenne 3.5 fois plus important que les années précédentes à 4 m. Depuis que le lac est en cours de ré-oligotrophisation, la taille de la population de perche est moins importante (Dubois et al., 2008) et les individus pourraient être plus sélectifs vis-à-vis du substrat de reproduction. Nous ne pouvons donc pas exclure un effet d'attraction de la frayère à 12 m et 8 m vers la nouvelle frayère à 20 m.

En 2023 la reproduction de la perche est plus précoce que l'année précédente tandis que le mois d'avril est plus frais (le mois de mai est dans la moyenne, Annexe V) et les perches sont de tailles plus importantes ce qui est contraire aux observations précédentes. En 2024, des investigations supplémentaires seront lancées avec un éloignement de la frayère disposée à 20 m pour s'affranchir en partie de l'effet d'attraction. Pour les frayères à 4 et 8 m, les branchages seront renouvelés régulièrement pour pallier aux problèmes possibles de colmatage et de dégradation. Enfin, des observations seront réalisées avec un ROV (Remotely Operated Vehicle) afin de visualiser les profondeurs de dépose des rubans sur les substrats naturels. Nous pouvons cependant faire un constat : la perche se reproduit aujourd'hui dans le Léman à plus de 20 m et cela est sans doute possible en raison d'une température favorable. En effet, en dessous de 10 °C une mortalité des larves est observée (Saat and Veersalu 1996) et la perche sélectionne des eaux chaudes pour assurer la survie de la descendance (Snickars et al. 2010). En 2024, le suivi thermique se fera également à 20 m.

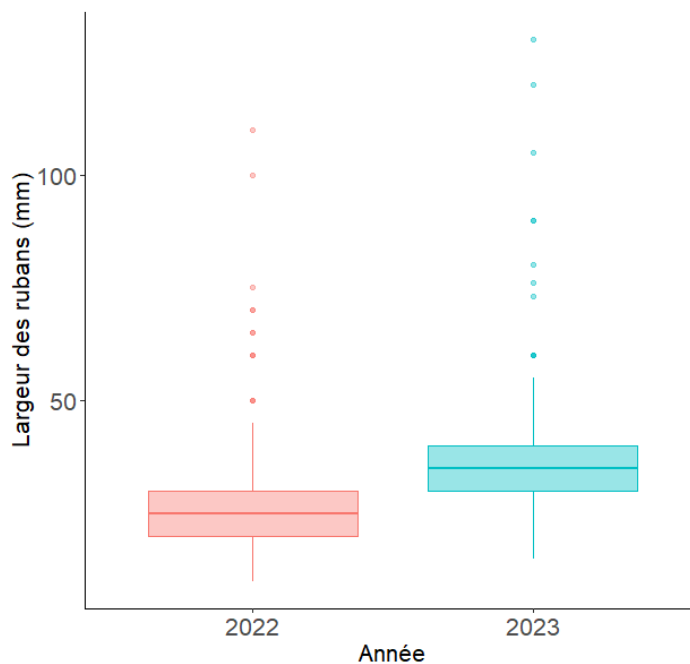


Figure 8. Répartition en largeur des rubans collectés en 2022 (rose) et en 2023 (bleu).

Figure 8. Distribution in width of the ribbons collected in 2022 (pink) and in 2023 (blue).

4. CONCLUSION

Concernant le suivi de la reproduction du corégone, en raison d'une bonne définition spatiale et de bons résultats d'inter-calibration avec la méthode de pêche aux filets et les comptages visuels (voir Vautier et al. 2023), les données obtenues par la méthode ADNe en 2022-2023 ont été comparées avec celles obtenues l'année précédente. Le suivi par ADNe met en évidence une dynamique plus tardive de reproduction en 2022-2023 par rapport à l'année précédente, et probablement en lien avec les températures de l'eau plus élevées mesurées en automne/décembre. Les méthodes ont aujourd'hui été fixées, mais des développements sont toujours en cours avec la caméra acoustique afin de pouvoir intégrer la structure en taille qui pourrait expliquer des différences certaines années dans les dynamiques de reproduction observées. Pour l'hiver 2022-2023, tous les proxies d'activités obtenus sont plus élevés que l'année précédente (entre 2.5 et 7.5 fois), indiquant une hausse du nombre d'individus venant se reproduire sur le site de Ripaille.

Pour la perche, la comparaison du frai de 2023 a pu être effectuée avec l'année 2022. En 2023, le début et la date des 50 % est plus précoce que l'année précédente, et cette année la dépose des rubans est très majoritaire à 20 m. La dynamique particulière ne montre pas de lien évident avec la température, mais le changement de profondeur sur le long terme pourrait en partie s'expliquer par la hausse des températures du lac et la ré-oligotrophisation, induisant un changement dans la transparence. En 2024, des explorations supplémentaires par robot sous-marin télécommandé (ROV), seront entreprises pour confirmer l'éventuel changement de comportement de la reproduction de la perche dans le Léman, notamment une ponte à des profondeurs plus importantes.

BIBLIOGRAPHIE

- Belcher, E., B. Matsuyama, and G. Trimble. 2001. Object identification with acoustic lenses. MTS/IEEE Oceans 2001. An Ocean Odyssey. Conference Proceedings (IEEE Cat. No.01CH37295). Proceedings of the Oceans 2001. An Ocean Odyssey. Marine Technol. Soc. 6–11.
- Capo, E., G. Spong, S. Koizumi, I. Puts, F. Olajos, H. Königsson, J. Karlsson, and P. Byström. 2020. Droplet digital PCR applied to environmental DNA, a promising method to estimate fish population abundance from humic-rich aquatic ecosystems. *Environmental DNA* 3: 343–352. doi:10.1002/edn3.115
- Concastie, G., J. Guillard, and C. Goulon. 2019. Etude de la dynamique de la population et de la phénologie de la reproduction de la perche (*Perca fluviatilis*) dans le Léman. suivi halieutique Convention Cantons VD, VS, GE, OFEV.
- Desgué-Itier, O., L. Melo Vieira Soares, O. Anneville, and others. 2023. Past and future climate change effects on the thermal regime and oxygen solubility of four peri-alpine lakes. *Hydrology and Earth System Sciences* 27: 837–859. doi:10.5194/hess-27-837-2023
- Dubois, J.-P., C. Gillet, S. Bonnet, and Y. Chevalier-Weber. 1996. Correlation between the size of mature female perch (*Perca fluviatilis* L.) and the width of their egg strands in Lake Geneva. *Annales Zoologici Fennici* 33: 417–420.
- Gillet, C. 1989. Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres. *Hydroécol. Appl.* 1: 117–143. doi:10.1051/hydro:1989006
- Gillet, C. 2001. Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres, p. 241–282. In *Gestion piscicole des grands plans d'eau*.
- Gillet, C., and J. P. Dubois. 1995. A survey of the spawning of perch (*Perca fluviatilis*), pike (*Esox lucius*), and roach (*Rutilus rutilus*), using artificial spawning substrates in lakes. *Hydrobiologia* 300–301: 409–415. doi:10.1007/BF00024482
- Gillet, C., and J. P. Dubois. 2007. Effect of water temperature and size of females on the timing of spawning of perch *Perca fluviatilis* L. in Lake Geneva from 1984 to 2003. *Journal of Fish Biology* 70: 1001–1014. doi:10.1111/j.1095-8649.2007.01359.x
- Gillet, C., J. P. Dubois, and S. Bonnet. 1995. Influence of temperature and size of females on the timing of spawning of perch, *Perca fluviatilis*, in Lake Geneva from 1984 to 1993. *Environ Biol Fish* 42: 355–363. doi:10.1007/BF00001465
- Gillet, C., C. Lang, and J. P. Dubois. 2013. Fluctuations of perch populations in Lake Geneva from 1984 to 2011 estimated from the number and size of egg strands collected in two locations exposed to different fishing practices. *Fish Manag Ecol* 20: 484–493. doi:10.1111/fme.12037
- Gillet, C., and P. Quéting. 2006. Effect of temperature changes on the reproductive cycle of roach in Lake Geneva from 1983 to 2001. *Journal of Fish Biology* 69: 518–534. doi:10.1111/j.1095-8649.2006.01123.x
- Goulon, C., G. Concastie, F. Keck, C. Gillet, L. Espinat, and J. Guillard. 2022. Shifting perch reproduction phenology in response to climate change.
- Martignac, F., A. Daroux, J.-L. Bagliniere, D. Ombredane, and J. Guillard. 2015. The use of acoustic cameras in shallow waters: new hydroacoustic tools for monitoring migratory fish population. A review of DIDSON technology. *Fish and Fisheries* 16: 486–510. doi:https://doi.org/10.1111/faf.12071
- Mueller, R. P., R. S. Brown, H. Hop, and L. Moulton. 2006. Video and acoustic camera techniques for studying fish under ice: a review and comparison. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*.
- Rautureau, C., C. Goulon, T. Tormos, and J. Guillard. 2024. Analyse de l'évolution du changement de comportement des perches en lien avec les paramètres environnementaux. Rapport OFB Pôle ECLA.
- Rogissart, H., C. Rautureau, F. Cattaneo, C. Goulon, F. Martignac, and J. Guillard. 2023. Phénologie de la reproduction du corégone (*Coregonus* sp.) à l'aide d'une caméra acoustique. Rapport ECLA.
- Saat, T., and A. Veersalu. 1996. The rate of early development in perch *Perca fluviatilis* L. and ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) at different temperatures. *Annales Zoologici Fennici* 33: 693–698.
- Simmonds, J., and D. N. MacLennan. 2005. *Fisheries acoustics: theory and practice*, Blackwell, Oxford, UK.
- Snickars, M., G. Sundblad, A. Sandström, L. Ljunggren, U. Bergström, G. Johansson, and J. Mattila. 2010. Habitat selectivity of substrate-spawning fish: modelling requirements for the Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 398: 235–243. doi:10.3354/meps08313
- Stewart, T. R., Brun, C., Goulon, C., Baer, J., Karjalainen, J., Guillard, J., & Lasne, E. (2024). Response of European whitefish embryos to thermal conditions diverges between peri-alpine populations. *International Journal of Limnology*, 60, 19.
- Stewart, T. R., Mäkinen, M., Goulon, C., Guillard, J., Marjomäki, T. J., Lasne, E.,... & Stockwell, J. D. (2021). Influence of warming temperatures on coregonine embryogenesis within and among species. *Hydrobiologia*, 848(18), 4363–4385.

- Thorpe, J. 1977. Synopsis of biological data on the perch *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 and *Perca flavescens* Mitchill, 1814, Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Vautier, M., et al., 2021, Fish eDNA: water sampling and filtration through Sterivex filter unit, protocols.io. [dx.doi.org/10.17504/protocols.io.br5rm856](https://doi.org/10.17504/protocols.io.br5rm856).
- Tran Khac V., P.Quétin P., and O.Anneville. 2023. Evolution physico-chimique des eaux du Léman et données météorologiques. Rapport de la Commission internationale pour la protection des eaux du Léman, Campagne 2022. 41 p.
- Vautier, M., C. Chardon, C. Goulon, J. Guillard, and I. Domaizon. 2023. A quantitative eDNA-based approach to monitor fish spawning in lakes: Application to European perch and whitefish. *Fisheries Research* 264: 106708. [doi:10.1016/j.fishres.2023.106708](https://doi.org/10.1016/j.fishres.2023.106708)
- Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, and others. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395. [doi:10.1038/416389a](https://doi.org/10.1038/416389a)
- Wei, Y., Y. Duan, and D. An. 2022. Monitoring fish using imaging sonar: Capacity, challenges and future perspective. *Fish and Fisheries* 23: 1347–1370. [doi:10.1111/faf.12693](https://doi.org/10.1111/faf.12693)

ANNEXE 1. MÉTHODES DE SUIVIS DE LA REPRODUCTION DU CORÉGONE

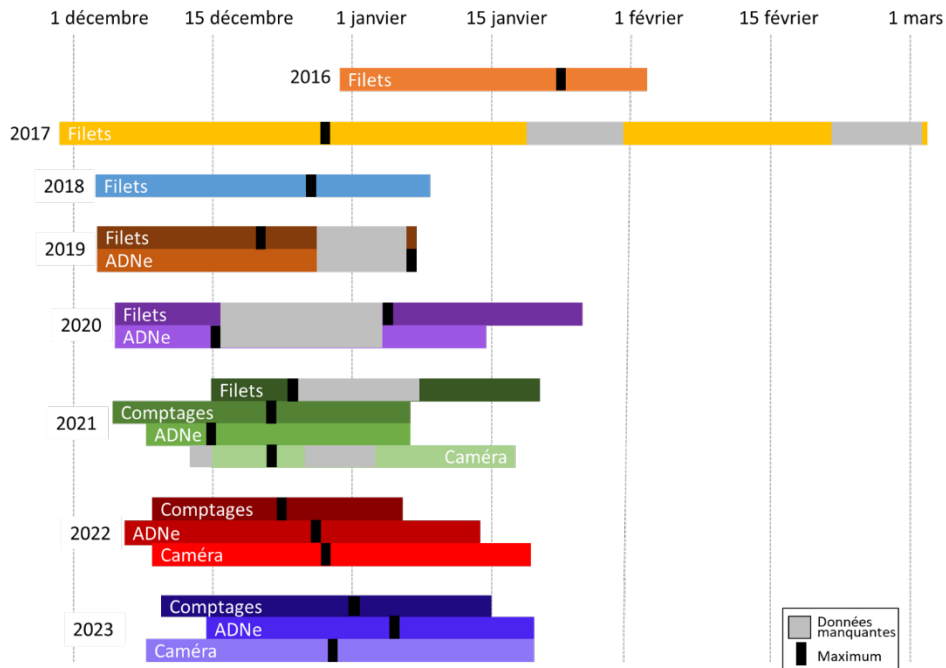


Figure 10. Différentes méthodes de suivi de la reproduction du corégone (filets, ADNe, comptages visuels et caméra acoustique) entre les années 2016 et 2023. Les rectangles représentent la durée des observations. Le trait noir représente le maximum.

Figure 10. Different methods of monitoring whitefish reproduction (gillnets, eDNA, visual counting and acoustic camera) between 2016 and 2023. The rectangles represent the duration of the observations. The black line represents the maximum.

ANNEXE 2. NOMBRE DE CORÉGONES OBSERVÉS

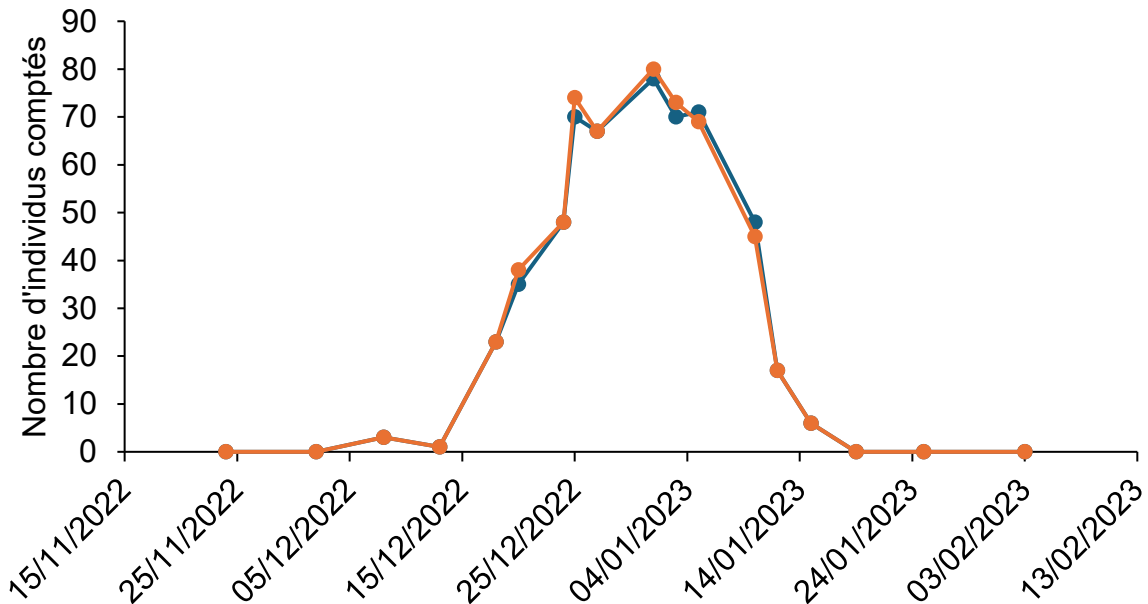


Figure 11. Nombre de corégones comptés par 2 observateurs 1 (en orange) et 2 (en bleu).

Figure 11. Number of whitefish counted by 2 observers 1 (orange) and 2 (blue).

ANNEXE 3. ACTIVITÉ DU FRAI DU CORRÉGONE

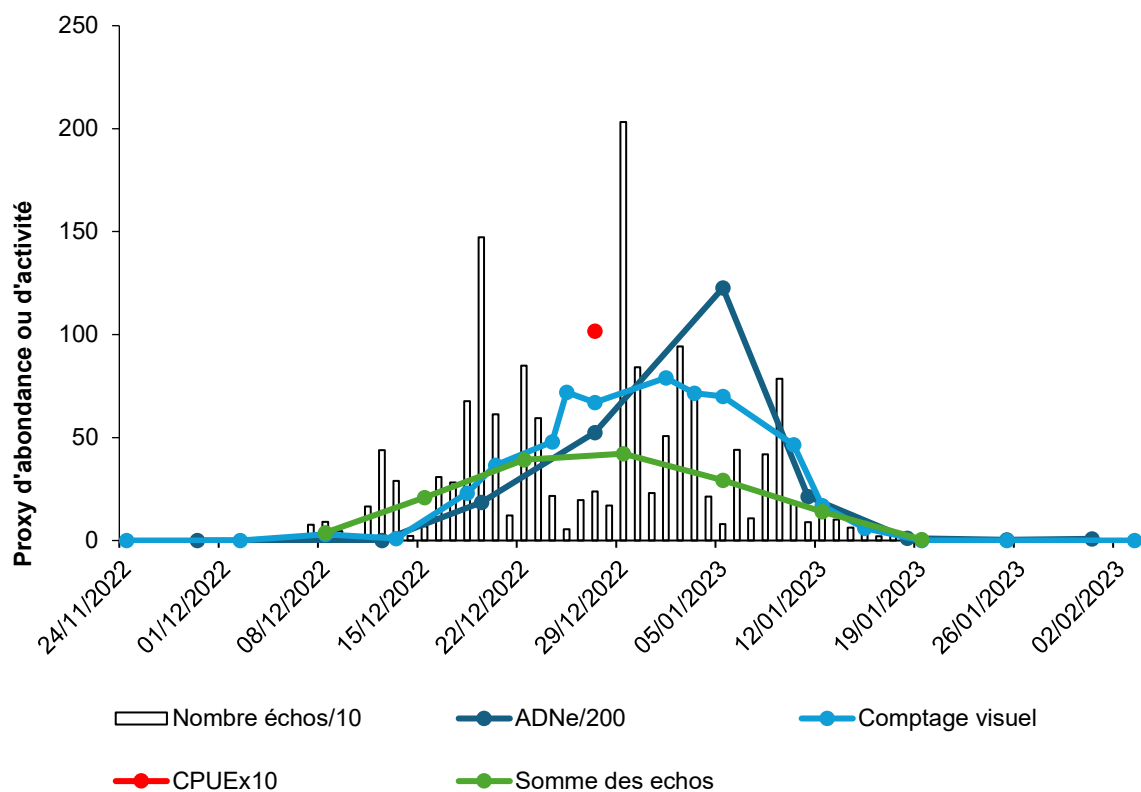


Figure 12. Proxies d'abondance ou d'activité du frai du corégone obtenu par les différentes méthodes mises en place en 2022-2023 (pêches « exceptionnelles », ADNe, comptages visuels et caméra acoustique). Les pêches « exceptionnelles » sont des pêches de géniteurs réalisées à des fins d'alevinage selon l'arrêté DDT-2022-1422. La valeur présentée concerne le site de Thonon. Le proxy d'abondance est exprimé en nombre d'individus capturés par filet (Captures par Unité d'effort, CPUE). Elles sont données à titre indicatifs pour l'hiver 2022-2023 car se sont déroulées uniquement sur un jour.

Figure 12. Whitefish spawning abundance or activity proxies obtained by the various methods implemented in 2022-2023 (exceptional fishing, eDNA, visual counting and acoustic camera). 'Exceptional' fisheries are broodstock fisheries carried out for stocking purposes in accordance with Order DDT-2022-1422. The value shown relates to the Thonon site. The abundance proxy is expressed as the number of individuals caught per net (Catch Per Unit Effort, CPUE). They are given as an indication for the winter of 2022-2023 as they only took place on one day.

ANNEXE 4. COMPARAISON DES PROXIES D'ACTIVITÉS

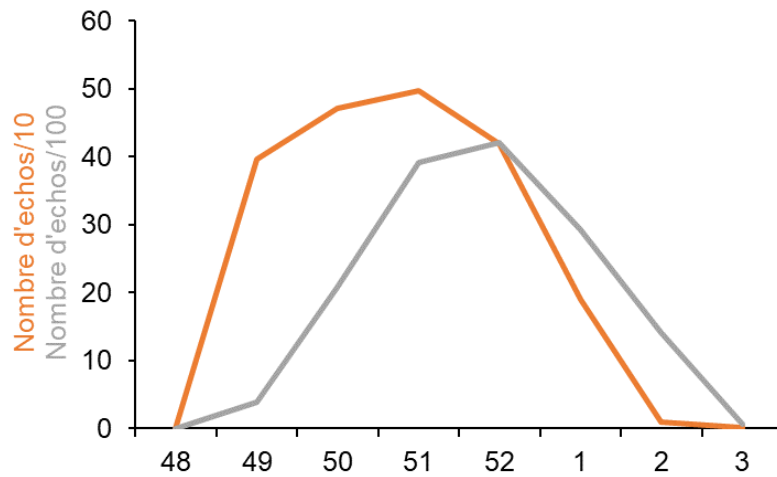


Figure 13. Comparaison des proxies d'activités obtenus par la caméra acoustique (somme par semaine) pour 2021-2022 (orange) et 2022-2023 (gris)

Figure 13. Comparison of activity proxies obtained by the acoustic camera (sum per week) for 2021-2022 (orange) and 2022-2023 (grey)

ANNEXE 5. EVOLUTION DU POURCENTAGE DE RUBAN DÉTECTÉ

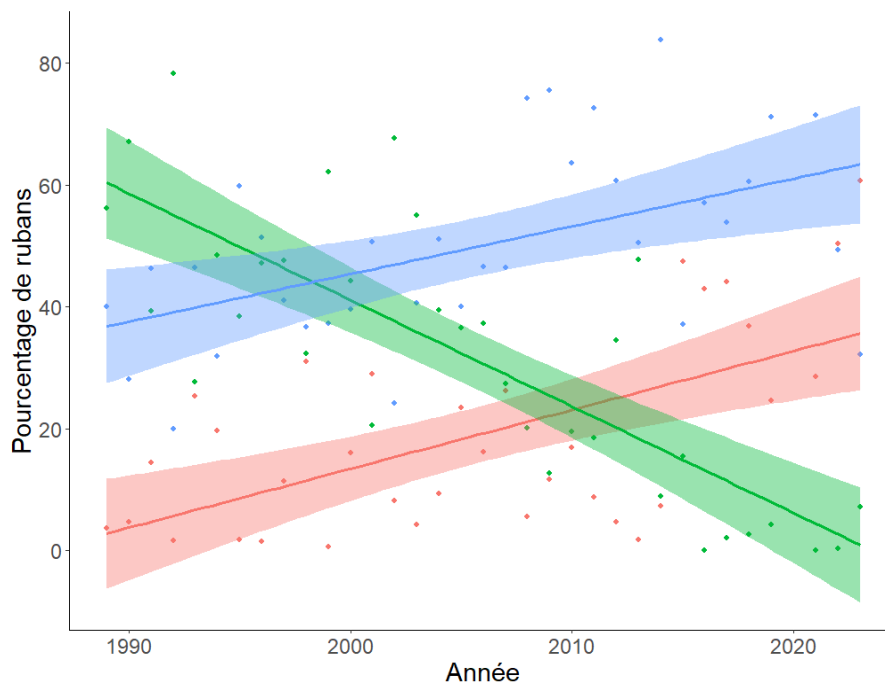


Figure 14. Evolution du pourcentage de rubans détectés à 4 (vert), 8 (bleu) et 12 m (rouge)

Figure 14. Percentage of ribbons detected at 4 (green), 8 (blue) and 12 m (red)