



Etude du comportement des jeunes stades de grande alose (*Alosa alosa*)

Jérémy Egea

► To cite this version:

Jérémy Egea. Etude du comportement des jeunes stades de grande alose (*Alosa alosa*): analyse de vidéos en rivières artificielles. Environmental Sciences. 2020. hal-03261156

HAL Id: hal-03261156

<https://hal.inrae.fr/hal-03261156>

Submitted on 15 Jun 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

MASTER BE (Ecologie & Biodiversité)

Spécialité : Bioressources **Aquatiques** en Environnement **Méditerranéen** et **Tropical**



Rapport de stage de M1

Année 2019 / 2020

Etude du comportement des jeunes stades de grande alose
(*Alosa alosa*) : analyse de vidéos en rivières artificielles



Jérémy EGEA

Réalisé sous la direction de **Loïc BAUMANN**, Doctorant
loic.baumann@inrae.fr

INRAE Centre de Nouvelle Aquitaine-Bordeaux
Unité de Recherche EABX – Equipe FREEMA
50 avenue de Verdun – 33612 CESTAS CEDEX
Tél : 05 57 12 23 00
Mail : communication-bordeaux@inrae.fr

INRAE



Juin 2020

PRESENTATION DE LA STRUCTURE D'ACCUEIL

L'Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'alimentation et l'Environnement est né au 1er janvier 2020 de la fusion de l'Inra et d'Irstea. Le centre INRAE Nouvelle-Aquitaine Bordeaux, quant à lui, a été lancé le vendredi 7 février 2020 à Bordeaux Sciences Agro à Gradignan. Fort de 1100 personnels titulaires et contractuels, et de 100 doctorants présents dans les unités, le centre regroupe désormais 24 unités de recherche et 21 infrastructures (plateformes, dispositifs d'observation, etc.) réparties sur une dizaine d'implantations géographiques. Les scientifiques du centre conduisent des recherches innovantes en sciences du végétal, écologie et environnement, sciences humaines et sociales, neurosciences et nutrition, et produisent environ 600 publications par an.

Au sein de l'unité EABX du centre INRAE de Bordeaux-Cestas, l'équipe FREEMA (Fonctionnement et Restauration des Ecosystèmes Estuariens et des populations de Migrateurs Amphihalins) mène des recherches sur la compréhension, la caractérisation et l'évaluation des réponses de la biodiversité aquatique continentale aux impacts conjugués du changement climatique, des stress environnementaux et des pressions anthropiques. Dans le cadre de ces travaux, les populations de grandes aloses du bassin Gironde-Garonne-Dordogne représentent un axe de recherche d'un grand intérêt.

Un travail de thèse consacré à l'écologie des jeunes stades de grande alose est actuellement réalisé depuis 2017 par Loïc Baumann au sein de l'équipe FREEMA : « Analyse de l'écologie des jeunes stades de grande alose (*Alosa alosa*) : préférence, sensibilité aux pressions environnementales et restauration des populations ». Ce sujet de stage s'inscrit donc dans ce projet de recherche.

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je tiens à remercier Eric ROCHARD, Directeur de l'Unité EABX, pour m'avoir permis de réaliser ce stage au sein de sa structure.

Je ne remercierai jamais assez Loïc BAUMANN, doctorant de l'équipe FREEMA, mon maître de stage, pour avoir accepté ma candidature et fait en sorte de m'accueillir du mieux possible lors de ce stage. Un grand merci pour ta sympathie, ta bonne humeur, ton enseignement et ton accompagnement sans faille.

J'adresse ensuite mes remerciements à Bertrand VILLENEUVE et Laure CARASSOU, co-responsables de l'équipe FREEMA, pour leur accueil et l'aide qu'ils ont pu m'apporter tout au long de ce stage.

Merci à Maud PIERRE, biostatisticienne de l'Unité EABX, pour ses conseils avisés lors du traitement des données et son aimable disponibilité.

Enfin, je remercie l'ensemble de l'équipe FREEMA pour les conditions de travail agréables rencontrées en permanence lors de ce stage.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
1. MATERIEL ET METHODE	5
1.1. Structures d'élevage	5
1.2. Matériel biologique.....	5
1.3. Acquisition et sélection des vidéos.....	5
1.4. Traitement des vidéos	7
2. RESULTATS	9
2.1. Analyse du comportement en fonction du rythme circadien	9
2.1.1. Nombre d'individus observés par vidéo.....	9
2.1.2. Analyse multivariée des comportements par ACM	9
2.1.3. Analyse descriptive du comportement de nage.....	11
2.1.4. Analyse du comportement social	11
2.2. Analyse du comportement en fonction de l'ontogénie	11
2.2.1. Nombre d'individus observés par vidéo.....	11
2.2.2. Analyse multivariée des comportements par ACM	13
2.2.3. Analyse descriptive du comportement de nage.....	13
2.2.4. Analyse du comportement social	13
3. DISCUSSION	15
3.1. Biais de l'étude	15
3.2. Comportement des jeunes aloses au regard du rythme circadien	15
3.3. Comportement des jeunes aloses au regard de l'ontogénie	17
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	19

LISTE DES SIGLES

EABX Unité de recherche Ecosystèmes Aquatiques et Changement Globaux

FREEMA Fonctionnement et Restauration des Écosystèmes Estuariens et des populations de Migrateurs Amphihalins

GGD Système Gironde-Garonne-Dordogne

INRAE Institut National de Recherche pour l'Agriculture, l'Alimentation et l'Environnement

MIGADO Association Migrateurs GARonne DOrdogne

UICN Union Internationale pour la Conservation de la Nature

INDEX DES FIGURES

Figure 1 : Cycle biologique de la grande alose (Baglinière <i>et al</i> , 2003).	2
Figure 2 : Carte représentant la répartition historique (en gris clair) et actuelle (en gris foncé) des populations de grande alose ; le rectangle noir représente le système Gironde-Garonne-Dordogne (Rougier <i>et al</i> , 2012, adapté de Lassalle <i>et al</i> , 2009).	2
Figure 3 : Rivières artificielles de la station expérimentale INRAE de Saint-Seurin-sur l'Isle, en (a) : rivière en eau avec le sens du courant représenté par les flèches bleues, en (b) : rivière en assec pendant la pose des structures et du substrat (INRAE, 2019).	4
Figure 4 : Dimension des rivières artificielles, répartition des différents habitats (H1, H2 et H3) et position des caméras (échelles non respectées).	4
Figure 5 : Vue de caméra placée en petit chenal de la rivière G9 ; dimensions et délimitation des zones de profondeurs dans la colonne d'eau.	6
Figure 6 : Nombre d'individus observés par vidéo en « Passage » et en « Exploration » en fonction des classes horaires ; les lettres majuscules et minuscules indiquent les groupes statistiques déduits des tests de comparaison deux à deux de Wilcoxon au sein de chaque catégorie de mouvement (risque α de 5%).	8
Figure 7 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités de position dans la colonne d'eau (a) et de la direction de nage (b) en fonction des classes horaires ; les nombres d'individus correspondants sont présentés en haut des barres.	10
Figure 8 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités d'agrégation en fonction des classes horaires, avec nombres d'individus correspondants présentés en haut des barres (a) ; distribution de la taille des bancs en fonction des classes horaires (b).	12
Figure 9 : Nombre d'individus observés par vidéo en « Passage » et en « Exploration » en fonction des classes d'âges ; les lettres majuscules et minuscules indiquent les groupes statistiques déduits des tests de comparaison deux à deux de Wilcoxon au sein de chaque catégorie de mouvement (risque α de 5%).	14
Figure 10 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités de position dans la colonne d'eau (a) et de la direction de nage (b) en fonction des classes d'âges ; les nombres d'individus correspondants sont présentés en haut des barres.	16
Figure 11 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités d'agrégation en fonction des classes d'âges, avec nombres d'individus correspondants présentés en haut des barres (a) ; distribution de la taille des bancs en fonction des classes horaires (b).	18

INDEX DES TABLEAUX

Tableau 1 : Description des variables utilisées lors du traitement des vidéos pour décrire le comportement des juvéniles de grande alose.	6
---	---

INTRODUCTION

L'étude de la distribution spatio-temporelle et de l'abondance des organismes dans les écosystèmes, notamment de leurs œufs, larves et juvéniles, est d'une importance cruciale pour comprendre la biologie et l'écologie d'une population (Esteves & Andrade, 2008). En eau douce, la diversité d'habitats nécessaires à l'ontogénèse permet aux poissons de mieux exploiter leur environnement en grandissant, en augmentant leurs capacités de nage et en se protégeant contre les prédateurs (Cattanéo *et al*, 2014). La disponibilité d'habitats de qualité pour le développement et la survie durant les premiers stades de vie est alors un des facteurs clés qui déterminent l'efficacité du recrutement chez de nombreuses espèces de poissons (Mota & Antunes, 2012).

Lorsque l'on s'interroge sur la qualité des habitats aquatiques et l'érosion de la biodiversité, les poissons migrateurs constituent d'excellents modèles d'études. En effet, ces espèces diadromes réalisent leur cycle de vie sur un continuum fleuve-estuaire-mer, et permettent ainsi d'appréhender la fonctionnalité et la connectivité de ces 3 milieux. Parmi elles, les espèces anadromes, dont les jeunes stades naissent et grandissent en eau douce, représentent d'excellents indicateurs de la qualité des fleuves et des estuaires (Baglinière *et al*, 2003).

La grande alose *Alosa alosa* est un poisson migrateur anadrome appartenant à la famille des Clupéidés. Sa reproduction a lieu en eau douce dans le cours moyen-supérieur des rivières, où se déroule également le développement des larves et des juvéniles, avant que ceux-ci ne migrent vers la mer pour leur phase de grossissement (Taverny *et al*, 2000) (*Figure 1*). Ces 30 dernières années, la biologie et les mœurs des adultes de grande alose ont bien été renseignés dans la littérature, notamment en ce qui concerne la phase de vie en mer et le comportement de reproduction (Taverny & Elie, 2000 ; Acolas *et al*, 2006 ; Lambert *et al*, 2017 ; Paumier *et al*, 2019). L'âge des adultes à la reproduction varie de 3 à 8 ans (Baglinière *et al*, 2003). La migration de reproduction se déroule de décembre à juin et la fraie d'avril à juillet, lorsque la température de l'eau dépasse respectivement 11 °C et 15 °C (Aprahamian *et al*, 2003 ; Baglinière *et al*, 2003).

En raison de son cycle de vie, la grande alose est exposée à de nombreuses pressions naturelles et anthropiques, notamment au cours de ses migrations de reproduction et de dévalaison (température, hypoxie, ruptures de connectivité, pollutions...) (Mota & Antunes, 2012 ; Rougier *et al*, 2012). Ses populations représentent un patrimoine écologique européen de grande valeur, mais, comme d'autres espèces de migrateurs amphihalins, elles sont en déclin à l'échelle de leur aire de répartition (Baglinière, 2000 ; Limburg & Waldman, 2009).

Autrefois présente sur toute la façade Atlantique Nord-Est, de l'Islande au Maroc (voir références in Aprahamian *et al*, 2003 ; Baglinière *et al*, 2003), le nombre de populations de grande alose a fortement diminué depuis le milieu du XX^{ème} siècle (*Figure 2*). Actuellement, les populations subsistantes exploitent majoritairement certains cours d'eau français comme la Loire, l'Adour, le système Gironde-Garonne-Dordogne (GGD), et également les rivières Minho et Lima au Portugal (Baglinière *et al*, 2003 ; Rougier *et al*, 2012). Juste avant les années 2000, le système GGD était considéré comme celui abritant la plus importante population de grande alose (Baglinière *et al*, 2000). Dans cette région, la diminution drastique des effectifs des populations a conduit à l'adoption d'un moratoire sur la pêche en 2008, mais aucun signe de rétablissement n'a été détecté depuis (Rougier *et al*, 2012). Le déclin de la grande alose dans son ensemble est supposé être lié à des effets synergiques impliquant la surpêche, l'implantation de barrages et la dégradation des habitats constituant les zones de fraie (De Groot, 2002 ; Baglinière *et al*, 2003 ; Mota & Antunes, 2012).

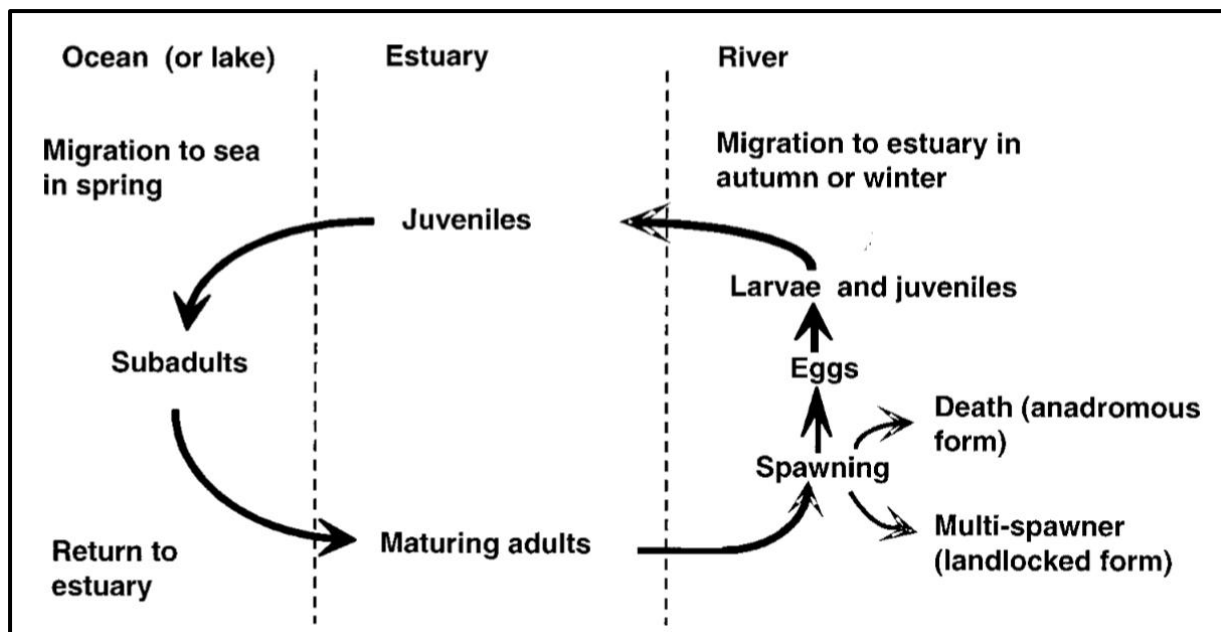


Figure 1: Cycle biologique de la grande alose (Baglinière *et al*, 2003).

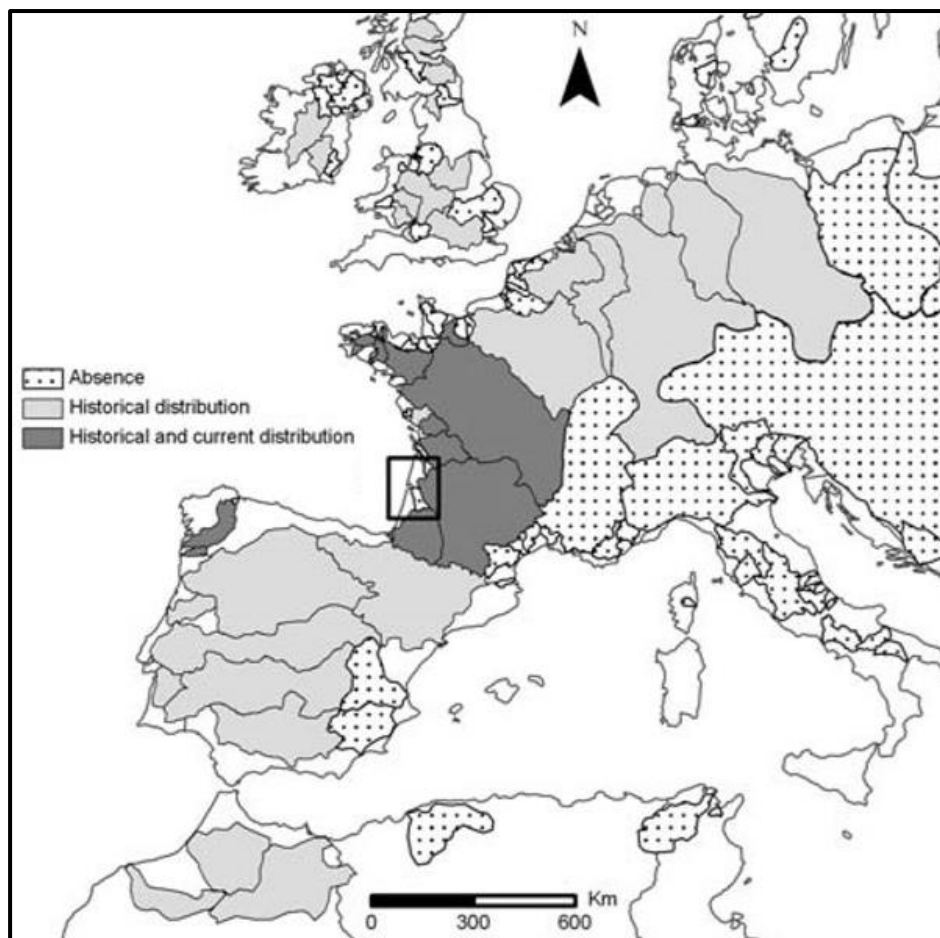


Figure 2 : Carte représentant la répartition historique (en gris clair) et actuelle (en gris foncé) des populations de grande alose ; le rectangle noir représente le système Gironde-Garonne-Dordogne (Rougier *et al*, 2012, adapté de Lassalle *et al*, 2009).

Le réchauffement climatique, qui constitue une menace potentielle pour toutes les populations de migrateurs anadromes, pourrait également avoir une influence négative sur le statut de la grande alose (Lassalle *et al*, 2009 ; Jatteau *et al*, 2017).

Suite à une évaluation internationale réalisée en 2008 par l'UICN, la grande alose est classée en tant que « préoccupation mineure » sur la liste rouge mondiale des espèces menacées (UICN, 2020). En 2019, une nouvelle évaluation du comité français de l'UICN classe la grande alose en « danger critique » sur la liste rouge des poissons d'eau douce de France métropolitaine (UICN France, 2020).

Les premiers stades de vie sont soumis à de multiples pressions (recherche de proies, prédation, ruptures de connectivité physiques et chimiques, adaptation physiologique liée à l'osmorégulation), qui conditionnent le succès de leur phase continentale et de leur dévalaison (Taverny *et al*, 2000 ; Rougier *et al*, 2012). Or, cette phase critique reste très peu documentée (Baglinière *et al*, 2003 ; Lochet *et al*, 2008). En effet, l'étude des premiers stades de vie de la grande alose par des observations directes d'individus en eau douce ou en estuaire peut être problématique, en partie parce que ceux-ci peuvent être confondus avec les jeunes stades d'alse feinte *Alosa fallax* et de sprat *Sprattus sprattus* (Taverny, 1991 ; Taverny *et al*, 2000), et aussi en raison des difficultés d'échantillonnage (Taverny, 1991 ; Lochet *et al*, 2008). Au niveau européen, la distribution, la caractérisation et l'utilisation des habitats nécessaires pour le développement des jeunes stades de grande alose en eau douce et en estuaires restent peu documentées (Mota & Antunes, 2012).

A l'éclosion, les larves de grandes aloses mesurent entre 7 et 12 mm et commencent à se déplacer dans la colonne d'eau. Jusqu'à 36 jours environ, elles possèderaient un comportement pélagique marqué par une nage passive et se positionneraient dans la couche d'eau supérieure, tandis qu'au-delà on peut observer une préférence pour des vitesses de courant plus importantes et un rapprochement du fond (Baglinière *et al*, 2003 ; Véron *et al*, 2003 ; Jatteau *et al*, 2004). Il a été montré la présence de juvéniles de grande alose dans les fonds en bordure, à l'abri des courants rapides, lors d'échantillonnages sur la rivière Minho (Mota & Antunes, 2012). La migration vers la mer se produirait en bancs, de l'été jusqu'à l'automne (Baglinière *et al*, 2003).

Les juvéniles de grande alose possèdent un régime alimentaire opportuniste et euryphage, dépendant des ressources trophiques disponibles dans le milieu ; celui-ci tend à se diversifier avec le développement ontogénique des individus (Aprahamian *et al*, 2003 ; Baglinière *et al*, 2003 ; Mota & Antunes, 2012). Les caractéristiques physiques de l'habitat comme la hauteur d'eau ou la vitesse de courant pourraient alors se révéler plus importantes pour le choix des zones de développement des juvéniles que la disponibilité et/ou les types de proies présentes dans ces zones (Mota & Antunes, 2012). Dans une étude du régime alimentaire des jeunes stades de grande alose réalisée en 2019, une diversification des proies dans les contenus stomacaux suggère une colonisation différente des couches d'eau et des habitats disponibles à partir du premier mois post-éclosion (Aries, 2019). En parallèle, une variabilité inter-individuelle notable est apparue tant au niveau du placement dans la couche d'eau, que du comportement de nage (Baumann, *comm. pers.*).

Afin d'identifier et de proposer des mesures de gestion adaptées en faveur des populations de grande alose, il convient d'obtenir un maximum de connaissances sur la biologie des jeunes stades, en particulier sur leur comportement de dispersion et leur utilisation de l'habitat, ou encore sur la dimension temporelle de leur activité (Cattanéo *et al*, 2014). La récolte de données sur cette étape du cycle de vie est un élément essentiel dans l'élaboration d'un plan de conservation.



Figure 3 : Rivières artificielles de la station expérimentale INRAE de Saint-Seurin-sur l'Isle, en (a) : rivière en eau avec le sens du courant représenté par les flèches bleues, en (b) : rivière en assec pendant la pose des structures et du substrat (INRAE, 2019).

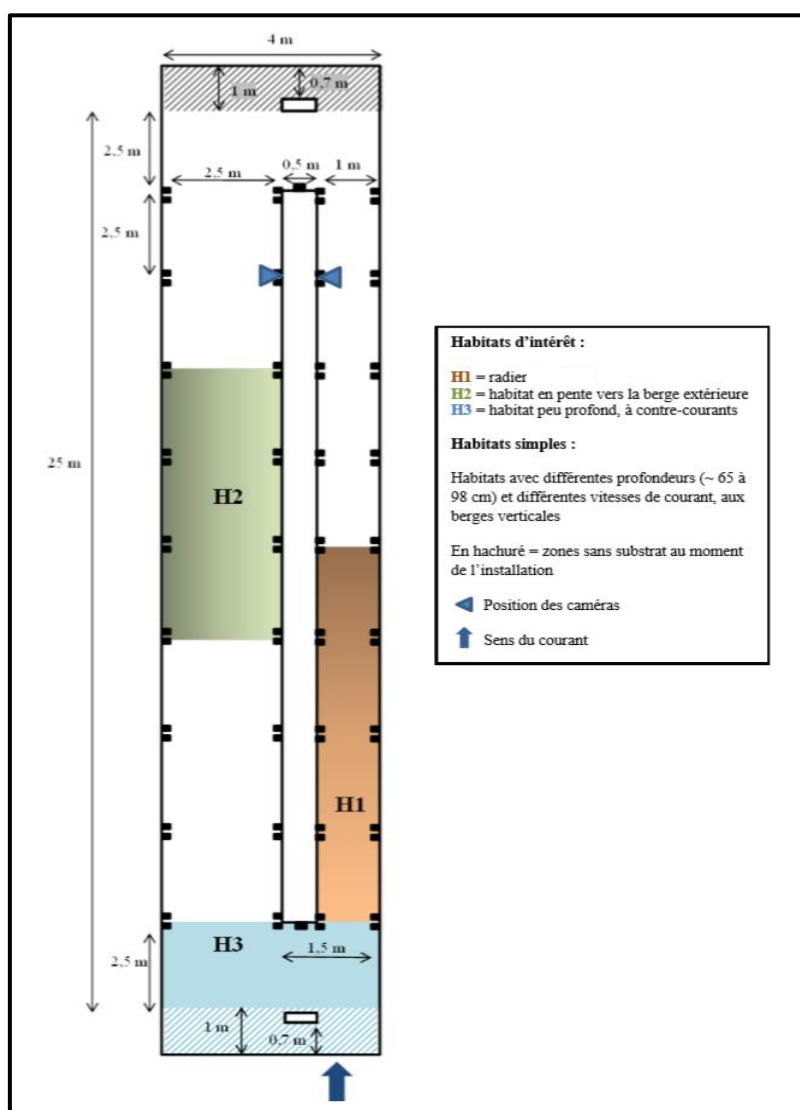


Figure 4 : Dimension des rivières artificielles, répartition des différents habitats (H1, H2 et H3) et position des caméras (échelles non respectées).

L'objectif de la présente étude était d'apporter des éléments informatifs quant à l'écologie générale des jeunes stades de grande alose (de 1 à 3 mois après éclosion environ) en milieu expérimental, et plus particulièrement en ce qui concerne leur comportement. Ont notamment été analysés leur utilisation de la colonne d'eau, leur comportement de nage et leur comportement social. Tous ces aspects comportementaux ont ensuite été mis en regard du développement ontogénique des individus et du cycle journalier. Les données ainsi récoltées au cours de l'étude pourraient permettre de renforcer les connaissances biologiques sur l'espèce dans une optique de conservation.

1. MATERIEL ET METHODE

1.1. Structures d'élevage

La station expérimentale INRAE de Saint-Seurin sur l'Isle dispose de raceways d'un volume de 100m³ ; deux de ces raceways (appelés G9 et G10) ont été aménagés en rivières artificielles (*Figure 3*). Ces rivières artificielles visaient à imiter le milieu naturel et étaient alimentées en continu par l'eau de la rivière Isle afin que les aloses aient accès aux ressources trophiques naturellement présentes dans le milieu. Un apport supplémentaire en proies était réalisé de façon journalière, à l'aide de zooplancton provenant de 2 bassins de production (voir Aries, 2019 pour plus de détails). Un courant circulaire était induit par des turbines durant toute la durée de l'élevage. Des structures en bois, recouvertes d'un substrat homogène (mélange de sable 0-4mm et graviers roulés 8-16mm), permettaient de créer des habitats de profondeurs, pentes et vitesses de courant différentes (*Figure 4*). Un muret central permettait de créer le courant circulaire dans chaque rivière et séparait un grand chenal (2,5 m de largeur pour une vitesse de courant d'environ 0 à 5 cm/s) et un petit chenal (1 m de largeur pour une vitesse de courant d'environ 5 à 35 cm/s). Pour chaque rivière artificielle, la topographie, les hauteurs d'eau et la courantométrie ont été décrites, et les paramètres de température, saturation en oxygène, conductivité et turbidité ont été suivis en continu pendant toute la durée de l'élevage à l'aide de sondes à enregistrement automatique.

1.2. Matériel biologique

Pour l'année 2019, la production des larves de grande alose a été réalisée par l'association MIGADO à Bruch (47). Ces larves ont été obtenues par reproductions assistées de géniteurs capturés en Garonne, au barrage de Golfech. Deux lots d'environ 7 000 grandes aloses ont été transportés à la station expérimentale INRAE de Saint-Seurin sur l'Isle et élevés dans les rivières artificielles G9 et G10. Le premier lot a été déversé le 10 juin 2019 en G9 à 7-9 jours après éclosion, le deuxième le 17 juin en G10 à 6-8 jours après éclosion. L'élevage s'est poursuivi jusqu'au 12 septembre pour les deux lots, soit jusqu'à l'âge de 3 mois environ.

1.3. Acquisition et sélection des vidéos

Dans le but d'observer les déplacements et le comportement des jeunes aloses, deux caméras infra-rouge ont été mises en place dans chacune des deux rivières artificielles, en deux points présentant des caractéristiques différentes en termes de vitesses de courant et de largeur de chenal (*Figure 4*). Des vidéos ont ainsi été acquises entre 1 et 3 mois après éclosion, de jour comme de nuit, à raison de 2min d'enregistrement toutes les 30min, sur des périodes de 24h. Une interface d'analyse vidéo a été spécialement développée pour cette étude par la société Hizkia Informatique© (Bayonne, France) à partir d'un logiciel de comptage destiné au suivi de passes à poissons.

Tableau 1 : Description des variables utilisées lors du traitement des vidéos pour décrire le comportement des juvéniles de grande alose.

Critères d'analyses du comportement et de l'activité de nage		
Catégorie	Variable	Modalités et/ou définitions
Agrégation	Distance entre individus	Distance maximale de l'individu par rapport à son congénère le plus proche lors de la séquence, en nombre de longueur totale (LT) de l'individu concerné par l'évènement
	Banc	Serré = individu se déplaçant dans la même direction qu'un autre avec une distance entre individus inférieure ou égale à 2LT
		Dispersé = individu se déplaçant dans la même direction qu'un autre avec une distance entre individus comprise entre 2LT et 5LT
		Non = directions différentes et/ou distance supérieure à 5LT
Nage	Mouvement	Passage = passage de l'individu de part en part de la section
		Exploration = nage dans la section sans réaliser un passage franc
	Position dans la colonne d'eau	F = Fond
		ZI = Zone Intermédiaire
		S = Surface
	Direction de nage	C = avec le courant
		CC = à contre-courant
		L = latérale (perpendiculaire au courant)
		NA = pas de direction claire
	Type de nage	LIN = linéaire (nage en avançant suivant une ligne)
		E = erratique (changements d'orientation par rapport au courant)
		M = maintien dans le courant (reste dans le courant par mouvements successifs de la queue sans vraiment avancer ou en reculant légèrement)

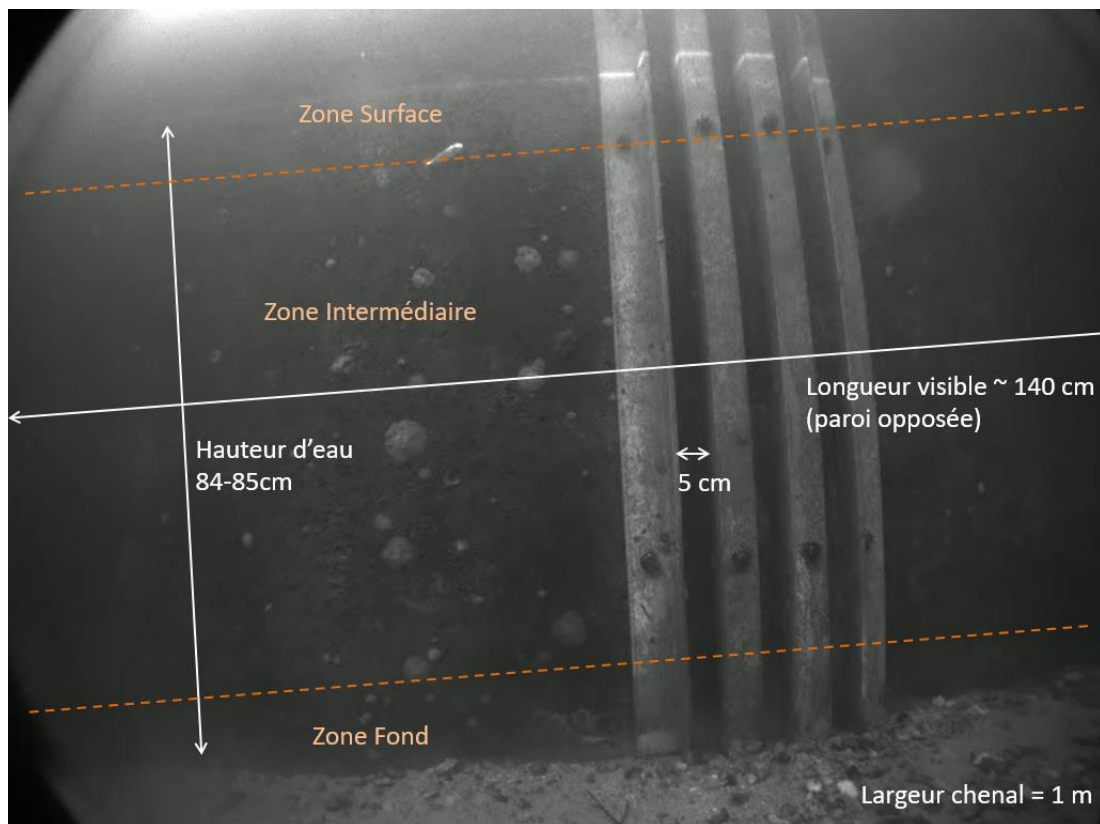


Figure 5 : Vue de caméra placée en petit chenal de la rivière G9 ; dimensions et délimitation des zones de profondeurs dans la colonne d'eau.

Après un premier tri des vidéos acquises sur la période entre le 3 juillet et le 23 août 2019, un total de 203 vidéos s'avérait d'une qualité d'image suffisante pour permettre une analyse comportementale. Dans le cadre de cette étude, 42 vidéos acquises dans le petit chenal de la rivière G9 ont été traitées. Afin d'étudier le comportement des jeunes grandes aloses au regard du rythme circadien, 27 de ces vidéos, acquises entre le 26 et le 28 juillet, ont été analysées ; elles couvraient une période équivalente à un cycle journalier de 24h (excepté entre 3h30 et 7h, faute de vidéos exploitables). Elles ont été réparties en 5 classes horaires d'intérêt : Nuit (23h00-3h30, N=5 vidéos), Aube (7h00-8h30, N=6), Matin/midi (9h30-13h30, N=5), Après-midi (14h30-18h30, N=5), et Crépuscule (19h30-22h30, N=6). Les individus étaient alors âgés de 54-55 jours. En parallèle, 15 vidéos ont permis d'étudier le comportement des jeunes aloses selon leur ontogénie. Elles étaient réparties équitablement entre 5 dates, auxquelles l'âge des aloses était respectivement de 45-46 jours, 54-55 jours, 64-65 jours, 70-71 jours et 85-86 jours. Toutes ces vidéos ont été acquises entre 10h30 et 12h30.

1.4. Traitement des vidéos

A partir du logiciel LECTEUR Hizkia©, permettant de visualiser les vidéos tout en marquant les différents passages d'aloses à l'image, les 30 premières secondes des vidéos ont été analysées. Pour chaque individu apparaissant dans le champ de vision de la caméra au cours de ces 30 secondes, sa position dans la colonne d'eau, son orientation par rapport au courant, son type de nage, ainsi que son comportement social ont été décrits. L'heure de chaque entrée et sortie de poissons et de chaque modification de comportement était renseignée au millième de seconde près. Après un premier dépouillement exploratoire des vidéos, un assemblage de critères d'analyse a été défini (*Tableau 1*) de manière à décrire précisément tous les comportements rencontrés chez les jeunes aloses durant cette expérimentation. Pour chaque individu, un événement se traduisait par une séquence sans changement de position dans la colonne d'eau, de direction et de type de nage, ou d'appartenance à un banc ou un groupe. Un banc était défini comme un groupe d'au moins 2 poissons nageant dans la même direction, séparés d'une distance inférieure ou égale à 5 fois leur longueur totale. Pour relever la position des poissons lors de leurs passages, la colonne d'eau a été virtuellement découpée en 3 zones, délimitées sur les parois des structures d'élevage faisant face à la caméra (*Figure 5*).

1.5. Analyse statistique

Le traitement des données a été réalisé avec le logiciel Rstudio Version 1.3.959 (R Core Team, 2019).

Pour l'ensemble des analyses, une distinction a été faite en fonction du caractère exploratoire des individus, avec d'une part les individus réalisant un passage franc, entrant et sortant rapidement dans le champ de la caméra (« Passage ») et d'autre part les individus nageant plus lentement, en explorant la section (« Exploration »). Dans certains cas, un poisson exploitait plusieurs zones de la colonne d'eau, plusieurs directions ou types de nage au cours de son observation ; les données comportementales ont été simplifiées en ne conservant pour ces individus que la modalité majoritaire pour chaque variable (i.e. la modalité la plus exploitée en termes de durée sur le temps total d'observation).

Dans un premier temps, les nombres de poissons observés par vidéo ont été comparés entre chaque classe horaire et chaque classe d'âge : après avoir réfuté les conditions d'homoscédasticité par un test de Barlett, ces comparaisons ont été réalisées grâce à des tests de Kruskal-Wallis, suivis de comparaisons deux à deux avec un risque α de 5% (test de Wilcoxon avec correction de Bonferroni).

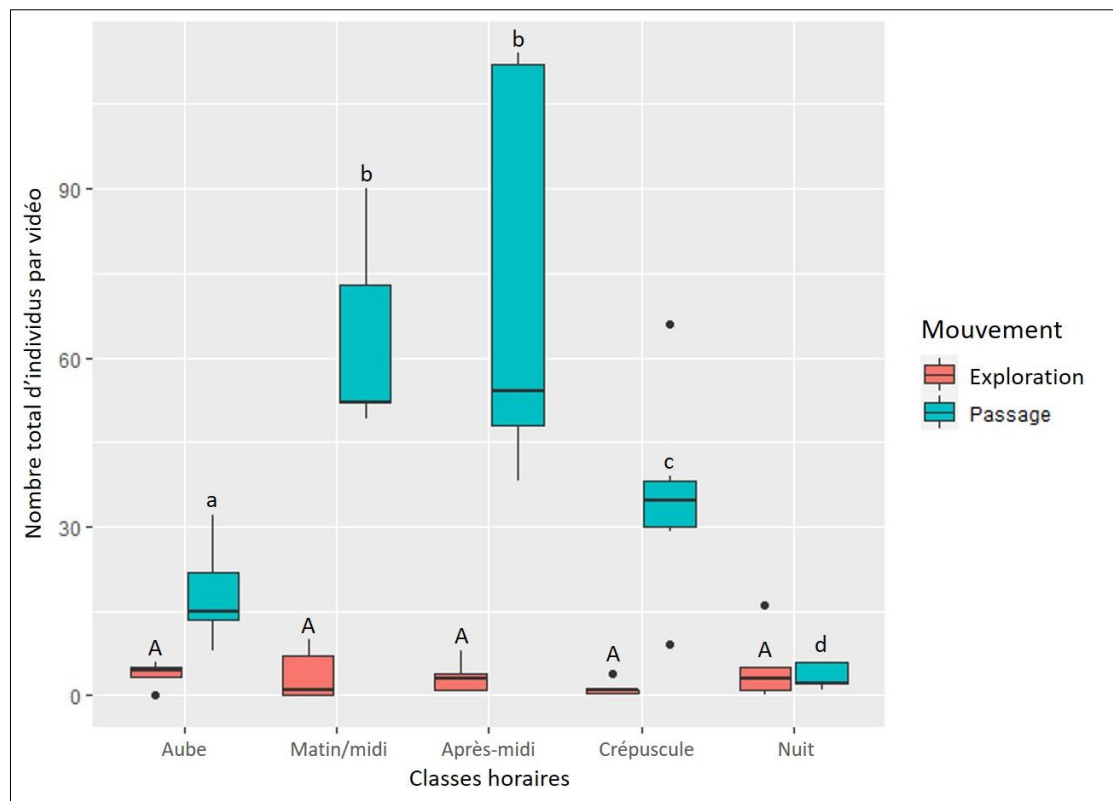


Figure 6 : Nombre d'individus observés par vidéo en « Passage » et en « Exploration » en fonction des classes horaires ; les lettres majuscules et minuscules indiquent les groupes statistiques déduits des tests de comparaison deux à deux de Wilcoxon au sein de chaque catégorie de mouvement (risque α de 5%).

Afin d'identifier d'éventuels patrons ou associations de comportements liés aux moments de la journée et aux différents âges étudiés, des Analyses des Correspondances Multiples (ACM) ont été réalisées grâce au package FactoMineR (Lê *et al*, 2008). Les variables explicatives utilisées étaient la position dans la colonne d'eau, la direction de nage, le type de nage et l'agrégation des individus. Les classes d'horaires et d'âges ont été intégrées à l'analyse en tant que variables qualitatives supplémentaires, pour permettre la projection de leurs modalités sur les résultats des ACM.

Ces analyses multivariées ont été complétées par une analyse descriptive, variable par variable, pour la position dans la colonne d'eau, la direction de nage, et l'agrégation des individus, afin de mieux apprécier les variations des occurrences des différents comportements exprimés par les alosons, au cours du rythme circadien et au cours de l'ontogénie. Cette analyse était basée sur les proportions moyennes d'individus (en %) ayant exprimé les différentes modalités associées à chaque variable comportementale.

Enfin, les nombres d'individus par banc ont été comparés entre les classes horaires et entre les classes d'âges, grâce à des tests de Kruskal-Wallis suivis de tests de Wilcoxon (avec correction de Bonferroni).

2. RESULTATS

2.1. Analyse du comportement en fonction du rythme circadien

2.1.1. Nombre d'individus observés par vidéo

Les nombres de poissons par vidéo étaient significativement différents entre les différents moments de la journée (*Figure 6*) pour les individus en « Passage » (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} = 8,83.10^{-9}$). Ces poissons étaient significativement plus nombreux le matin et l'après-midi (jusqu'à 114 individus) par rapport aux individus observés aux autres classes horaires. On dénombrait de manière significative moins d'individus en « Passage » à l'aube qu'au cours du crépuscule, et le minimum fut atteint la nuit avec moins de 6 poissons. Le nombre d'alosons nageant de façon exploratoire dans la section (« Exploration ») resta quant à lui similaire au cours de la journée (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} = 0,13$) mais demeurait faible, entre 0 et 16 individus par vidéo.

2.1.2. Analyse multivariée des comportements par ACM

Pour les individus en « Passage », les dimensions retenues pour l'ACM ($ncp = 5$) capturent 83,4% de l'inertie totale contenue dans les données (*Annexe 1a*). On ne distinguait pas de nette discrimination entre les classes horaires pour la répartition des différentes modalités des comportements testés (*Annexe 1b*). Les poissons observés à l'aube et au crépuscule semblaient néanmoins se démarquer (ellipses davantage éloignées de l'origine) par les items comportementaux « nage en zone fond » et « nage erratique » ; ceux observés la nuit se distinguaient par les occurrences des comportements de « nage en zone intermédiaire » et de « nage à contre-courant » (*Annexe 1c*).

Pour les individus en « Exploration », les dimensions retenues pour l'ACM ($ncp = 6$) capturent 83,7% de l'inertie totale contenue dans les données (*Annexe 2a*). Les poissons observés la nuit se distinguaient de ceux observés aux autres moments de la journée (*Annexe 2b*) par les occurrences des comportements de « nage en surface », de « nage en zone intermédiaire », et de « nage en maintien » (*Annexe 2c*).

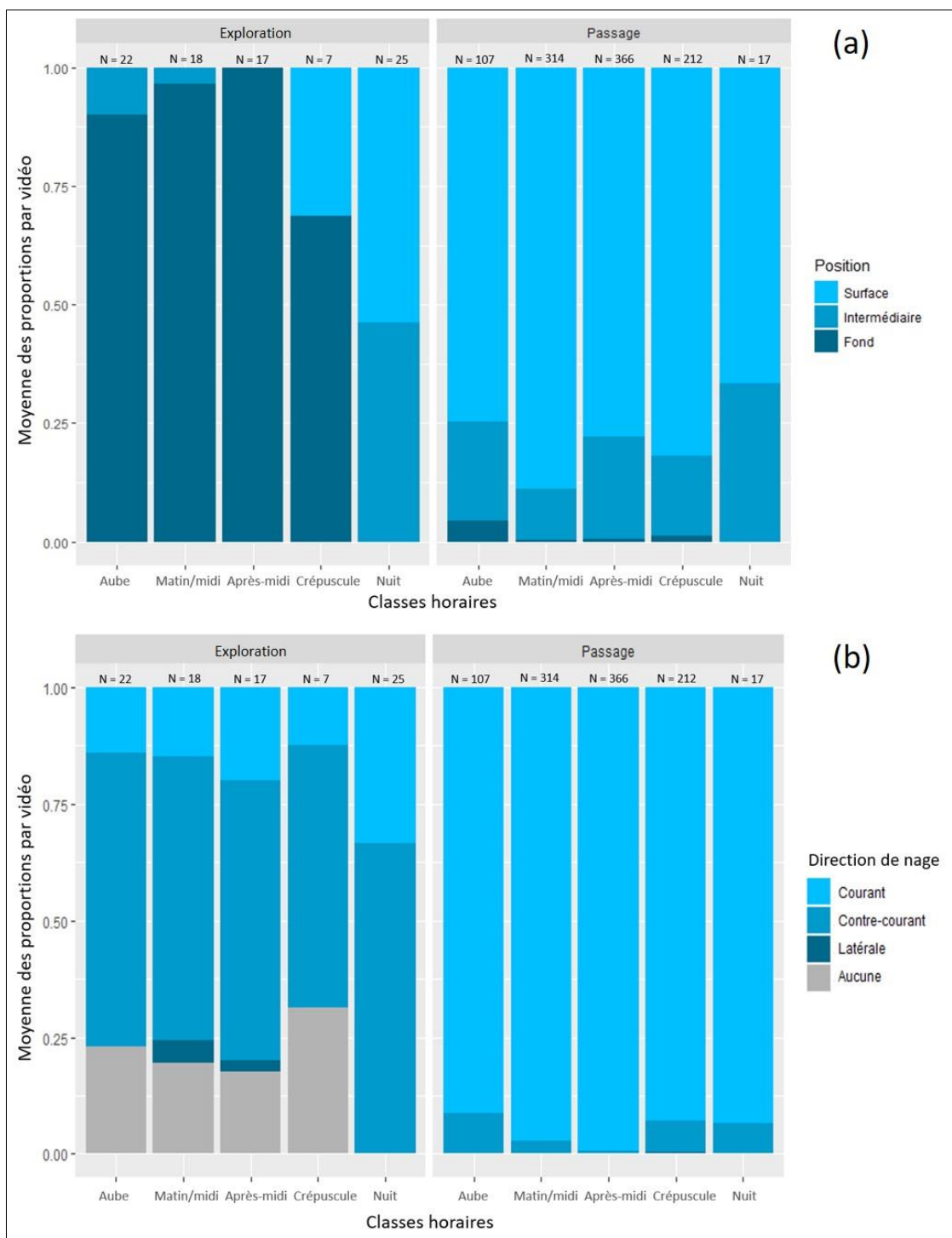


Figure 7 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités de position dans la colonne d'eau (a) et de la direction de nage (b) en fonction des classes horaires ; les nombres d'individus correspondants sont présentés en haut des barres.

2.1.3. Analyse descriptive du comportement de nage

Les individus effectuant un passage franc (« Passage ») occupaient majoritairement la zone de surface à tout moment de la journée (plus de 63% d'occupation relative en moyenne), le reste des poissons nageant en zone intermédiaire (*Figure 7a*). Les jeunes aloses nageant de façon exploratoire dans la section (« Exploration ») étaient principalement présentes dans la zone proche du fond (plus de 88% d'occupation relative en moyenne) à l'aube et l'après-midi. Pour ces poissons, l'occupation de la colonne d'eau était plus diversifiée au cours du crépuscule et la nuit, avec des proportions moyennes pour la zone surface de 31% et 53%, respectivement. D'autre part, 47% en moyenne des poissons en « Exploration » observés la nuit nageaient dans la zone intermédiaire. Aucun poisson n'a été vu au fond la nuit.

Concernant la direction de la nage, la nage en direction du courant était majoritaire pour toutes les classes horaires chez les poissons réalisant des passages francs avec plus de 90% de proportion moyenne, et un maximum atteint l'après-midi (99%) (*Figure 7b*) ; le reste de ces poissons nageait à contre-courant.

Les individus nageant de façon exploratoire dans la section quant à eux, se dirigeaient vers l'amont avec des proportions moyennes toujours supérieures à 50% pour chaque classe horaire, et un maximum atteint la nuit avec 65%. Les directions de nages de ces poissons étaient plus diversifiées que pour les poissons en « Passage », avec des moyennes de proportions similaires pour la nage à contre-courant et la nage sans aucune direction claire (entre 18% et 31%), pour l'aube, le matin/midi, l'après-midi et le crépuscule. Enfin, on observait de faibles moyennes de proportions pour les poissons en « nage latérale » le matin et l'après-midi (5% et 3%, respectivement).

2.1.4. Analyse du comportement social

La taille des bancs observés n'était pas significativement différente entre les classes horaires (Kruskal-Wallis, $p\text{-value} = 0,74$). Les valeurs médianes des différentes classes horaires sont assez proches et ne dépassent pas 5 individus par banc ; on pouvait cependant relever une certaine variabilité de la taille des bancs par la présence d'outliers pour l'aube, le matin/midi, l'après-midi et le crépuscule, avec un maximum de 39 individus dans un banc pour l'après-midi (*Figure 8b*).

Les proportions moyennes de poissons isolés, en banc serrés et en banc dispersés sont présentées en *Figure 8a*, pour les individus en « Passage » et en « Exploration ». Les poissons nageant de façon exploratoire dans la section étaient majoritairement isolés à tout moment de la journée (moyennes des proportions par vidéo toujours supérieures à 75%). La moyenne des proportions d'individus en banc augmentait de 54% à plus de 75% de l'aube jusqu'à l'après-midi, puis retombait à 53% au crépuscule pour les poissons en « Passage ». C'est sur les vidéos tournées l'après-midi que l'on observait davantage d'individus en banc serrés (moyennes des proportions à 50%). Enfin, les individus identifiés en passage la nuit étaient tous isolés.

2.2. Analyse du comportement en fonction de l'ontogénie

2.2.1. Nombre d'individus observés par vidéo

Les nombres d'individus par vidéo étaient significativement différents entre les classes d'âge pour les poissons en « Passage » (tests de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} = 3,98.10^{-5}$) et en « Exploration » ($p\text{-value} = 3,64.10^{-4}$).

Le nombre de poissons effectuant un passage franc était significativement plus élevé à l'âge de 45-46 jours et atteignait 139 individus. Les poissons adoptant ce comportement étaient ensuite moins nombreux aux âges 54-55 et 64-65 jours (entre 52 et 90 par vidéo).

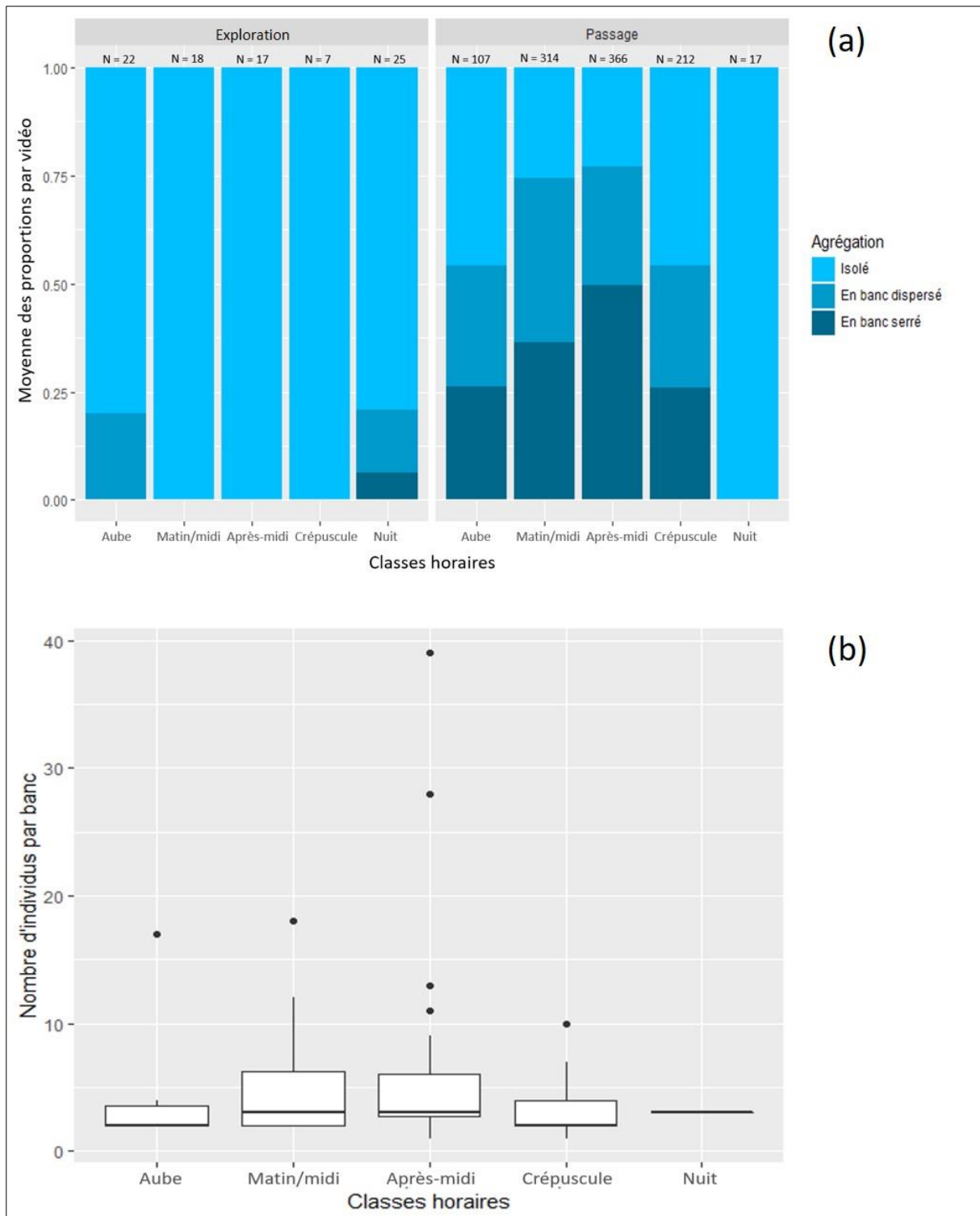


Figure 8 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités d'agrégation en fonction des classes horaires, avec nombres d'individus correspondants présentés en haut des barres (a) ; distribution de la taille des bancs en fonction des classes horaires (b).

A 70-71 jours et 85-86 jours, le nombre de passages francs était significativement plus faible par rapport aux classes d'âge précédentes, et se situait entre 1 et 6 par vidéo.

Le nombre de poissons en « Exploration » était similaire entre les classes d'âges 45-46, 54-55 et 64-65 jours (1 à 7 individus par vidéos). Le nombre de poissons en exploration dans la section était significativement supérieur aux âges 70-71 jours et 85-86 jours (7 à 18 individus par vidéo) (*Figure 9*).

2.2.2. Analyse multivariée des comportements par ACM

Pour les individus en « Passage », les dimensions retenues pour l'ACM ($n_{cp} = 4$) capturent 73,4% de l'inertie totale contenue dans les données (*Annexe 3a*). On constate que la dimension 1 discrimine de façon intéressante les individus âgés de 70-71 jours et 85-86 jours par rapport aux autres classes d'âges (*Annexe 3b*). Les modalités comportementales qui semblaient contribuer à expliquer ces variations sont « nage en zone fond », « nage en zone intermédiaire », « individu isolé », ainsi que « nage erratique » ou « nage à contre-courant » (*Annexe 3c*).

Pour les individus en « Exploration », les dimensions retenues pour l'ACM ($n_{cp} = 5$) capturent 76,5% de l'inertie totale contenue dans les données (*Annexe 4a*). Les poissons observés à 70-71 jours semblaient se démarquer par rapport aux autres classes d'âges (*Annexe 4b*). En effet, ils sont légèrement tirés vers le pôle positif de la dimension 1, auquel les modalités « nage en maintien », « nage en surface » et « nage linéaire » contribuent le plus (*Annexe 4c*).

2.2.3. Analyse descriptive du comportement de nage

A 45-46, 54-55 et 64-65 jours, la majorité des alosons en « Passage » occupaient la zone de surface (plus de 83% d'occupation relative en moyenne), le reste de ces individus nageant en zone intermédiaire (*Figure 10a*). La zone fond n'a été exploitée qu'aux deux dernières classes d'âge (70-71 et 85-86 jours, à respectivement 16% et 40%), et la zone intermédiaire devient celle majoritairement exploitée à 85-86 jours (moyenne de 47%). Les alosons en « Exploration » dans la section exploitaient majoritairement la zone fond à 45-46, 54-55 et 64-65 jours (plus de 63% d'occupation relative en moyenne par vidéo). A 70-71 jours et 85-86 jours, la proportion de poissons nageant en surface est plus importante (moyennes de 26% et 6.5%, respectivement).

Concernant la direction de la nage adoptée par les alosons, les proportions de poissons en « Passage » se dirigeant avec le courant étaient largement majoritaires pour les classes d'âge 45-46, 54-55 et 64-65 jours (moyennes supérieures à 95%). Les proportions moyennes de poissons en « Passage » se dirigeant à contre-courant étaient de 17% à 70-71 jours et 40% à l'âge de 85-86 jours (*Figure 10b*).

Les directions de nage des individus nageant de façon exploratoire dans la section étaient plus variables au cours de la journée que celles des alosons en « Passage » : la proportion moyenne d'individus sans direction claire était de 58% pour 45-46 jours contre 9% pour 70-71 jours, tandis que celle des poissons nageant à contre-courant était de 6% pour 45-46 jours contre 49% pour 70-71 jours. Enfin, une proportion plus élevée d'individus en « Exploration » nageaient avec le courant à 85-86 jours (moyenne des proportions à 62%) par rapport aux autres classes d'âges.

2.2.4. Analyse du comportement social

Aucune différence significative n'a été identifiée entre les classes d'âges pour le nombre d'individus par banc (test de Kruskal-Wallis, p -value = 0,054).

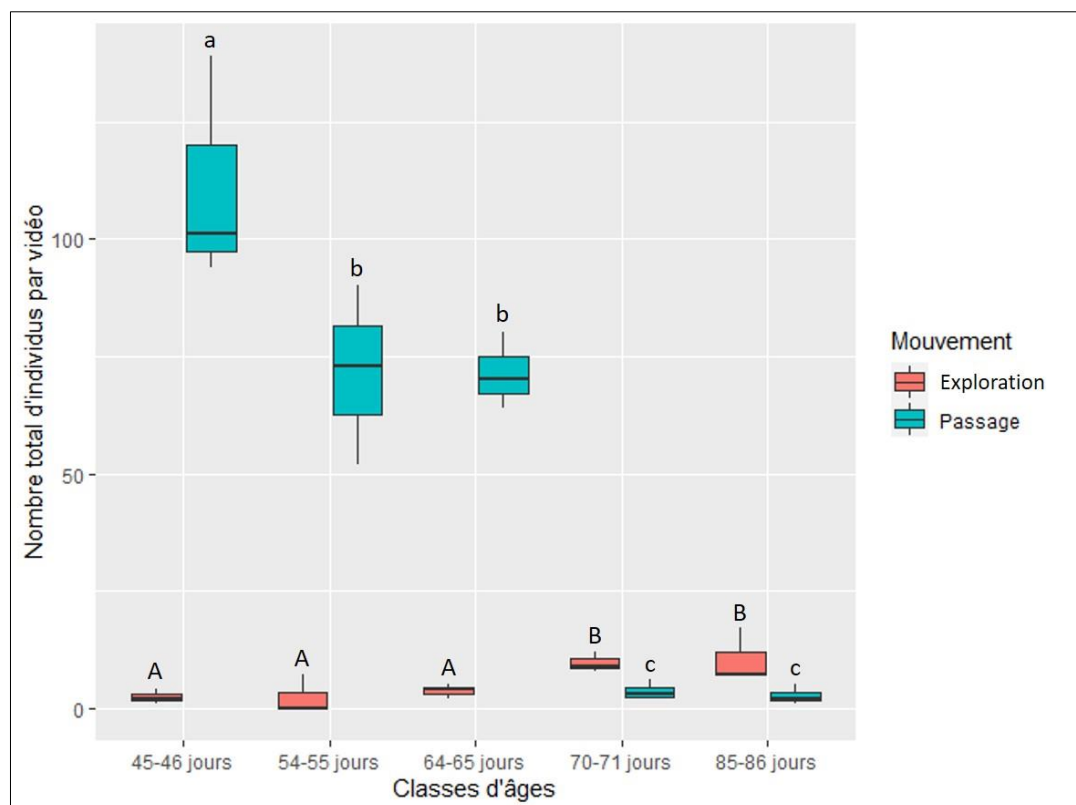


Figure 9 : Nombre d'individus observés par vidéo en « Passage » et en « Exploration » en fonction des classes d'âges ; les lettres majuscules et minuscules indiquent les groupes statistiques déduits des tests de comparaison deux à deux de Wilcoxon au sein de chaque catégorie de mouvement (risque α de 5%).

Le nombre d'individus par banc sur les vidéos des classes 45-46, 54-55 et 64-65 jours était plus variable et a atteint 42 poissons dans un même banc à 64-65 jours. A 70-71 jours et 85-86 jours, les bancs observés ne comportaient pas plus de 5 individus (*Figure 11b*). Les poissons en « Exploration » étaient majoritairement isolés à tous les âges étudiés (proportions moyennes toujours supérieures à 81%) ; on constate cependant quelques individus en bancs dispersés à 70-71 jours (moyenne des proportions à 19%).

Les poissons réalisant un passage franc dans la section étaient majoritairement en banc à 45-46, 54-55 et 64-65 jours (proportions moyennes à plus de 83% pour les 3 classes d'âges). La moyenne des proportions d'individus en bancs serrés pour la classe 45-46 jours était supérieure à celle de la classe 64-65 jours (64% contre 37%). A 70-71 jours, la proportion moyenne d'individus en banc était moins importante (15%), et à 85-86 jours, celle-ci est de 54 (sur seulement 8 individus) (*Figure 11a*).

3. DISCUSSION

3.1. Biais de l'étude

Le faible nombre de vidéos exploitables, dû aux aléas techniques d'enregistrement, et un temps de traitement des vidéos relativement long ont certainement limité la robustesse des analyses. Il aurait été idéal de pouvoir traiter des vidéos réparties sur plusieurs cycles complets de 24h et d'obtenir des répliques de données comportementales, de même pour les différents âges étudiés.

De plus, les données traitées provenaient de l'observation d'un même lot de poissons sur un même habitat et il n'était donc pas possible de prendre en compte les effets éventuels des caractéristiques hydrauliques, des variabilités génétiques et de la densité d'individus sur le comportement. On ne peut donc pas raisonnablement extrapoler les résultats de cette étude à l'échelle des populations de grande alose.

La nuit, l'absence d'individus qui progressaient dans la zone fond pourrait être liée au manque de visibilité pour cette zone. Par ailleurs, les résultats issus des observations nocturnes sont à interpréter avec précaution car il n'existe à ce jour aucun travail prouvant que les jeunes stades de grande alose sont insensibles à la lumière infrarouge.

Pour ce qui est de l'analyse du comportement social, une expérience visant à étudier la mise en place de l'agrégation chez les jeunes stades d'alose savoureuse (*Alosa sapidissima*), considérait que les individus étaient en banc lorsqu'ils étaient à une distance inférieure ou égale à une fois la longueur totale de leur corps (Ross & Backman, 1992). Cette expérimentation ayant été réalisée en réservoirs de 0,5 m³ avec absence de courant, ce critère a été revu à la hausse pour les besoins de la présente étude. La distance inter-individus pour la définition d'un banc a été portée à un maximum de 5 fois leur longueur totale, ce qui semblait plus pertinent au vu d'observations réalisées au préalable (Baumann, *comm. pers.*). La mesure de ces distances ayant été faite par estimation de l'observateur, il pouvait également exister des biais liés à l'appréhension de la perspective horizontale dans le chenal des rivières artificielles.

3.2. Comportement des jeunes aloses au regard du rythme circadien

Premièrement, le choix de discriminer les individus selon les deux types de mouvements généraux rencontrés lors des observations (« Passage » et « Exploration ») paraît pertinent. Il s'agissait de deux patterns comportementaux bien distincts, principalement définis par la vitesse de nage (estimée au ressenti par l'opérateur) et le type de nage des individus.

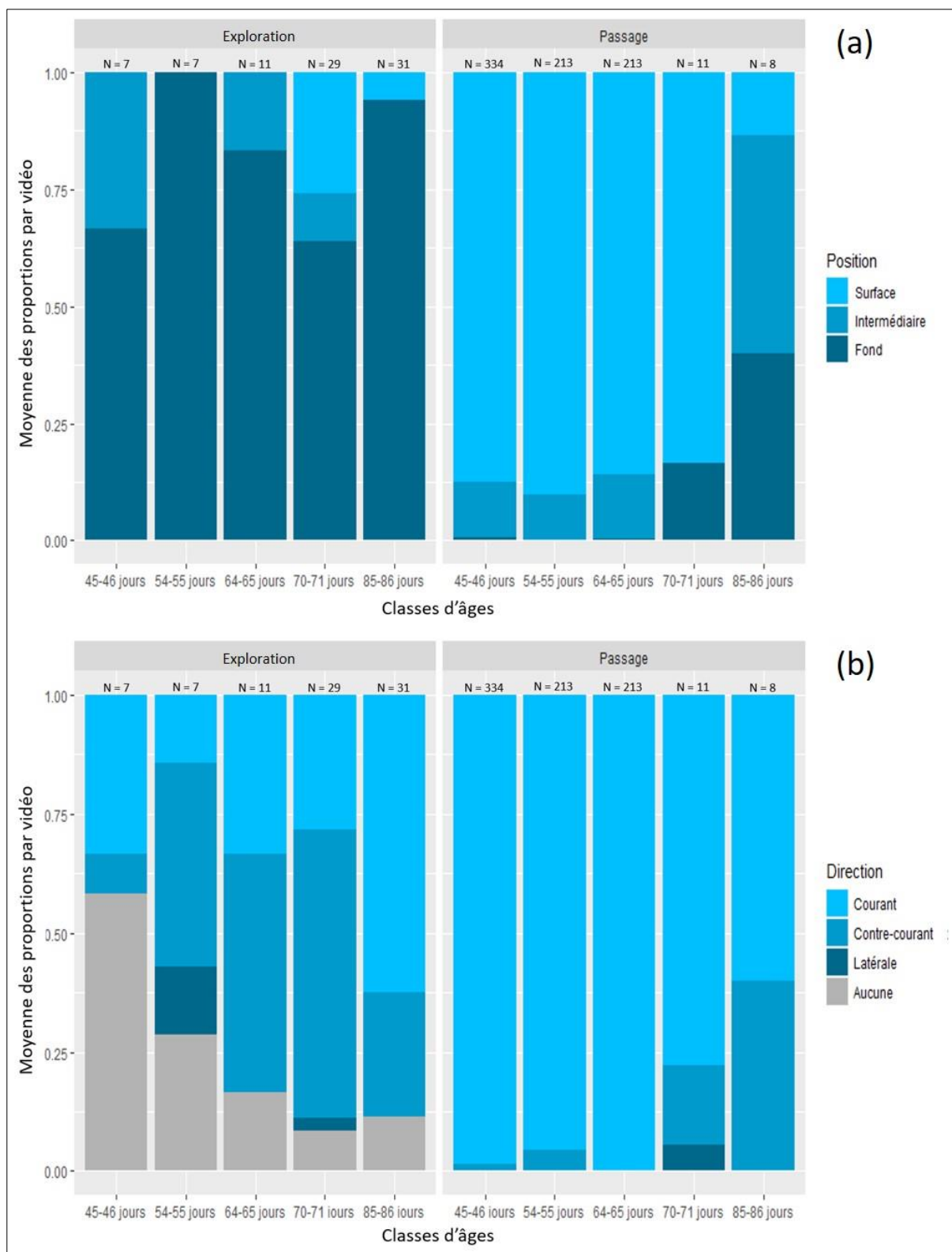


Figure 10 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités de position dans la colonne d'eau (a) et de la direction de nage (b) en fonction des classes d'âges ; les nombres d'individus correspondants sont présentés en haut des barres.

Séparer les poissons nageant lentement en explorant la section et ceux passant rapidement de part et d'autre a permis en effet de mettre en évidence des différences claires de comportement entre ces catégories. Selon une étude rétrospective menée sur des otolithes de grandes aloses adultes du système GGD (Lochet *et al*, 2008), les juvéniles se trouveraient encore en eau douce entre 58 et 123 jours, la tolérance à l'eau de mer se mettant en place aux alentours de 69 jours (Leguen *et al*, 2007). L'âge choisi pour étudier le comportement des jeunes aloses en fonction du rythme circadien (54-55 jours) se base donc sur cette estimation, de manière à reproduire des conditions où elles évolueraient encore en eau douce.

Aucune variation majeure de conditions climatiques et de températures d'eau ($21,05 \pm 0,56$ °C) n'a été constatée sur la période étudiée (26-28 juillet). Les différences de comportement observées n'étaient donc probablement pas liées à une variation de température.

Les premiers résultats mettent en avant une variation du nombre de poissons observés sur la période étudiée, selon le moment de la journée : le nombre de passages comptés était en effet beaucoup plus important entre 9h30 et 18h30. La luminosité pourrait ainsi avoir une influence sur l'activité des alosons.

Les analyses des vidéos réalisées dans le cadre de cette étude ont permis de mettre en avant des différences de comportements chez les jeunes grandes aloses en rivières artificielles, entre certains moments du cycle journalier. Durant le jour, une grande majorité des poissons observés réalisaient des passages francs en surface en descendant le courant, le plus souvent en bancs. En comparaison, les poissons nageant de façon exploratoire étaient moins nombreux et se situaient principalement près du fond, nageant en direction de l'amont et de manière isolée. La nuit, les alosons en « Exploration » étaient majoritaires et nageaient principalement en se maintenant à contre-courant, plutôt en zone intermédiaire ou proches de la surface.

On peut donc supposer que l'activité de nage des jeunes aloses augmente sur la phase diurne du cycle journalier, induisant une probabilité d'observation d'individus supérieure. La grande proportion de poissons en passage observés la journée, et la dominance du comportement d'exploration la nuit confortent cette hypothèse.

Les différences de comportement observées pourraient s'expliquer par l'influence du rythme circadien sur les mécanismes d'activité alimentaire, de repos et de déplacement des juvéniles de grande alose. Les résultats de cette étude concordent avec les observations de Esteves & Andrade (2008) sur la rivière Mira (Portugal), qui suggéraient la présence de juvéniles de grande alose en surface pendant la journée. Véron (2003), ainsi que Baglinière & Elie (2000) avaient également avancé l'hypothèse selon laquelle les juvéniles possèderaient une activité majoritairement diurne et s'intensifiant à la mi-journée.

En termes de renseignements généraux sur le comportement des juvéniles de grande alose, ces résultats seraient également les premiers à démontrer une absence presque totale de formation de bancs durant la nuit. Il était à ce jour uniquement considéré un comportement de dévalaison en bancs durant la journée chez les jeunes stades de grande alose (Baglinière *et al*, 2003).

3.3. Comportement des jeunes aloses au regard de l'ontogénie

Le lever et le coucher du soleil impose au comportement et à l'activité des poissons un ensemble de contraintes prévisibles, il s'agit de moments de transition qui peuvent influencer leur activité alimentaire (Zhadanova & Reeb, 2006). Le créneau horaire choisi pour étudier le comportement des jeunes aloses en fonction de leur ontogénie se situait suffisamment éloigné de l'aube et du crépuscule et permettait ainsi d'éviter ces périodes particulières, risquant de biaiser l'analyse. En revanche, la possible influence des variations de conditions météorologiques sur le comportement n'a pas pu être prise en compte.

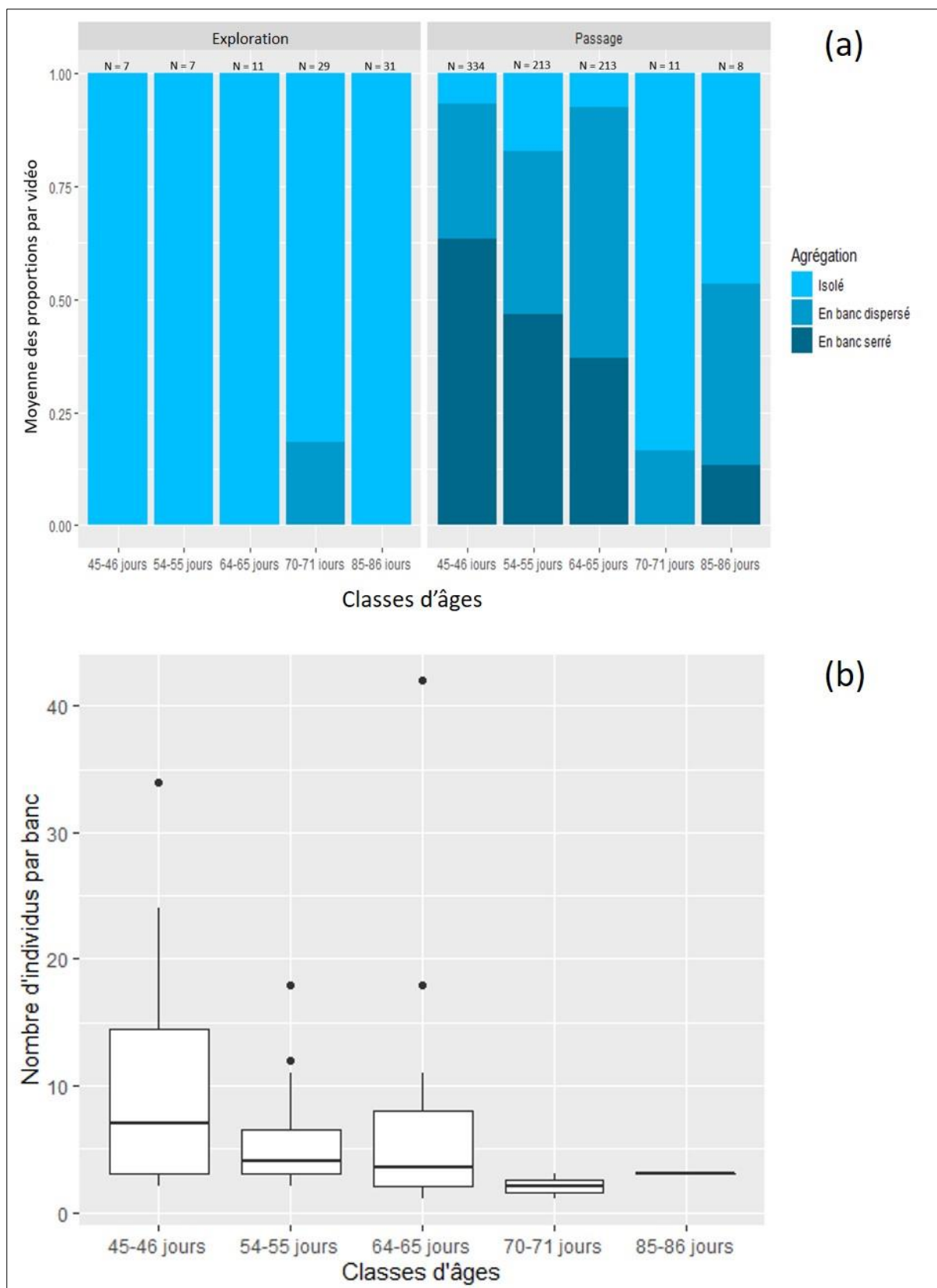


Figure 11 : Histogrammes des proportions moyennes d'individus en « Exploration » et « Passage » pour les différentes modalités d'agrégation en fonction des classes d'âges, avec nombres d'individus correspondants présentés en haut des barres (a) ; distribution de la taille des bancs en fonction des classes horaires (b).

Pour les deux dernières classes d'âges étudiées (70-71 jours et 85-86 jours), le nombre total d'individus par vidéo était bien inférieur aux classes d'âge précédentes (45-46, 54-55 et 64-65 jours). Les différences d'effectifs entre ces classes d'âges s'accompagnaient également de changements drastiques de comportements. La nage en passage franc près de la zone surface, en descendant le courant et en banc était un comportement prépondérant pour les alosons observés aux 3 classes d'âges inférieurs à 65 jours. A contrario, les alosons de 70-71 jours et 85-86 jours se distinguaient par une nage davantage exploratoire, généralement proche du fond, sans direction claire ou en direction de l'amont. Une raréfaction importante des individus en banc a été mise en évidence au-delà de 70 jours.

Chez la grande alose, les facteurs qui déterminent la durée de résidence en eau douce chez les jeunes stades de vie sont encore méconnus (Lochet *et al*, 2008 ; Leguen *et al*, 2007). Seule la mise en place de l'hypo-osmorégulation a été étudiée sur des âges entre 18 et 74 jours après éclosion, et a permis d'identifier une tolérance au sel apparaissant aux alentours de 69 jours. Selon Lochet *et al* (2008), l'âge médian d'initiation de la dévalaison chez les juvéniles de grandes aloses, estimé à partir d'une étude otholitique menée sur 47 adultes échantillonnés en 2003 sur le système GGD, serait de 88 jours. Les résultats de la présente étude suggèrent des changements de comportement relativement importants chez les jeunes grandes aloses observées à l'approche de cet âge. On peut alors supposer qu'à partir de 2,5 mois environ, des processus physiologiques inhérents au développement ontogénique des individus, dont notamment l'initiation de la dévalaison, pourraient expliquer les différences comportementales observées lors de cette expérimentation. Il est en revanche difficile de les interpréter, étant donné les caractéristiques du milieu expérimental que sont les rivières artificielles (milieu fermé).

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Dans un contexte de déclin des populations de grande alose et de manque de connaissances sur l'écologie générale des jeunes stades de cette espèce, le but de la présente étude était d'apporter des éléments informatifs quant au comportement d'individus âgés de 1 à 3 mois en milieu expérimental, et plus particulièrement au regard de l'influence du cycle journalier et du développement ontogénique.

Les données récoltées dans le cadre de cette analyse de vidéos en rivière artificielle ont permis de corroborer une différenciation des comportements de nage et d'agrégation au cours d'un cycle de 24h chez des juvéniles de grande alose âgées de 54-55 jours, semblant mettre en avant une influence de la luminosité sur leur activité générale. Entre 45 et 86 jours, il a également été montré des modifications comportementales majeures, notamment à l'approche de 70 jours, un âge qui correspondrait à l'initiation de la dévalaison en milieu naturel.

Il s'agit ici de la première étude apportant de tels résultats sur le comportement des post-larves et juvéniles de grande alose âgées de 1 à 3 mois. Réalisées en milieu expérimental, ces analyses sont difficilement transposables de manière directe au milieu naturel, mais constituent une piste de recherche intéressante pour la conservation de l'espèce. En effet, l'étude du comportement des juvéniles pourrait permettre de mieux appréhender leur utilisation de l'habitat, et de mieux comprendre la cinétique de dévalaison. Il conviendrait alors de réaliser des études similaires plus poussées, permettant d'identifier avec plus de certitudes les facteurs environnementaux ayant une influence sur le comportement des jeunes stades de grande alose. Pour cela, recentrer les analyses en milieu expérimental sur des âges inférieurs et en comparant différentes conditions d'élevage en continu constituerait un axe de travail intéressant.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Acolas M.L., Véron V., Jourdan H., Bégout M.L., Sabatié M.R., & Baglinière J.L., Upstream migration and reproductive patterns of a population of allis shad in a small river (L'Aulne, Brittany, France). ICES Journal of Marine Science, 63(3), p476-484, **2006**.

Aprahamian M. W., Aprahamian C. D., Baglinière J. L., Sabatié R., & Alexandrino P., *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp. literature review and bibliography. R & D Technical Report W1-014. TR. Bristol. American Fisheries Society Symposium 35, p103-124, **2003**.

Aries A., Caractérisation du milieu trophique, étude du régime et des préférences alimentaires des juvéniles de grande alose (*Alosa alosa*) en rivières artificielles. Mémoire de stage de 2^{ème} année de Master Biologie Ecologie et Evolution à l'Université de Montpellier, INRAE, **2019**.

Baglinière, J.L., Le genre *Alosa* sp. In: Baglinière, J.L., Elie, P., ed. Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp). Paris: Cemagref-Inra. pp. 3-30, **2000**.

Baglinière J. L., Sabatié M. R., Rochard E., Alexandrino P., & Aprahamian M. W., The allis shad *Alosa alosa* : biology, ecology, range, and status of populations. In American Fisheries Society Symposium Vol. 35, p85-102, **2003**.

Baumann L., *communication personnelle*, **avril 2020**.

Cattanéo F., Grimardias D., Carayon M., Persat H., & Bardonnnet A., A multidimensional typology of riverbank habitats explains the distribution of European grayling (*Thymallus thymallus* L.) fry in a temperate river. In Ecology of Freshwater Fish, Vol. 23, p527–543, **2014**.

De Groot S.J., A review of the past and present status of anadromous fish species in the Netherlands : is restocking the Rhine feasible ? Hydrobiologia, 478, p205-218, **2002**.

Esteves E., & Andrade J. P., Diel and seasonal distribution patterns of eggs, embryos and larvae of Twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in a lowland tidal river. Acta Oecologica 34, p172–185, **2008**.

Jatteau P., Bardonnnet A., Belaud A., Dauba F., Sabatie R., & Veron V., Ecologie des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* - contribution à la connaissance des habitats colonisés avant la dévalalson. Etude Cemagref Groupement de Bordeaux N°92 - Cemagref, INRA, ENSAR, ENSAT, GRISAM - Rapport final, **2004**.

Jatteau P., Drouineau H., Charles K., Carry L., Lange F., & Lambert P., Thermal tolerance of allis shad (*Alosa alosa*) embryos and larvae: Modeling and potential applications. Aquatic Living Resources, 30, **2017**.

Lambert P., Jatteau P., Paumier A., Carry L., & Drouineau H., Allis shad adopts an efficient spawning tactic to optimise offspring survival. Environmental Biology of Fishes, 101(2), p315–326, **2017**.

Lassalle G., Beguer M., Beaulaton L., & Rochard E., Learning from the Past to Predict the Future: Responses of European Diadromous Fish to Climate Change. In Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment, 69 (January 2016), p175–193, **2009**.

Lê S., Josse J., Husson F., FactoMineR: A Package for Multivariate Analysis. Journal of Statistical Software, 25(1), p1–18, **2008**.

Leguen I., Véron V., Sevellec C., Azam D., Sabatié, M. R., Prunet P. & Baglinière J. L., Development of hypoosmoregulatory ability in allis shad *Alosa alosa*. Journal of Fish Biology 70, p630–637, **2007**.

Limburg K. E., & Waldman J. R., Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. BioScience, Vol. 59 (11), p955–965, **2009**.

Lochet A., Jatteau P., Tomás J., & Rochard E., Retrospective approach to investigating the early life history of a diadromous fish: Allis shad *Alosa alosa* (L.) in the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. Journal of Fish Biology, 72(4), p946–960, **2008**.

Mota M., & Antunes C., A preliminary characterisation of the habitat use and feeding of Allis shad (*Alosa alosa*) juveniles in the Minho River tidal freshwater wetlands. In Limnetica, Vol. 31 (1), p165-172, **2012**.

Paumier A., Drouineau H., Boutry S., Sillero N., & Lambert P., Assessing the relative importance of temperature, discharge, and day length on the reproduction of an anadromous fish (*Alosa alosa*). Freshwater Biology, 00, p1-11, **2019**.

R Core Team, R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, **2019**.

Ross R. M., & Backman T. W. H., Mechanisms and function of school formation in subyearling American shad (*Alosa sapidissima*). In Journal of Applied Ichthyology Vol. 8(1-4), p143-153, **1992**.

Rougier T., Lambert P., Drouineau H., Girardin M., Castelnaud G., Carry L., Aprahamian M., Rivot E., & Rochard E., Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? ICES Journal of Marine Science, 69(10), p1082-1811, **2012**.

Stoll S., & Beeck P., Larval fish in troubled waters - is the behavioural response of larval fish to hydrodynamic impacts active or passive? Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques, 69(10): p1576-1584, **2012**.

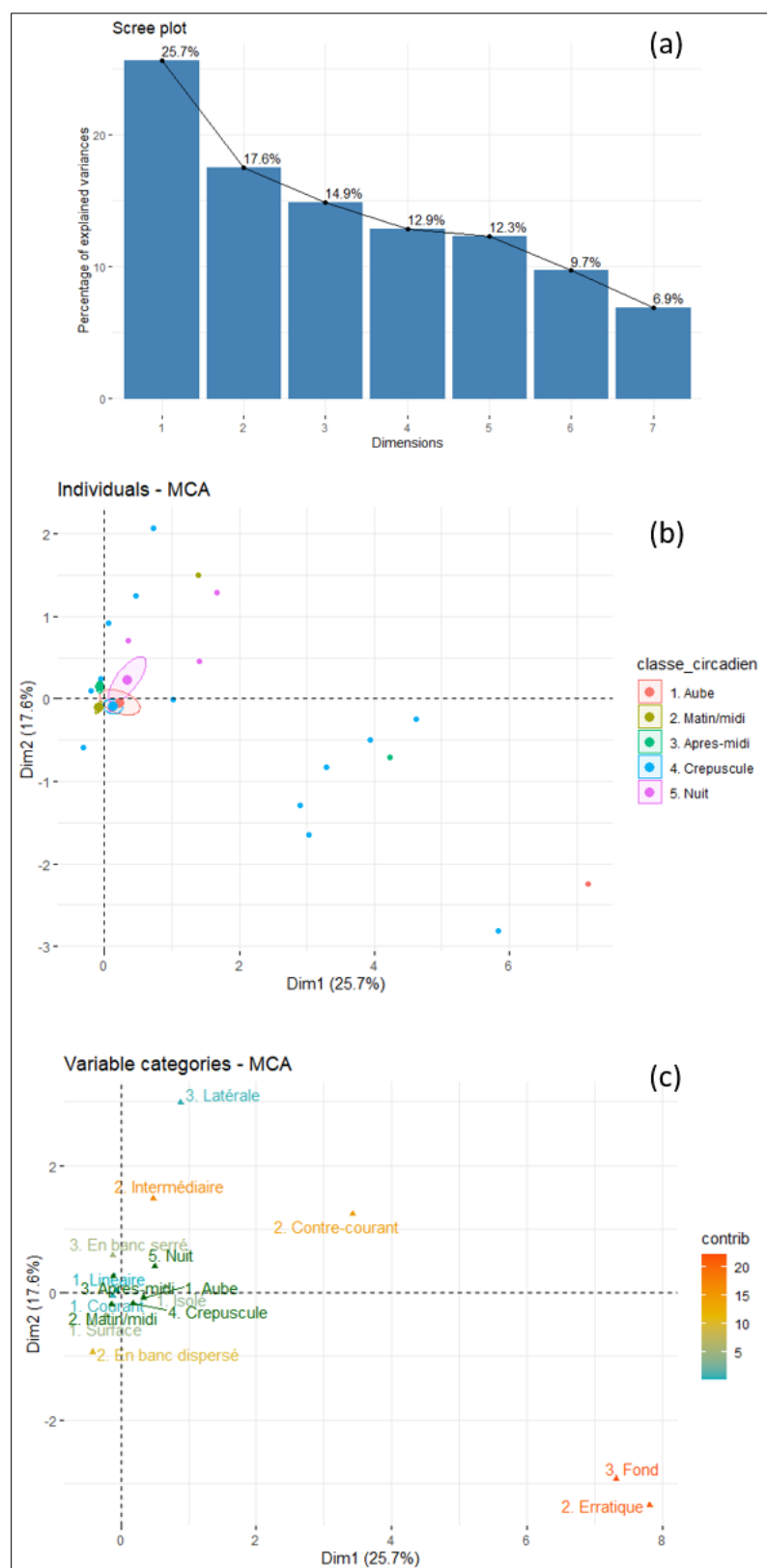
Taverny C., Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) dans le système fluvio-estuarien de la Gironde : Pêche, Biologie, Ecologie. Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, 507p, **1991**.

Taverny C., Cassou-Leins J. J., Cassou-Leins F., & Elie P., De l'œuf à l'adulte en mer. In J. L. Baglinière & P. Elie (Eds.), Les aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp), p93–124. Paris: Cemagref–Inra, **2000**.

Véron V., Jatteau P., & Bardonnnet A., First results on the behavior of young stages of allis shad *Alosa alosa*. In Biodiversity, status, and conservation of the World's shads, LIMBURG K.E., WALDMAN J.R., AFS, p.241-251, American Fisheries Society Symposium 35, **2003**.

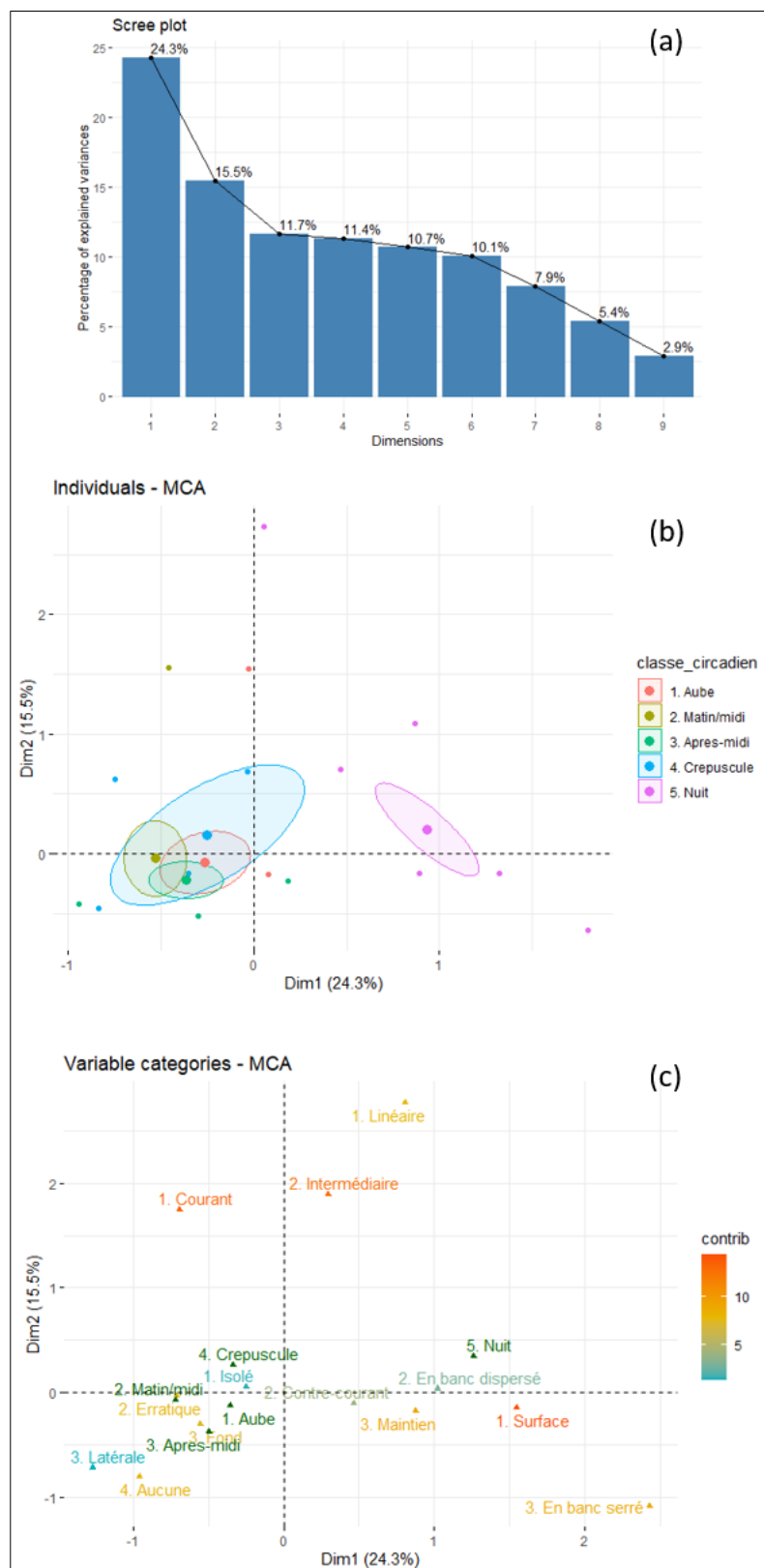
Zhdanova I., & Reebs S., Circadian Rhythms in Fish. In Behaviour and Physiology of Fishes, K.A Sloman, R.W. Wilson, S. Blashine ; Fish Physiology, Elsevier, New YorkEditors, vol. 24, p197-238, **2006**.

ANNEXES



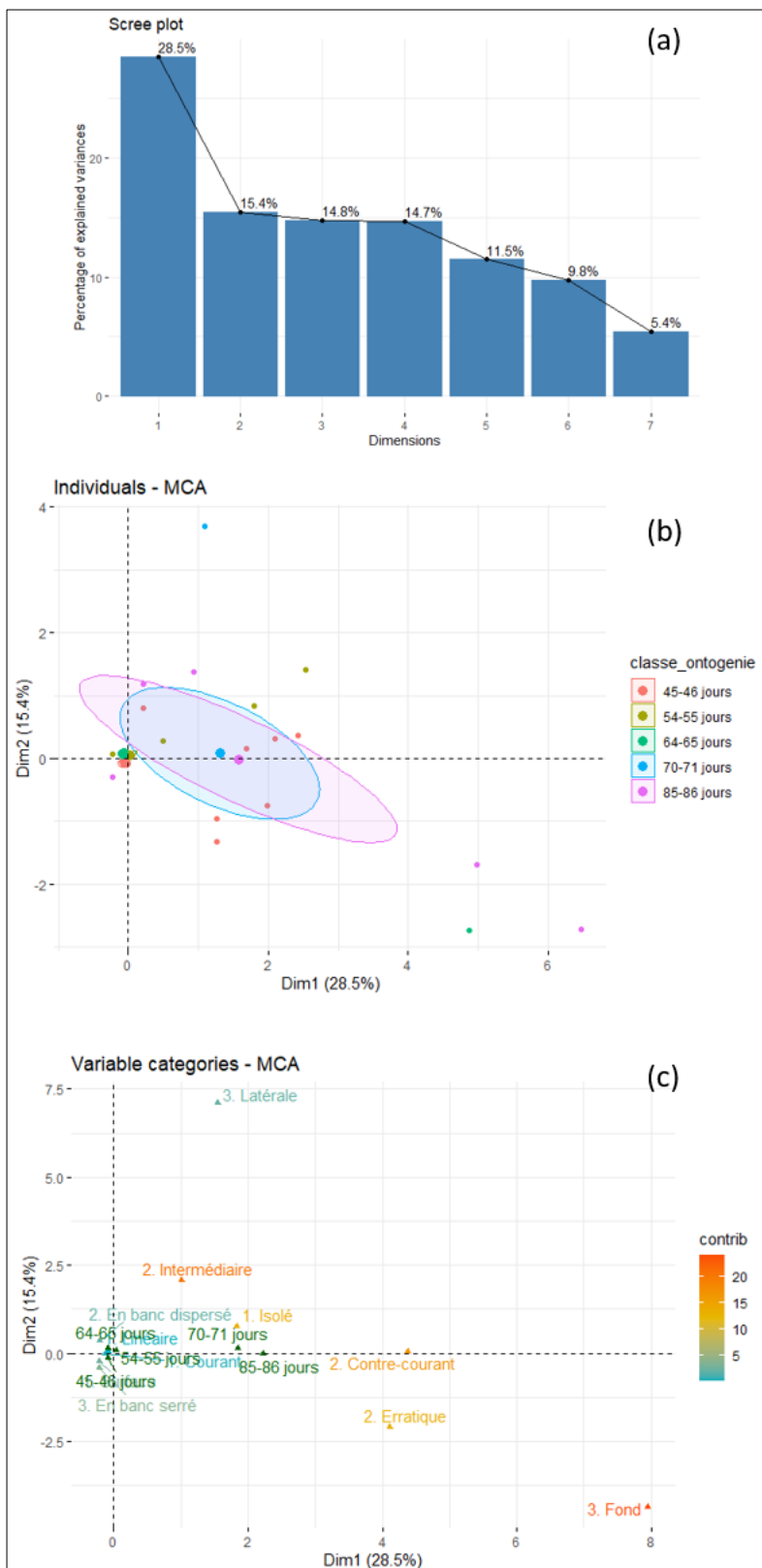
Annexe 1 :

Résultats de l'ACM réalisée sur les variables de position dans la colonne d'eau, de direction de nage, de type de nage et d'agrégation pour les individus en « **Passage** » avec classes horaires (i.e. classe_circadien) comme variable qualitative supplémentaire ; pourcentages de variances expliquées par chaque dimension (a), représentation des individus projetés sur les axes avec coloration par classes horaires et ellipses de confiance (b), représentation de la variable supplémentaire (en vert), et des modalités de chaque variable de comportement avec un gradient de couleur selon leur contribution à la définition des dimensions (c)



Annexe 2 :

Résultats de l'ACM réalisée sur les variables de position dans la colonne d'eau, de direction de nage, de type de nage et d'agrégation pour les individus en « **Exploration** » avec classes horaires (i.e. classe_circadien) comme variable qualitative supplémentaire ; pourcentages de variances expliquées par chaque dimension (a), représentation des individus projetés sur les axes avec coloration par classes horaires et ellipses de confiance (b), représentation de la variable supplémentaire (en vert), et des modalités de chaque variable de comportement avec un gradient de couleur selon leur contribution à la définition des dimensions (c)



Annexe 3 :

Résultats de l'ACM réalisée sur les variables de position dans la colonne d'eau, de direction de nage, de type de nage et d'agrégation pour les individus en « **Passage** » avec classes d'âges (i.e. classe_ontogenie) comme variable qualitative supplémentaire ; pourcentages de variances expliquées par chaque dimension (a), représentation des individus projetés sur les axes avec coloration par classes horaires et ellipses de confiance (b), représentation de la variable supplémentaire (en vert), et des modalités de chaque variable de comportement avec un gradient de couleur selon leur contribution à la définition des dimensions (c)

RESUME

Appartenant à la famille des Clupéidés, la grande alose (*Alosa alosa*) est un poisson migrateur potamotouque anadrome, réalisant sa reproduction en eau douce tandis que la majorité de la phase de grossissement est effectuée en milieu marin. Bien que classée par l'IUCN en 2019 au statut « Danger Critique » au niveau national, les connaissances biologiques des juvéniles d'aloses pendant leur phase de croissance en eau douce restent très limitées. Le comportement et l'utilisation de l'habitat par les juvéniles avant leur phase de dévalaison ne sont encore que très peu renseignés. L'objectif de cette étude était de caractériser l'influence du rythme circadien et du développement ontogénique sur le comportement de jeunes grandes aloses de 1 à 3 mois, élevées en rivière artificielle. Le placement dans la colonne d'eau, les directions de nage, le type de nage ou encore le comportement social ont été analysés par vidéo. A 54-55 jours, les résultats montrent des modifications de comportement principalement entre le jour et la nuit, avec une activité de nage en surface dans le sens du courant, en bancs, plus importante la journée. On trouve à contrario davantage d'individus solitaires, en exploration, se maintenant à contre-courant pendant la nuit. Un net changement comportemental est également apparu à partir de 70 jours en comparaison avec les individus observés entre 45 et 65 jours. Les individus plus âgés semblaient ne plus descendre le courant et étaient observés proches du fond en exploration, tandis qu'aux âges inférieurs c'était un comportement de passages, en bancs et en direction du courant qui était majoritairement mis en avant. La poursuite de travaux sur l'écologie comportementale des juvéniles de grandes aloses pourrait avoir un intérêt certain pour la conservation de l'espèce.

Mots clés : Ecologie comportementale / Ecologie aquatique / Ichtyologie / Grande alose / Habitat

ABSTRACT

Belonging to the Clupeids family, the allis shad (*Alosa alosa*) is an anadromous fish, classified by the IUCN in 2019 as "Critically Endangered" in France. Biological knowledge of juveniles during their growth phase in freshwater remains very limited. The behavior and use of habitat by juveniles before their migration phase are still very little known. The objective of this study was to characterize the influence of circadian rhythm and ontogenic development on the behavior of YOY Allis shad, 1 to 3 months old, reared in artificial rivers. The placement in the water column, swimming directions, type of swimming and social behaviour were analysed by video. At 54-55 days, the results show changes in behaviour mainly between day and night. Surface swimming activity in the direction of the current, in shoals, seems to be more important during the day. On the other hand, there were more solitary individuals, exploring, maintaining themselves against the current during the night. A clear behavioural change also appeared from 70 days compared to individuals observed between 45 and 65 days. Older individuals no longer seemed to descend the current and were observed close to the bottom, in exploration, while at younger ages it was a behavior of passage, in large groups and in the direction of the current that was mostly observed. Further work on the behavioural ecology of juvenile allis shad could be of interest for the conservation of the species.

Key words : Behavioral ecology / Aquatic ecology / Ichthyology / Allis shad / Habitat