



HAL
open science

Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes chez la grande alose *Alosa alosa* et l'alose feinte *Alosa fallax* : apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes

Aude Lochet

► **To cite this version:**

Aude Lochet. Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes chez la grande alose *Alosa alosa* et l'alose feinte *Alosa fallax* : apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes. Sciences de l'environnement. Doctorat de l'université Bordeaux I, discipline océanographie, 2006. Français. NNT: . tel-02588370

HAL Id: tel-02588370

<https://hal.inrae.fr/tel-02588370v1>

Submitted on 15 May 2020

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.

UNIVERSITE BORDEAUX I
ECOLE DOCTORALE SCIENCES DU VIVANT-GEOSCIENCES-SCIENCES DE
L'ENVIRONNEMENT

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE BORDEAUX I

Discipline : OCEANOGRAPHIE

**DEVALAISON DES JUVENILES ET TACTIQUES
GAGNANTES CHEZ LA GRANDE ALOSE *Alosa alosa* ET
L'ALOSE FEINTE *Alosa fallax* :**

***Apports de la microchimie et de la microstructure des
otolithes***



présentée et soutenue publiquement le 19 juin 2006

par

Aude Lochet

Après avis de :

Mme Karin LIMBURG (Associate Professor, Université de New York), rapporteur

M. Jean-Luc BAGLINIERE (Directeur de Recherche, INRA), rapporteur

M. Alain BOUDOU (Professeur, université Bordeaux I), président

M. Eric ROCHARD (Directeur de Recherche, Cemagref), directeur de thèse

M. Benoît SAUTOUR (Maître de Conférence, Université Bordeaux I), examinateur

M. Javier TOMAS (Chercheur, IMEDEA), examinateur

N° d'ordre : 3168

UNIVERSITE BORDEAUX I
ECOLE DOCTORALE SCIENCES DU VIVANT-GEOSCIENCES-SCIENCES DE
L'ENVIRONNEMENT

T H E S E

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE BORDEAUX I

Discipline : OCEANOGRAPHIE

**DEVALAISON DES JUVENILES ET TACTIQUES
GAGNANTES CHEZ LA GRANDE ALOSE *Alosa alosa* ET
L'ALOSE FEINTE *Alosa fallax* :**
***Apports de la microchimie et de la microstructure des
otolithes***

présentée et soutenue publiquement le 19 juin 2006

par

Aude Lochet

Photo de couverture : à gauche, juvénile de grande alose (longueur totale 15 cm), à droite, juvénile d'alose feinte (longueur totale 16 cm).

REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier les membres de ce jury : Karin Limburg, pour l'honneur qu'elle m'a fait en acceptant d'être rapporteur de ce travail et en s'attelant à la lecture d'une thèse écrite dans une langue étrangère ; Jean-Luc Baglinière, avec qui j'ai réalisé mon premier travail de recherche et je suis ravie qu'aujourd'hui, il soit à nouveau juge de mon travail ; Benoît Sautour, que je remercie beaucoup pour les conseils avisés qu'il a pu me donner tout au long de ce travail ; Alain Boudou qui, malgré un emploi du temps très chargé, a accepté d'être président de ce jury.

C'est avec un grand plaisir que j'adresse ce paragraphe à deux personnes, qui ont énormément compté dans l'aboutissement de ce travail. Eric Rochard, avec qui j'ai passé trois années de thèse super autant sur le plan scientifique qu'humain ! « Merci de m'avoir aidée à prendre sur moi, en me faisant confiance tout au long de ce travail et de t'être rendu si disponible ». Javier Tomas, dont le soutien et l'enthousiasme m'ont été très précieux. « Merci d'avoir partagé tes connaissances avec autant de générosité et pour ta joie de vivre si communicative ! » Merci à vous deux.....

Je suis reconnaissante envers Paul Gonthier, pour les excellentes conditions de travail dont j'ai pu bénéficier, ainsi qu'envers toutes les personnes qui m'ont aidée dans la collecte des données : Francis Dauba (ENSAT) ainsi que les pêcheurs professionnels (messieurs Brieux, Gauthier, Delais, Montillaut, de Palacio). Citons le cas un peu particulier de Bernard et Jean-François, avec qui j'ai partagé des campagnes d'échantillonnage en estuaire totalement infructueuses en alosons mais tellement riches en bonne humeur et gastronomie (vive le porto !). Merci également à l'ensemble du personnel de la station de St Seurin sur Isle pour l'énorme travail qu'ils ont réalisé. Enfin, un grand merci à Philippe Jatteau, avec qui j'ai étroitement collaboré : « merci pour ton aide, ton écoute et ta gentillesse ».

Malgré les moments « déprimants » que j'ai pu passer en compagnie de la microsonde, j'en garderai tout de même un excellent souvenir grâce à Michel Lahaye (CeCaMa), toujours de bonne humeur et enclin à plaisanter (« merci pour l'achat des haut-parleurs !!! »). Je remercie vivement Elisabeth Sellier (CREMEM) pour les sympathiques séances de MEB, Régine Maury-Brachet (LEESA) pour sa collaboration sur les aspects contamination au mercure et enfin Alexia Legeay, qui a guidé mes premiers pas dans l'enseignement. En terme de collaboration cemagrefienne, merci à l'ex équipe Qualité des Eaux, pour avoir mis à ma disposition le matériel d'observation et avoir apporté des moments de distraction lors

de la période monotone du comptage des stries. Merci surtout à Matt (« on ira boire un verre au banana café » !) pour son aide constante et pour les fous rires.

Merci à tous mes p'tits collègues, en particulier : Jérèm' (toujours présent même s'il est loin !), Françoise (ma « hot line » microsonde le week end !), Patrick et Lolo (le duo infernal spécialisé dans la « torture »... mais on les aime bien quand même !!!), Stéph (nos excellents dîners au cemagref resteront de bons moments !), Béné (Miss « Sex & the city »), Hélène (merci pour les canelés et autres gourmandises !), Mélanie (la reine de Bali !), Christophe (merci pour le temps passé à me relire), Anne So (et ses blagues à deux balles) ainsi que Gasp et Manu. Sans oublier Roro, Francky, Loïc, Christine, Philippe, Patricia, Michel, Gérard, Mario et tous les autres....Un merci particulier pour Géraldine, ma coloc de bureau, pour son amitié et pour avoir si consciencieusement veillé au maintien de mon taux de magnésium durant les mois de rédaction ! Je remercie Philippe Camoin, pour son aide sur les aspects photo, cartes...ainsi que tout le personnel de la Doc, Chantal, Patou, Rémi, Marie-Pierre et Muriel, pour leur gentillesse et leur efficacité.

Merci à Marina et Stéphanie, pour leur travail sérieux.

Je dédie ce travail à mes ami(e)s : Marie et Philippe (qui m'ont si gentiment accueillie quand j'étais SCF : Sans Cumulus Fixe), Clara, Anne-So, Kundi, Christelle, Christelle-Aude, Magali, Camille et Eric & Co, Noémie, Laet, Karine....toutes les personnes qui m'ont soutenue par leur amitié ou qui ont fait preuve de beaucoup de générosité (je pense particulièrement à Jean Pierre et Roxanne).

Enfin, ce travail est également dédié à ma famille, en particulier mes parents, pour leurs encouragements constants et leur capacité à me supporter (même quand c'est l'année du bac !!!).

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1. CADRE THEORIQUE ET ETAT DES CONNAISSANCES	11
1.1 Cadre théorique de l'étude	13
1.1.1 Le mouvement des individus : un phénomène complexe	13
1.1.2 Mouvement et dispersion	14
1.1.3 Anadromie et dispersion.....	15
1.1.4 Pourquoi et comment changer d'habitat ?	15
1.1.5 La dévalaison : une phase particulière de la dispersion.....	18
1.2 La dévalaison : synthèse des connaissances chez le genre <i>Alosa</i>.....	20
1.2.1 Initiation de la dévalaison	20
1.2.2 Colonisation de l'espace en milieu fluvial	21
1.2.3 La phase estuarienne.....	22
1.2.4 Facteurs influençant la dévalaison	25
1.2.5 Démarche adoptée.....	27
CHAPITRE 2. PRESENTATION DES ESPECES ET DU MILIEU D'ETUDE	29
2.1 Présentation des espèces	32
2.1.1 Position systématique	32
2.1.2 L'aire de répartition	33
2.1.3 Cycle biologique.....	34
2.1.4 Remontée migratoire des géniteurs.....	35
2.1.5 La reproduction	36
2.1.6 Régime alimentaire	37
2.1.7 Les aloses en milieu marin	38
2.2 L'estuaire de la Gironde : le milieu d'étude.....	38
2.2.1 Les caractéristiques hydrodynamiques de l'estuaire de la Gironde	39
2.2.1.1 Hydrodynamisme de l'estuaire de la Gironde (débit fluvial et marées).....	39
2.2.1.2 Physico-chimie de l'estuaire de la Gironde (salinité, température).....	40
2.2.2 Le suivi biologique dans l'estuaire de la Gironde.....	41
2.3 Délimitation du cadre d'étude	42
CHAPITRE 3. APPROCHE COUPLEE MICROCHIMIE-MICROSTRUCTURE DE L'OTOLITHE.....	45
3.1 Introduction	47
3.2 L'otolithe : la « boîte noire » des poissons	47
3.2.1 L'oreille interne des poissons	47
3.2.2 Description des otolithes	48
3.2.3 Propriétés des otolithes et leur utilisation en biologie	50
3.3 Quel lien entre la microstructure de l'otolithe et le temps ?	52
3.3.1 Introduction	52
3.3.2 Matériel et Méthodes.....	53
3.3.2.1 Production des larves d'âge connu	53

3.3.2.2	Prélèvement, préparation et observation des otolithes	54
3.3.2.3	Transposition du milieu expérimental au milieu naturel	58
3.3.3	Résultats	58
3.3.3.1	Morphologie des otolithes de grande alose au cours de l'ontogénie	59
3.3.3.2	Dépôt du premier incrément	60
3.3.3.3	Rythme de dépôt des incréments	61
3.3.3.4	Transposition de la méthode d'estimation d'âge aux individus issus du milieu naturel	63
3.3.4	Discussion	65
3.3.4.1	Morphologie des otolithes : les éléments remarquables	65
3.3.4.2	Rythme de dépôt des incréments	67
3.3.4.3	Transposition des résultats au milieu naturel	68
3.3.5	Conclusion	69
3.4	Quel lien entre la microchimie de l'otolithe et l'espace ?	70
3.4.1	Introduction	70
3.4.2	Matériel et Méthodes	71
3.4.2.1	Individus échantillonnés	71
3.4.2.2	Méthodologie	73
3.4.3	Résultats	78
3.4.3.1	Compartiments de salinité pour la grande alose	78
3.4.3.2	Compartiments de salinité pour l'aloise feinte	79
3.4.4	Discussion	81
3.4.4.1	Discrimination du compartiment estuarien	81
3.4.4.2	Limites de la méthode de validation et proposition de compléments	82
3.4.5	Conclusion sur l'approche retenue	84
CHAPITRE 4. LES TACTIQUES GAGNANTES A LA DEVALAISON.	85	
4.1	Introduction	87
4.2	Caractérisation des géniteurs étudiés	87
4.2.1	Introduction	87
4.2.2	Matériel et Méthodes	88
4.2.2.1	Echantillonnage des géniteurs	88
4.2.2.2	Age des géniteurs échantillonnés	89
4.2.3	Résultats	90
4.2.3.1	Caractéristiques biométriques	90
4.2.3.2	Caractéristiques d'âge	91
4.2.3.3	Précision sur l'âge	92
4.2.4	Discussion	93
4.2.4.1	Représentativité des données	93
4.2.4.2	L'attribution de l'âge et ses incertitudes	95
4.3	Changement de compartiment, croissance et événements marquants dans la vie des individus	97
4.3.1	Introduction	97
4.3.2	Matériel et méthodes	97
4.3.3	Résultats	99
4.3.3.1	Histoires migratoires des géniteurs	99
4.3.3.2	Événements marquants dans la vie des individus	103
4.3.3.3	Patron de croissance de l'otolithe au cours de la dévalaison	104
4.3.4	Discussion	106
4.3.4.1	Interprétation de l'augmentation du Sr/Ca	106
4.3.4.2	Confrontation des profils Sr/Ca avec les captures en milieu naturel	107
4.3.4.3	Les événements marquants de la vie des individus	110
4.4	Modalités du changement de compartiment	111
4.4.1	Introduction	111
4.4.2	Matériel et méthodes	111
4.4.2.1	La dévalaison en fonction de la taille	112

4.4.2.2	Validité du modèle de rétrocalcul	114
4.4.3	Résultats	116
4.4.3.1	Caractérisation de la dévalaison	116
4.4.3.2	Influence de la taille et de l'âge	120
4.4.3.3	Influence du sexe	123
4.4.3.4	Influence des conditions environnementales.....	124
4.4.3.5	Influence de la rivière de capture	130
4.4.3.6	Validité du modèle de rétrocalcul	131
4.4.4	Discussion.....	133
4.4.4.1	Le rétrocalcul : validité des tailles rétrocalculées et de la croissance	133
4.4.4.2	Bilan de la dévalaison.....	137
4.4.4.3	Importance des différents compartiments dans la dévalaison	138
4.4.4.4	Dévalaison et contrainte interne chez la grande alose	139
4.4.4.5	Dévalaison et « fenêtre environnementale optimale ».....	140
 CHAPITRE 5. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET IMPACTS DE L'ENVIRONNEMENT..		147
 CHAPITRE 6. DISCUSSION GENERALE ET CONCLUSION.....		169
 BIBLIOGRAPHIE		177

INTRODUCTION

La grande alose *Alosa alosa* Linné, 1758 et l'alose feinte *Alosa fallax* Lacépède, 1803 sont deux espèces de Clupéidés anadromes (ici, le terme « anadromes » désigne des espèces pour qui la reproduction a lieu en fleuve tandis que leur croissance est essentiellement réalisée en mer). Les différents travaux menés sur l'écologie et la biologie de ces espèces ont mis en évidence des traits d'histoire de vie distincts entre ces deux espèces migratrices amphihalines (voir Baglinière & Elie (2000) et Aprahamian *et al.*(2003a) pour une synthèse sur ces aspects). Cependant et comme pour beaucoup de poissons migrateurs, la phase de dévalaison des juvéniles (encore appelés alosons) est mal connue, notamment en ce qui concerne leur passage en milieu estuarien. C'est sur cette partie du cycle biologique de ces deux espèces dans l'estuaire de la Gironde que se focalise ce travail.

Le genre *Alosa* présente une grande plasticité écologique (Baglinière, 2000). Même si la plupart des espèces de ce genre sont migratrices anadromes, certaines, lorsqu'elles y sont contraintes, peuvent présenter des formes résidentes : c'est le cas pour la grande alose (Collares-Pereira *et al.*, 1999), l'alose feinte (O'Maoileidigh *et al.*, 1988), l'alose d'été *A. aestivalis* (Limburg *et al.*, 2001).

En outre, un phénomène d'hybridation entre la grande alose et l'alose feinte a été observé sur différents cours d'eau (Menesson-Boisneau & Boisneau, 1990; Boisneau *et al.*, 1992; Lecorre, 1999; Maitland & Lyle, 2005), produisant des individus hybrides aux caractéristiques morphométriques, méristiques et biométriques intermédiaires entre les deux espèces (Menesson-Boisneau & Boisneau, 1990).

Du fait de leur caractéristique anadrome et des distances qu'elles doivent parcourir entre les habitats d'eau douce et les habitats marins (pour exemple, les grandes aloses sur la Garonne peuvent se reproduire sur des zones situées près de Toulouse, soit à plus de 300 km de la mer), ces espèces sont sensibles aux activités anthropiques, et notamment à la construction d'ouvrages sur les axes principaux des bassins versants, qui constituent des barrières infranchissables pour ces espèces (Assis, 1990; Costa *et al.*, 2001; Waldman & Limburg, 2003). Les activités anthropiques ont ainsi généré une restriction importante de leurs aires de répartition, aussi bien au niveau du bassin versant qu'au niveau continental (Baglinière, 2000). Dans le cas de la grande alose et de l'alose feinte, ces espèces ont actuellement le statut UICN^a d'espèce vulnérable au niveau international (Keith *et al.*, 1992) et sont inscrites dans l'annexe III de la convention de Berne et dans les annexes II et V de la directive « habitats » de la communauté européenne (Aprahamian *et al.*, 2003b; Baglinière *et*

^a Union Internationale pour la Conservation de la Nature

al., 2003) d'où leur prise en compte par le réseau Natura 2000. Alors que ces deux espèces se trouvaient en sympatrie dans bon nombre de bassins versants comme le Rhin (De Groot, 1990), la Severn (Pays de Galles) (Aprahamian & Aprahamian, 1990), l'Oued Sebou (Maroc) (Sabatié, 1993; Sabatié & Baglinière, 2001), on les trouve aujourd'hui en sympatrie essentiellement dans les cours d'eau français, à des abondances plus fortes dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne.

Le genre *Alosa* présente également un intérêt économique. Il est fortement exploité par la pêche professionnelle sur l'ensemble de son aire de répartition (Baglinière, 2000). Dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne, les grandes aloses et les aloses feintes au stade adulte sont exploitées. L'exploitation est plus importante pour la grande alose avec environ 500 tonnes pêchées par an (Castelnaud *et al.*, 2001b; Chanseau *et al.*, 2005) représentant un chiffre d'affaire annuel de 1,3 millions d'euros (Castelnaud *et al.*, 2001b) tandis que pour l'alose feinte, l'exploitation est de l'ordre de 18 tonnes/an, (Aprahamian *et al.*, 2003b). A cette pêche commerciale, s'ajoute une pêche récréative très largement méconnue.

Le passage des juvéniles des habitats de reproduction et de croissance en eau douce à des habitats de croissance marine (encore appelé dévalaison) est une phase importante du cycle biologique puisque sa réussite permet aux individus d'accéder, entre autres, à des habitats de meilleure productivité et, par la même, de favoriser leur croissance (Gross *et al.*, 1988).

La dispersion^a d'un point A à un point B (qui seraient, dans notre cas : A pour les habitats d'eau douce et B pour les habitats de croissance marine) se fait rarement de façon simple et linéaire. L'environnement est perçu de façon différente selon les espèces en rapport avec les profits et les coûts qu'elles tirent de leur passage dans le milieu et avec le milieu lui-même (Wiens, 2001). La dévalaison peut être rapide comme chez les Salmonidés *Oncorhynchus kisutch* ou *Salmo salar* pour lesquels sa durée est de l'ordre de la dizaine de jours (Thorpe, 1994; Moore *et al.*, 1998b). Au contraire, elle peut s'avérer beaucoup plus longue pour d'autres espèces comme l'esturgeon européen *Acipenser sturio* dans l'estuaire de la Gironde où, après quelques mois en eau douce, les juvéniles passent de 4 à 7 ans en estuaire, dévalant progressivement vers son embouchure en effectuant des allers-retours avec l'océan avant de partir « définitivement » en mer (Rochard *et al.*, 2001; Brosse, 2003).

Jusqu'à présent, les travaux menés sur la grande alose et l'alose feinte se sont attachés à décrire la dévalaison : Quand les individus commencent-ils à dévaler ? Quand les individus

^a terme défini au chapitre 1.

ne dévalent-ils plus ? Quels sont les facteurs qui jouent sur le début et la fin de la dévalaison ? Jusqu'à maintenant, ce sont surtout les facteurs abiotiques tels que la température et le débit qui ont été étudiés (Cassou-Leins & Cassou-Leins, 1981; Boigontier & Mounié, 1984; Aprahamian, 1988; Taverny, 1991; Sabatié, 1993; Thiel *et al.*, 1996; Bellariva, 1998; Martin Vandembulcke, 1999). Pour la grande alose, des travaux en milieu expérimental ont permis d'étudier les premiers mouvements des jeunes stades et la colonisation des habitats avant la dévalaison à proprement parler (Véron *et al.*, 2003; Jatteau *et al.*, 2004). En revanche, les facteurs biotiques et leur influence sur la dévalaison ont été très peu abordés pour la grande alose et l'alose feinte. Différents travaux sur d'autres espèces ont pourtant montré l'impact des ressources trophiques (Deegan, 1990; Brosse, 2003), de la prédation (Gilliam & Fraser, 2001; Weisser, 2001), de la densité en congénères (Waldman *et al.*, 1998; Lambin *et al.*, 2001; Petrovskii & Bai-Lian, 2003) ou encore des caractéristiques phénotypiques de l'individu telles que l'âge, la taille ou le sexe (Limburg, 1996; Secor & Piccoli, 1996; Limburg, 2001) sur les mouvements et les migrations des individus.

La question de savoir en combien de temps les individus qui quittent leurs habitats d'eau douce atteignent les habitats de croissance marine n'est pas clairement élucidée pour la grande alose et l'alose feinte. Actuellement, deux hypothèses ont été émises quant à la dévalaison des jeunes de l'année, à partir des populations de Gironde-Garonne-Dordogne :

Hypothèse de stabulation ou résidence (Taverny, 1991)

Taverny (1991) a avancé l'hypothèse d'une stabulation des individus en eau douce suivie d'une migration vers l'estuaire puis d'une stabulation en estuaire avant la sortie en mer. Les durées de stabulation varient entre les deux espèces : pour la grande alose, la durée du séjour en eau douce ainsi que celle du séjour en estuaire seraient de 3 à 6 mois. Pour l'alose feinte, elle serait de 1 à 2 mois en eau douce et de 6 mois à un an et demi en estuaire. Selon cette hypothèse, la migration de dévalaison peut être schématisée comme indiqué sur la Fig. 1, mettant ainsi en évidence l'importance de la phase estuarienne. Une telle importance suggère une durée du séjour en estuaire en relation avec les ressources trophiques que contient l'estuaire.

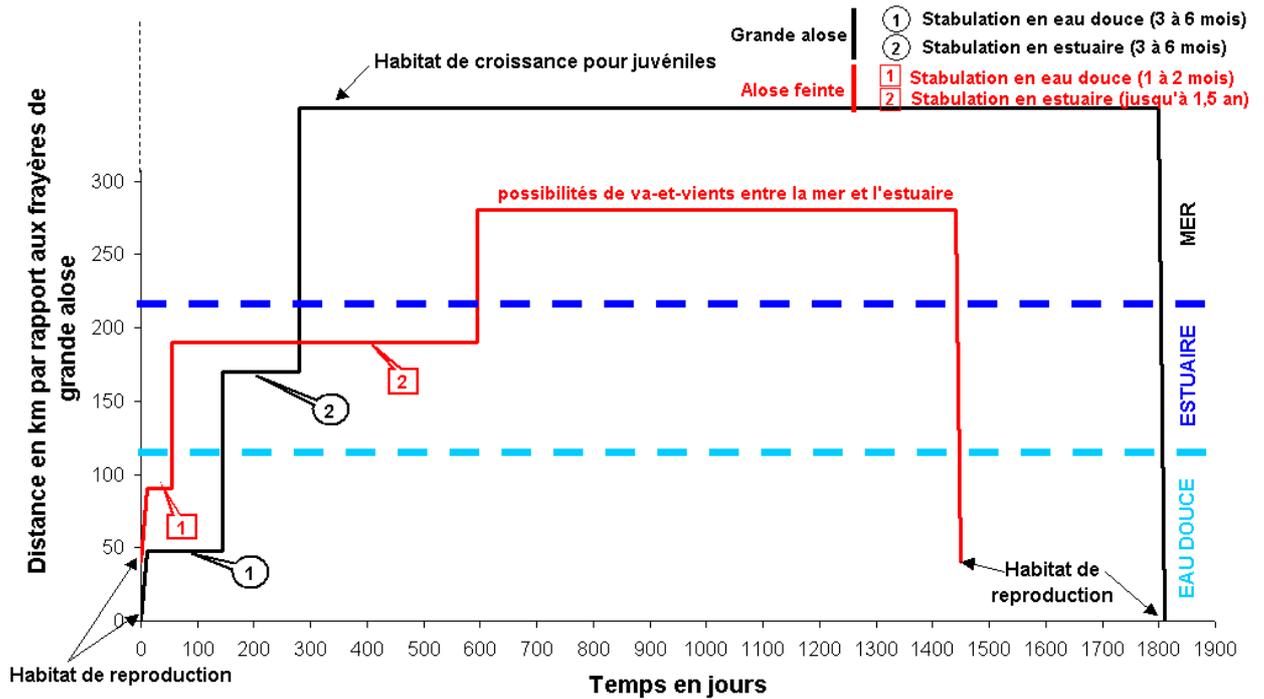


Fig. 1 : Schémas de migration et d'occupation de l'espace chez la grande alose (en noir) et l'aloise feinte (en rouge) de l'estuaire de la Gironde. Les durées de stabulation en eau douce et en estuaire schématisées représentent la valeur médiane des durées proposées par Taverny (1991). Noter que la position kilométrique des phases de stabulation ainsi que celle de la période marine sont arbitrairement fixées. Les sites de reproduction de l'aloise feinte sont arbitrairement situés à 40km en aval des sites de reproduction de la grande alose.

Hypothèse de flux entrants et sortants (Martin Vandembulcke, 1999)

Martin Vandembulcke (1999) a étudié la dévalaison de la grande alose. A partir du suivi des abondances en estuaire, cet auteur met en évidence des événements de fuite d'alosons vers la mer tôt dans la saison et propose des durées de séjour en estuaire variables pour une cohorte donnée, remettant ainsi en question l'hypothèse de stabulation estuarienne. Selon cet auteur, la stabulation estuarienne observée par Taverny (1991) pourrait être un artéfact dû à des flux d'individus entrants et sortants qui se compensent. Au bilan, la durée du séjour en estuaire y serait plus brève et plus variable. Cette hypothèse marque un rôle de corridor pour l'estuaire, où les ressources trophiques sont de moindre importance pour expliquer la durée du séjour en estuaire.

Dans ce travail, nous chercherons à savoir laquelle de ces deux hypothèses est à retenir ou si une troisième doit être proposée. Ce point est d'autant plus important que l'hypothèse de stabulation estuarienne a été retenue pour établir un modèle de dynamique de population de la grande alose dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (Martin

Vandembuckle, 1999). Ce modèle permet, entre autres, de prédire le nombre de géniteurs susceptibles de revenir à partir du nombre de juvéniles dévalants. Mieux caractériser la dévalaison des juvéniles va permettre d'améliorer ce modèle et les prédictions qui en découlent. En outre, les connaissances acquises sur le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne pourraient être transposées à d'autres bassins versants, notamment au bassin versant du Rhin où un programme de restauration de la grande alose est actuellement en cours.

Des espèces se rencontrant dans la même aire géographique, comme c'est le cas pour la grande alose et l'alose feinte dans l'estuaire de la Gironde, sont dites sympatriques. Pour coexister, les espèces sympatriques doivent occuper des niches écologiques différentes (Ramade, 1987). La distinction peut se faire à différents niveaux. Pour exemple, nous citerons le gaspareau *Alosa pseudoharengus* et l'alose d'été *A. aestivalis* sympatriques sur la côte Est des Etats Unis qui présentent des événements de reproduction décalés dans le temps (Loesch, 1987) et l'éperlan d'Amérique *Osmerus mordax* dont les populations présentes en sympatrie dans l'estuaire du St Laurent occupent des habitats différents (Lecomte & Dodson, 2005). Au vu des informations fournies par Taverny (1991) et des captures régulières dans l'estuaire de la Gironde (Girardin *et al.*, 2004), les juvéniles de grande alose et d'alose feinte coexistent en estuaire. Alors qu'on s'attache souvent à comprendre les mécanismes qui permettent à deux espèces au stade adulte de coexister, il semble également crucial de comprendre comment la coexistence se fait au stade juvénile (Werner & Gilliam, 1984). C'est d'autant plus important que, dans le cas des espèces qui nous occupent ici, des caractéristiques très marquées au stade adulte (telle que les différences de taille entre les deux espèces) sont beaucoup moins nettes au stade juvénile (il peut y avoir des chevauchements dans les classes de taille).

La survie des individus au stade adulte dépend des caractéristiques individuelles et environnementales. Différents facteurs affectent la mortalité aux différents stades de vie des individus. Des facteurs tels que le débit et la température (Crecco & Savoy, 1984; Hvidsten & Hansen, 1988; Aprahamian & Aprahamian, 2001), la disponibilité des ressources trophiques (Post & McQueen, 1994; Leach & Houde, 1999; Limburg *et al.*, 1999), la taille du stock reproducteur (Lorda & Crecco, 1987), la prédation (Bailey & Houde, 1989) affectent la survie des individus. Le moment de la dévalaison semble crucial pour le retour des individus au stade adulte. Chez l'alose savoureuse, Limburg (2001) montre une structure démographique différente entre les juvéniles d'alose savoureuse en cours de dévalaison et les juvéniles qui sont effectivement revenus en eau douce quelques années plus tard au stade adulte : les

individus nés en début et en fin de période de reproduction sont sous représentés au stade géniteur. De même, chez les Salmonidés tels que le saumon atlantique *Salmo salar*, l'omble chevalier *Salvelinus alpinus* ou encore le saumon chinook *Oncorhynchus tshawytscha*, la survie des individus et leur retour au stade géniteur varient selon le moment de la sortie en mer et de leurs caractéristiques (taille du smolt et capacités osmorégulatoires, entre autres) (Hansen & Jonsson, 1989; Beckman *et al.*, 1999; Gulseth & Nilssen, 2000). Il est donc clair que la réussite à la dévalaison ne concerne pas tous les individus.

Ce travail s'articule donc autour de deux questions :

1^o Comment se fait la dévalaison à partir des habitats d'eau douce pour les habitats de croissance marine chez les juvéniles de grande alose et d'alse feinte ? Quel est le rôle de l'estuaire ? Les deux espèces mettent-elles en place des tactiques de dévalaison différentes afin de coexister ?

2^o Quelles sont les caractéristiques de dévalaison favorables au retour des individus à l'état adulte (les tactiques gagnantes) ?

L'organisation de ce manuscrit est la suivante :

Dans le chapitre 1, le sujet d'étude est inscrit dans un cadre plus théorique. Les hypothèses de travail sélectionnées sont présentées ainsi que l'approche utilisée pour les tester. Un état des connaissances concernant la dévalaison du genre *Alosa* et principalement de la grande alose et de l'alose feinte est dressé.

Le chapitre 2 est consacré à la présentation de la grande alose et de l'alose feinte ainsi que du milieu d'étude, l'estuaire de la Gironde.

Le chapitre 3 présente de façon exhaustive la méthodologie employée pour répondre aux questions posées.

Le chapitre 4 est le cœur de ce travail puisqu'il présente les caractéristiques de dévalaison de la grande alose et l'alose feinte, permettant ainsi de répondre aux deux questions posées à la fin de cette introduction.

Dans le chapitre 5, la dévalaison est replacée dans le contexte plus général des traits d'histoire de vie. Quelle est la sensibilité des espèces par rapport à l'environnement en fonction de leurs traits spécifiques ? Le cas présenté ici est celui de la contamination par les métaux lourds, plus précisément, le mercure. Ce chapitre est présenté sous la forme d'un article soumis à la revue *Hydrobiologia*.

Le chapitre 6 est consacré à une discussion générale et aux perspectives à envisager suite à ce travail.

CHAPITRE 1.

CADRE THEORIQUE

ET

ETAT DES CONNAISSANCES

1.1 Cadre théorique de l'étude

1.1.1 Le mouvement des individus : un phénomène complexe

L'étude des mouvements des organismes est une question d'écologie largement débattue (Clobert *et al.*, 2001; Pittman & McAlpine, 2001). La complexité de cette question est liée en partie à la multiplicité des types de mouvement, qui couvrent des échelles spatiale et temporelle d'un ordre de grandeur différent au sein d'un même cycle biologique.

Au cours de leur vie, les individus sont amenés à effectuer des mouvements de type « horizontal » et « vertical ». Prenons le cas par exemple de l'aloise tyran *Brevoortia tyrannus*. Les individus naissent en milieu marin et se déplacent en estuaire pour y effectuer leur croissance (mouvement de type « horizontal »). En estuaire, les jeunes larves vivent en surface la nuit et en profondeur le jour (mouvement de type « vertical ») (Forward *et al.*, 1996). Un autre exemple concerne les jeunes stades d'anguille européenne *Anguilla anguilla* qui effectuent plusieurs milliers de kilomètres entre leurs habitats de reproduction situés en mer des Sargasses et leurs zones de croissance estuariennes. Durant la traversée du plateau continental, les jeunes stades utilisent probablement une nage à la fois active et portée par les courants (Tesch, 2003). En estuaire, les civelles utilisent le transport tidal sélectif, grâce auquel elles sont capables de coloniser les zones estuariennes plus amont (Lambert, 2005). Ce transport est basé sur un mouvement de type vertical des individus, en rapport avec le cycle de marée (Forward & Tankersley, 2001) : durant la marée montante, les civelles montent dans la colonne d'eau et sont emportées par le courant. Au cours de la marée descendante, elles se réfugient au fond, près du substrat. Ce dernier exemple illustre la complémentarité des mouvements puisque le mouvement horizontal est généré grâce aux mouvements verticaux effectués par les individus.

Dès les plus jeunes stades, les individus peuvent présenter une alternance de mouvements passifs et actifs. En milieu expérimental, les larves de grande alose peu après l'éclosion nagent activement vers la surface, se laissent entraîner vers le fond puis nagent à nouveau activement une fois le fond atteint (Véron *et al.*, 2003). Chez la truite de mer, Moore *et al.* (1998a) suggèrent une dévalaison passive des individus en estuaire jusque dans les parties aval de l'estuaire où ils vont adopter une nage active.

La migration est un mouvement bien particulier. Il est défini comme un mouvement dirigé alternatif entre deux ou plusieurs habitats qui intervient selon une périodicité régulière (à l'échelle journalière, saisonnière ou annuelle), à un moment précis du cycle de vie des individus et intéresse une large fraction de la population (Northcote, 1979; Mc Dowall, 1988). La distinction entre migration et déplacement n'est pas toujours aisée. Chez la grande alose par exemple, les jeunes individus effectuent des mouvements transversaux, probablement d'origine trophique, qui les amènent à coloniser la zone rivulaire, avant d'entamer leur migration vraie vers la mer (Taverny *et al.*, 2000).

1.1.2 Mouvement et dispersion

Les individus qui se déplacent dans l'environnement se dispersent. La dispersion s'applique à une multitude d'espèces, aussi bien du règne végétal qu'animal (voir Clobert *et al.*, 2001 pour des exemples). Définie comme « le mouvement d'un individu depuis son lieu de naissance jusqu'à l'endroit où il se reproduit ou aurait du se reproduire s'il avait survécu et trouvé un partenaire » (Howard, 1960) ou, de façon plus générale, comme « le mouvement des individus à partir d'une source » (Nathan, 2001), la dispersion présente des implications à plusieurs échelles :

- La survie, la croissance et la reproduction des individus (Côté & Pomerleau, 1985; Frank, 1992; Sirois & Dodson, 2000)
- La composition, la structure et la dynamique des populations et des communautés (Hanski, 2001; Cadotte & Fukami, 2005)
- La persistance, l'évolution et la distribution géographique des espèces (MacArthur & Wilson, 1967; Speirs & Gurney, 2001)

Trois types de méthodologies peuvent être mises en œuvre pour appréhender la dispersion (Nathan, 2001; Nathan *et al.*, 2003) : (1) le suivi des mouvements et de la redistribution des individus (2) les méthodes génétiques avec l'analyse des variations sur des marqueurs génétiques tels que les microsatellites ou l'ADNr (3) les modèles mathématiques avec l'établissement de courbe de dispersion (fréquence des individus par rapport à la distance à la source).

Les individus peuvent se disperser par advection ou par diffusion. Le premier cas fait référence à un déplacement orienté des individus, qui se traduit par différentes vagues de migration (exemple : la migration de reproduction de la grande alose (Rochar, 2001)). Le second cas correspond à un déplacement non orienté des individus qui se traduit par un

aplatissement spatial de la distribution des individus (exemple : déplacement des anguilles en amont de la zone de marée dynamique (Ibbotson *et al.*, 2002; Lambert, 2005)).

1.1.3 Anadromie et dispersion

L'anadromie est l'expression d'une stratégie qui implique, entre autres, des processus de dispersion, des modifications de capacités osmorégulatoires, des capacités de croissance individuelles et liées au sexe des individus. En effet, l'anadromie caractérise la migration des individus entre des habitats d'eau douce (de reproduction et de croissance des jeunes stades) et des habitats de croissance marine où la plupart des espèces anadromes passe la majeure partie de leur cycle biologique. A maturité sexuelle, les individus regagnent l'eau douce pour se reproduire (Myers, 1949; Mc Dowall, 1988, 2001). Ceux qui survivent retournent en mer et peuvent se reproduire ultérieurement.

Deux sens de migration sont alors observés : l'un allant de l'eau douce à la mer, l'autre en sens inverse.

1.1.4 Pourquoi et comment changer d'habitat ?

Dans le monde vivant, les espèces adoptent différentes stratégies de vie de façon à ce que leurs conditions de croissance, survie, reproduction soient maximales dans un environnement fluctuant (Gross, 1987; Stearns, 1992). Le changement d'habitat répond aux besoins des individus qui varient au cours de l'ontogénie. En milieu tempéré, le passage des individus entre l'eau douce et le milieu marin leur permet d'atteindre des habitats plus productifs (Gross *et al.*, 1988) et donc plus favorables à la croissance. En outre, en changeant d'habitat, un individu peut se soustraire à des conditions environnementales défavorables. Pour beaucoup d'espèces, le changement de milieu dépend de la température. Une température trop basse ou trop faible peut nuire au bon déroulement du cycle biologique (Elliott, 1991). Le changement d'habitat permet également de limiter la consanguinité et la compétition entre cohortes (Lambin *et al.*, 2001).

Mais,

Changer d'habitat n'est pas un bénéfice total pour l'individu puisqu'il doit dépenser de l'énergie dans la nage et l'osmorégulation, l'évitement des prédateurs et est plus exposé aux

maladies et aux parasites (Gross, 1987; Jonsson & Jonsson, 1993). En outre, en changeant d'habitat, un individu n'est pas forcément sûr de trouver mieux ailleurs.

Le changement d'habitat est bénéfique à partir du moment où la différence entre les bénéfices et les coûts qui lui sont associés est positive (Gross, 1987). Les caractéristiques propres aux individus ainsi que les caractéristiques du milieu (Ims & Hjermann, 2001) entrent en compte dans le choix et la façon de se disperser.

➤ Parmi les caractéristiques propres aux individus,

La taille est un facteur important. Selon Werner & Gilliam (1984), la taille d'un individu est un élément important du changement d'habitat. Lorsqu'un individu atteint sa taille maximale dans un habitat H1, les coûts de maintien dans cet habitat deviennent supérieurs aux bénéfices que l'individu peut en tirer. Il est alors important qu'il quitte l'habitat H1 pour un nouvel habitat, apte à satisfaire ses nouveaux besoins et par la même maximiser sa croissance.

De nombreux exemples illustrent le fait que, pour un âge donné, les individus les plus grands migrent les premiers. C'est le cas pour l'omble chevalier *Salvelinus alpinus* (Svenning *et al.*, 1992), l'omble de fontaine *Salvelinus fontinalis* (Thériault & Dodson, 2003), l'aloise savoureuse *Alosa sapidissima* (Limburg, 1996), ou encore le bar rayé *Morone saxatilis* (Robichaud-LeBlanc *et al.*, 1998). Chez certaines espèces, notamment les Salmonidés, des formes migratrices et résidentes peuvent coexister (Klemetsen *et al.*, 2003). Le choix de migrer ou non repose sur l'état de l'individu (Gross, 1996). En fonction d'un seuil associé à la croissance ou à la taille des individus à un âge donné, les individus « déterminent » leur choix. Une croissance rapide peut entraîner une maturité sexuelle précoce et une résidence des individus ou au contraire, favoriser la migration des individus. Tout dépend de l'espèce et de l'environnement (Thorpe, 1987; Jonsson & Jonsson, 1993; Rikardsen *et al.*, 1997; Rikardsen & Elliott, 2000; Thériault & Dodson, 2003).

Les mécanismes d'adaptation à des milieux de salinité différente (Fontaine, 1975; Varsamos *et al.*, 2005) sont complexes et nécessitent un bon état des individus. La mise en place des mécanismes d'osmorégulation peut être liée à la taille des individus : pour certaines espèces, la tolérance à la salinité augmente avec celle-ci (McCormick & Saunders, 1987). L'acquisition d'une taille minimale avant de changer de milieu permet de minimiser les coûts engendrés par la mise en place de ces mécanismes (Dutil *et al.*, 1987; McCormick & Saunders, 1987; Stefansson *et al.*, 2003), la demande énergétique liée à la nage (Ross *et al.*, 1992; Leonard *et al.*, 1999; Stefansson *et al.*, 2003) ou encore l'exposition à des maladies ou des prédateurs. Selon les types de prédateurs rencontrés, il existe une fenêtre de vulnérabilité qui dépend de la taille relative du prédateur et de sa proie. Paradis *et al.*

(1996) estiment que la vulnérabilité maximale d'un individu est atteinte lorsque sa taille est 10% plus petite que celle de son prédateur. Un bon taux de croissance permet aux individus de passer moins de temps dans la fenêtre de vulnérabilité, limitant ainsi les risques de mortalité associés au prédateur en question (Werner & Gilliam, 1984; Cowan *et al.*, 1996).

L'âge peut également être un facteur important. Chez l'aloise savoureuse, pour une taille donnée, les individus les plus âgés migrent les premiers (Limburg, 1996). Chez d'autres espèces comme la truite de mer *Salmo trutta*, Bohlin *et al.* (1996) ont montré que le moment de la migration des smolts est plutôt taille dépendant que âge dépendant.

Le **sexe** des individus doit également être pris en compte. Les individus adoptent les comportements qui vont leur permettre de maximiser leur fitness (c'est-à-dire leur chance de produire des descendants féconds). La limitation du succès reproducteur varie selon le sexe : pour les mâles, le succès reproducteur dépend essentiellement du nombre d'opportunités d'accouplement (Hutchings & Gerber, 2002) tandis que pour les femelles, il est limité en premier lieu par le nombre d'œufs qu'une femelle est capable de produire (Stearns, 1992). D'un point de vue évolutif, une dispersion différente entre mâles et femelles entraîne une réduction des risques de consanguinité et une limitation de la compétition pour les partenaires et la ressource (Pusey, 1987; Perrin & Goudet, 2001). Bien que les différences entre mâles et femelles ne soient pas toujours systématiques, on peut observer chez les oiseaux une dispersion généralement plus forte chez les femelles que les mâles tandis que l'inverse est observé chez les mammifères (Pusey, 1987). Dans le groupe des poissons, Nagata & Irvine (1997) montrent, chez le Salmonidé *Oncorhynchus masou*, une dispersion des alevins femelles vers l'aval alors que chez les alevins mâles, les individus restent près du site de lâcher ou se dirigent vers l'amont. Dans les populations qui présentent des migrants et des résidents, les mâles sont généralement prédominants parmi les résidents et les femelles, dont les besoins sont supérieurs à ceux des mâles, parmi les migrants (Jonsson & Jonsson, 1993).

➤ Pour les caractéristiques environnementales,

Plusieurs exemples illustrent leur influence. Les caractéristiques environnementales peuvent jouer sur la taille des individus à un âge donné (Swansburg *et al.*, 2002). Chez les Salmonidés, Jonsson & L'Abée-Lund (1993) ont montré un gradient dans l'âge à la smoltification : plus précoce dans le sud que dans le nord de l'aire de distribution, observation que l'on peut relier aux différences de température et de durée du jour entre le sud et le nord. Le débit des eaux peut également influencer la migration des individus (Berggren & Filardo, 1993). L'abondance des ressources trophiques mais aussi la densité en congénères sont également des facteurs importants. Sur la rivière Hudson (Etats-Unis), la migration des individus (en terme de nombre d'individus impliqués et de distance parcourue)

est d'autant plus forte que le nombre d'individus dans la population augmente (Waldman *et al.*, 1998). Il faut noter que la distinction entre l'influence des conditions environnementales et celle des caractéristiques génétiques peut parfois être difficile (Randall *et al.*, 1987; Jonsson & L'Abée-Lund, 1993).

1.1.5 La dévalaison : une phase particulière de la dispersion

La dévalaison est la migration des juvéniles des habitats de reproduction et de croissance d'eau douce aux habitats de croissance en mer. Les individus se dispersent dans le sens eau douce – mer défini au paragraphe 1.1.3.

La dispersion est constituée de trois phases : l'émigration, le transit et l'immigration (Weisser, 2001) (Fig. 2a.). A ces phases, sont généralement associées différentes questions comme : Quels sont les facteurs déclencheurs et inhibiteurs de l'émigration (« cue »)? Comment se fait le transit en terme de durée, de structuration, quels habitats sont utilisés ? Quels sont les mécanismes qui conduisent les individus à s'arrêter dans un habitat et de choisir de s'y établir ? (Harden Jones, 1984; Healey & Groot, 1987; Quinn & Leggett, 1987; Wiens, 2001). En résumé, cela implique de comprendre comment le milieu est vu par les organismes.

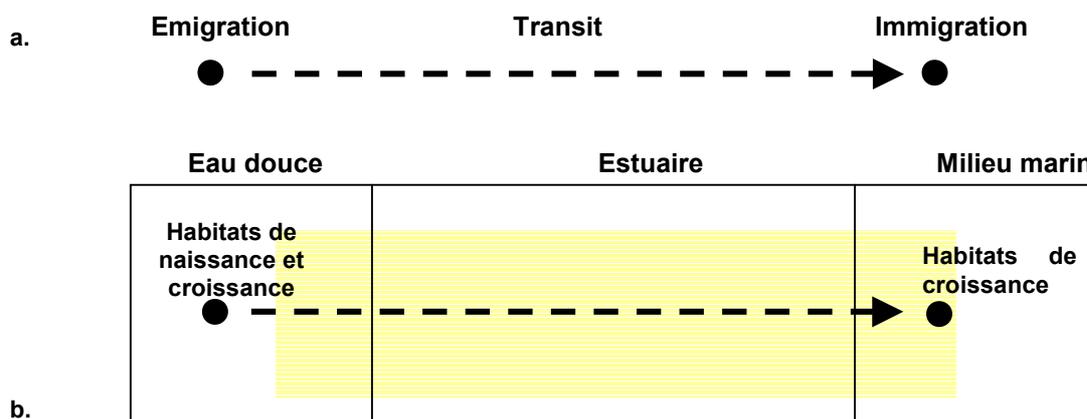


Fig. 2 : Schémas des différentes phases associées à la dispersion des individus (a.) et application à la phase de dévalaison des juvéniles d'alse dans l'estuaire de la Gironde avec une focalisation particulière sur la phase de transit des individus en estuaire (bande jaune) (b.)

Le milieu est constitué d'un ensemble d'habitats plus ou moins favorables selon les exigences des espèces étudiées. Un habitat peut être défini comme tout endroit dans lequel un organisme vit, soit de façon permanente ou temporaire (Krebs, 2001). En fonction du contexte, un habitat peut être un écosystème, une communauté, une mosaïque spatiale ou

un simple « patch » (Hall *et al.*, 1997). Selon la définition de Langton *et al.* (1996), un habitat est dit « essentiel » lorsqu'il est une entité physique bien distincte et indispensable pour la survie d'au moins un stade du cycle de vie de l'espèce considérée. En eau douce, les habitats de naissance et de croissance des jeunes stades et en mer, les habitats de croissance, sont indispensables à la survie des individus. On peut donc les qualifier d'« habitats essentiels ». Pour le bon fonctionnement du cycle biologique chez la grande alose et l'alose feinte, il doit y avoir une connectivité entre ces habitats essentiels. L'estuaire doit-il être considéré comme un corridor de migration (au sens d'élément linéaire dont la physionomie diffère de l'environnement adjacent et qui joue un rôle dans les flux d'individus au sein du paysage (Burel & Baudry, 2000)) ou comme un milieu dans lequel les individus se sédentarisent, voire même y résident lorsque la sédentarisation est de longue durée (Stamps, 2001) (Fig. 2b.) ? Ces questions permettent un retour aux hypothèses de Taverny (1991) et Martin Vandembulcke (1999) énoncées en introduction. Dans ce travail, nous appellerons « migration » les mouvements entre habitats essentiels et « déplacement » les mouvements au sein d'un habitat essentiel.

Dans le cadre de ce travail, nous avons opté pour un découpage du milieu à une échelle spatiale relativement large, avec la distinction de trois compartiments sur la base de la salinité : l'eau douce, l'estuaire et le milieu marin. Pour comprendre ce que représente le séjour estuarien des jeunes aloses dans l'estuaire de la Gironde, nous avons principalement analysé les caractéristiques d'âge et de taille des individus au moment des changements de compartiment, en tenant compte des différentes caractéristiques pouvant agir sur un changement de milieu (partie 1.1.4).

Lorsque la fitness associée à un comportement (ou à un trait d'histoire de vie) dépend des autres comportements dans la population, on parle d'une compétition intraspécifique fréquence-dépendante : la réussite d'un comportement dépend de sa fréquence dans la population. Dans ce contexte, un comportement déterminé de façon génétique qui maximise la fitness est appelé une stratégie. Une stratégie est constituée de plusieurs tactiques (toutes les actions qui vont permettre l'accomplissement de ce comportement) (Gross, 1987, 1996). De façon plus simple, une stratégie peut être assimilée à un programme génétique (génotype) qui s'exprime au travers de différentes tactiques (phénotypes). Dans le cadre de cette étude, nous avons travaillé à l'échelle de la tactique.

1.2 La dévalaison : synthèse des connaissances chez le genre *Alosa*

La migration de dévalaison peut impliquer un nombre conséquent d'individus, comme dans l'estuaire de la Gironde où un flux important d'alosons dévale : le nombre de juvéniles d'alose feinte, extrêmement variable selon les années, est estimé entre 9,5 et 28,5 millions pour les années 1985 et 1986 (Taverny, 1991). Pour la grande alose, il oscille entre 0,77 et 7,14 millions d'individus de 1991 à 1996 (Lambert *et al.*, 1997; Martin Vandembulcke, 1999). Le calcul de ce flux est conditionné par le patron de dévalaison considéré.

1.2.1 Initiation de la dévalaison

Comme pour la migration de reproduction (Leggett & Whitney, 1972; Rochard, 2001; Acolas *et al.*, 2006), la température est un facteur contrôlant le moment de la dévalaison (Claridge & Gardner, 1978; O'Leary & Kynard, 1986). L'initiation de la dévalaison est souvent reliée à une diminution de la température en milieu fluvial. Chez l'alose savoureuse, les travaux de Chittenden (1972) montrent que les jeunes ne peuvent survivre à de faibles températures, soulignant ainsi la nécessité pour les juvéniles de quitter le milieu fluvial avant que les conditions ne deviennent trop défavorables. Chez l'alose d'été (*Alosa aestivalis*) et l'alose savoureuse, la dévalaison est amorcée lorsque les températures passent en dessous de 21°C et 19°C respectivement (O'Leary & Kynard, 1986). Au contraire, pour la grande alose dans l'estuaire de l'Oued Sebou (Maroc), le réchauffement des eaux en été serait à l'origine de la dévalaison des jeunes de l'année. Malgré son importance, la température n'est pas le seul facteur impliqué dans la dévalaison. Les travaux de Limburg (1996) montrent que la dévalaison est initiée alors que la température n'est pas encore descendue sous les 19°C. De même, la grande alose et l'alose du Rhône *Alosa fallax rhodanensis* présentent des pics de dévalaison avant la chute automnale des températures en eau douce (Bellariva, 1998; Martin Vandembulcke, 1999; Crivelli & Poizat, 2001).

L'augmentation du débit des eaux est un autre facteur impliqué dans la dévalaison des juvéniles (Sabatié, 1993). Cependant, l'importance de ce facteur est variable selon les espèces. Chez l'alose savoureuse, l'alose d'été et la grande alose, la dévalaison des individus n'est pas toujours corrélée à une augmentation du débit des eaux (O'Leary & Kynard, 1986; Bellariva, 1998).

L'initiation de la dévalaison est également reliée à des facteurs biotiques. Selon Cassou-Leins & Cassou-Leins (1981), la dévalaison des grandes aloses de l'année concerne d'abord les individus de plus grande taille et serait liée à l'extension de la zone d'alimentation, par diffusion de juvéniles dans le milieu fluvial jusqu'au milieu estuarien. De même, Limburg (1996) met en évidence une dévalaison taille-dépendante pour les juvéniles d'alse savoureuse, avec une taille minimale à acquérir avant la migration.

1.2.2 Colonisation de l'espace en milieu fluvial

Contrairement aux travaux de Cassou-Leins *et al.* (1988) qui avançaient une phase de vie sous gravier des larves de grande alose, les travaux de Véron *et al.* (2003) en milieu expérimental montrent que les jeunes stades se situent préférentiellement dans la colonne d'eau plutôt qu'au niveau du substrat et qu'ils présentent un phototropisme positif. A partir de 23 jours, les larves, qui occupaient principalement la surface, se répartissent dans toute la colonne d'eau. En outre, jusqu'à l'âge de 2 semaines, les larves se placent préférentiellement dans des endroits à vitesse de courant très faibles ($2-3\text{ cm s}^{-1}$) et se dispersent rapidement vers l'aval. Au delà de deux semaines, la tendance à la dérive est moindre et les larves peuvent supporter des vitesses de courant plus élevée ($4-5\text{ cm s}^{-1}$) (Jatteau *et al.*, 2004). Lorsque les individus quittent les zones de frayère, ils commencent par effectuer un déplacement transversal, réalisé de jour, d'origine probablement trophique (Taverny *et al.*, 2000).

En ce qui concerne l'alse feinte, des observations en milieu naturel et notamment dans la partie dulçaquicole de l'estuaire de l'Elbe (Gerkens & Thiel, 2001) ont permis d'établir un préférendum des larves d'alse feinte pour les chenaux secondaires, où la vitesse du courant est faible et les ressources trophiques abondantes. En outre, ils ont pu mettre en évidence des préférendum de température différents selon le stade des larves : $17,0-20,0^{\circ}\text{C}$ pour les plus jeunes larves et $17,0^{\circ}-21,5^{\circ}\text{C}$ pour les plus âgées et un évitement des zones faiblement oxygénées ($<4\text{ mg/L}$ d'oxygène dissous) (Gerkens & Thiel, 2001; Aprahamian *et al.*, 2003a).

1.2.3 La phase estuarienne

La grande alose

Les jeunes de l'année arrivent dans l'estuaire de la Gironde de façon progressive et décalée dans le temps. Ils sont présents en estuaire des mois de juillet/août jusqu'aux mois de janvier/février, avec des pics d'abondance généralement en période automnale/hivernale (Boigontier & Mounié, 1984; Taverny, 1991; Martin Vandembulcke, 1999; Girardin *et al.*, 2002). Dans l'estuaire de l'Oued Sebou, ils sont peu abondants de juillet à septembre, leur abondance maximale étant en décembre (Sabatié, 1993).

Jusqu'à maintenant, la présence des alosons en estuaire a été interprétée comme une accumulation des individus depuis les premières apparitions constatées jusqu'au moment du pic d'abondance, suivie d'un départ massif au cours de la période hivernale (Fig. 3). Les individus résideraient donc en estuaire de trois à six mois (hypothèse de stabulation estuarienne de Taverny (1991), évoquée en introduction). Les travaux de Martin Vandembulcke (1999) ont remis en question cette interprétation (hypothèse des flux entrants et sortants évoquée en introduction). A partir de suivis d'alosons en estuaire, aux abords du CNPEB, Martin Vandembulcke (1999) standardise les principaux événements de la dévalaison de différentes cohortes par l'attribution de valeurs arbitraires des seuils d'effectifs mensuels. Elle définit 4 événements : les pics d'arrivée ($N_{juv}/N_{juvmoy}^a \geq 2$), la fuite des juvéniles (diminution du nombre d'alosons d'un facteur 2 d'un mois à l'autre), la stabulation (au moins deux mois de non-fuite), les nouvelles arrivées ($2 > N_{juv}/N_{juvmoy} \geq 1$ et situé après un événement de fuite) (Fig. 4).

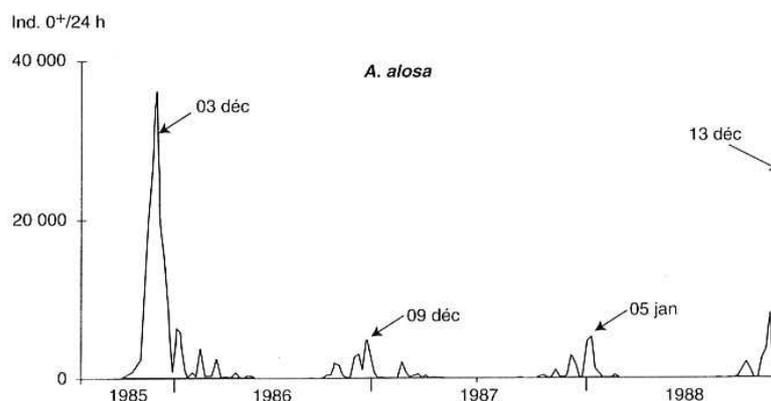


Fig. 3: Evolution mensuelle de l'abondance (nombre d'individus par 24h) des jeunes grande alose de l'année (0+) observées dans l'estuaire de la Gironde au niveau du centre nucléaire de production d'électricité du Blayais (CNPEB), de 1985 à 1988 (d'après Taverny, 1991). Tiré de Taverny *et al.* (2000).

^a N_{juv} : Effectifs de juvéniles ; N_{juvmoy} : Effectifs de juvéniles moyens

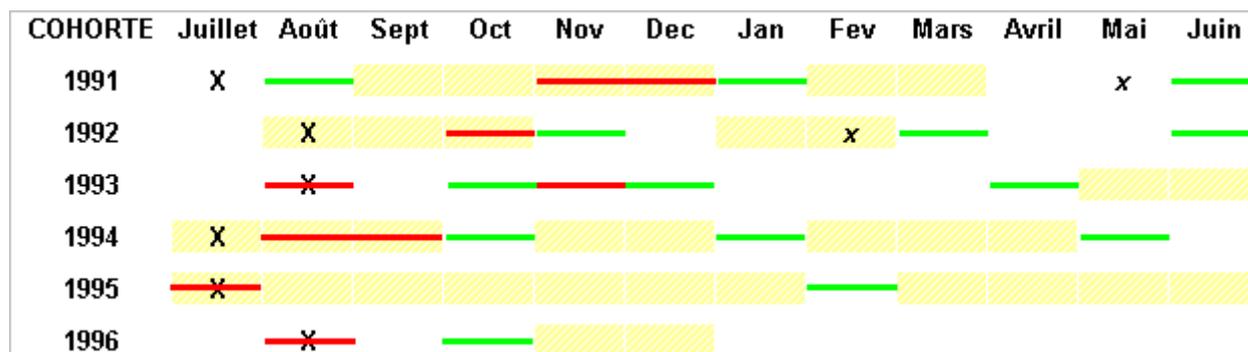


Fig. 4 : Les différents événements caractérisant la dévalaison des juvéniles de grande alose dans l'estuaire de la Gironde, pour les cohortes 1991 à 1996 (barre rouge : pic d'alosons, barre verte : fuite d'alosons, X : premières arrivées en estuaire constatées, x : nouvelles arrivées, bandes jaunes : stabulation estuarienne). D'après Martin Vandembulcke (1999).

Deux éléments distinguent ces deux interprétations : *i*) Martin Vandembulcke (1999) met en évidence des fuites d'alosons avant la période automnale/hivernale (dès le mois d'août pour certaines années), suggérant ainsi qu'au moins pour certains individus, la stabulation estuarienne est courte voire inexistante *ii*) cet auteur met en évidence deux pics de migration : le pic automnal/hivernal traditionnel et un pic estival, la présence de ces pics variant selon les années. La dévalaison n'est donc pas aussi progressive que ce qu'a montré Taverny (1991).

La principale limite de ce type d'approche est l'impossibilité pratique d'observer des dévalaisons rapides vers la mer en cas d'une compensation entre les flux entrants et sortants.

L'alose feinte

Les premières apparitions de jeunes aloses feinte se situent dès les mois de juin/juillet dans l'estuaire de la Severn (Claridge & Gardner, 1978; Aprahamian, 1988), de l'Oued Sebou (Sabatié, 1993) ou de la Gironde (Boigontier & Mounié, 1984; Taverny, 1991; Castelnaud *et al.*, 2001a). L'apparition plus précoce des juvéniles d'aloses feintes par rapport à ceux de grande alose est généralement associée à la proximité des sites de frayère (Taverny *et al.*, 2000). Contrairement à la grande alose pour qui les premiers dévalants sont généralement annonciateurs d'une vague de migration plus tardive, les jeunes aloses feintes peuvent arriver en masse dans l'estuaire de la Gironde, avec une période d'abondance maximale généralement d'août à octobre (Fig. 5). La plupart des individus quittent l'estuaire dès la fin du mois d'octobre dans l'estuaire de la Severn (Claridge & Gardner, 1978; Aprahamian, 1988) ou dans l'estuaire de l'Elbe (Thiel *et al.*, 1996). Dans

l'Oued Sebou, leur présence n'est plus notée au-delà du mois de janvier (Sabatié, 1993). Dans l'estuaire de la Gironde, les jeunes de l'année sont présents en abondance en estuaire jusqu'aux mois de décembre/janvier (Taverny, 1991) voire même jusqu'en mars (Castelnaud & Rochard, 1996; Castelnaud *et al.*, 2000).

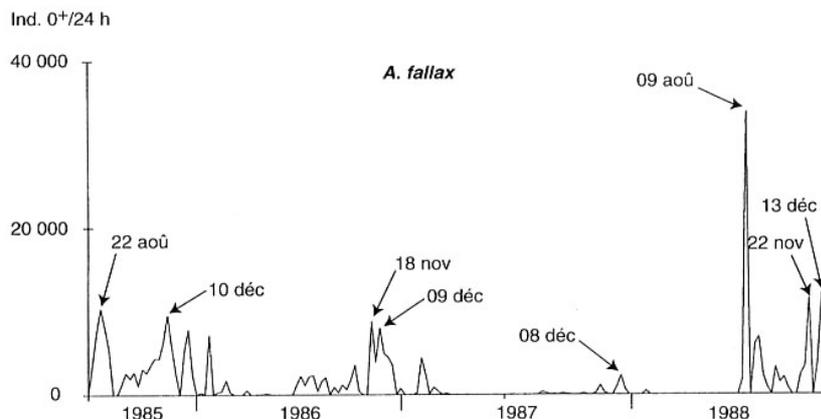


Fig. 5 : Evolution mensuelle de l'abondance (nombre d'individus par 24h) des jeunes aloses feintes de l'année (0+) observées dans l'estuaire de la Gironde au niveau du centre nucléaire de production d'électricité du Blayais (CNPEB), de 1985 à 1988 (d'après Taverny, 1991). Tiré de Taverny *et al.* (2000).

Comme pour la grande alose, une hypothèse de stabulation estuarienne est proposée avec l'abondance maximale des individus correspondant à l'effectif total des alosons dévalants avant leur fuite en mer.

Deux éléments invitent à rediscuter l'hypothèse de stabulation estuarienne pour l'alose feinte *i)* comme pour la grande alose, la méthode d'étude ne permet pas de suivre les flux d'alosons entrants et sortants *ii)* outre le pic d'abondance estival, il existe des pics d'abondance en novembre/décembre (Fig. 5).

La chute des effectifs en période hivernale, observée pour les deux espèces est généralement considérée comme une fuite des alosons vers la mer. Cette fuite est associée à des conditions environnementales limitantes en estuaire (température < 5°C, salinité < 0,5 ‰) (Milstein, 1981; Taverny, 1991; Lambert *et al.*, 1997). Pourtant, d'autres facteurs semblent intervenir dans la fuite des alosons puisque Martin Vandembulcke (1999) montre une diminution des effectifs qui a lieu alors que les températures de l'eau de l'estuaire sont comprises entre 9° et 11°C. De même chez l'alose sa voureuse, les individus peuvent quitter l'estuaire dès le mois de juin (Limburg, 1995).

Après la chute des effectifs en période hivernale, des individus sont à nouveau observés en estuaire (Aprahamian, 1988; Taverny, 1991; Thiel *et al.*, 1996; Girardin *et al.*, 2004). Ce

phénomène est surtout caractéristique de l'alose feinte. En effet, pour la grande alose, Martin Vandembulcke (1999) montre qu'un renouvellement des captures après la fuite d'une partie des individus n'est pas systématique d'une cohorte à l'autre (Fig. 4). En outre, pour une année donnée, il n'est pas rare que les aloses feintes soient présentes sur une plus longue période que la grande alose. Taverny (1991) montre que des aloses feintes de tout âge peuvent être rencontrées : des jeunes de l'année, des individus d'un an (recensés dès l'été et particulièrement abondants en hiver) voire de deux ans. Pour un même site en estuaire (le CNPEB), les abondances maximales d'individus âgés d'un an sont de l'ordre de 400 individus/24h pour la grande alose alors qu'elles peuvent aller jusqu'à 2500 individus/24h pour l'alose feinte (Taverny, 1991).

L'interprétation de ces nouvelles captures pose problème :

► s'agit-il d'individus restés tardivement en estuaire (mais en dehors des fenêtres d'observation spatiales) ? Si tel est le cas, cela peut porter à 1 an et demi la durée du séjour estuarien pour les juvéniles d'alose feinte.

► s'agit-il d'individus qui sont sortis en mer avant de retourner en estuaire par la suite (va-et-vient entre la mer et l'estuaire) ? Cette interprétation est supportée par l'observation de copépodes parasites marins *Clavellisa emarginata* sur certains individus, qui suggèrent un passage des individus en mer avant un retour en estuaire (Taverny, 1991).

On peut penser que les deux tactiques existent. Si oui, dans quelles proportions ?

1.2.4 Facteurs influençant la dévalaison

Pour l'alose savoureuse, la dévalaison est rythmée par le passage successif de différentes microcohortes (individus nés à différents moments de la période de reproduction, pour une année donnée) : les individus les plus âgés migrent en premier. En outre, ceux qui présentent la plus grande taille au sein d'une microcohorte descendent les premiers (Limburg, 1996). Un suivi de la dévalaison à l'échelle de la microcohorte n'a pas encore été réalisé pour la grande alose et l'alose feinte. Pourtant, les observations sur l'alose feinte de Arahamian (1988) et Taverny (1991) vont dans le sens d'une dévalaison taille-dépendante. Pour la grande alose, les conclusions sont moins claires : Cassou-Leins & Cassou-Leins (1981) mettent en évidence une progression des juvéniles de grande alose vers l'aval liée à la taille alors que pour Taverny (1991), les jeunes grandes aloses colonisent l'ensemble de l'estuaire, quelle que soit la taille.

Les potentialités de colonisation d'un milieu dépendent aussi de l'adaptation des individus à la salinité. Dans le cas de l'alose, les juvéniles sont capables de supporter des salinités relativement élevées très rapidement dans leur ontogénie. En effet, les travaux de Leguen *et*

al. (2006) montrent que dès leur 18^{ème} jour, les larves de grande alose sont capables de supporter des salinités de 25 ‰, correspondant à une salinité estuarienne. De plus, la survie à une salinité de 30‰ est de 92% à l'âge de 74 jours. Ces travaux rejoignent ceux effectués sur les larves d'alose savoureuse par Zydlewski & McCormick (1997) qui mettent en évidence une survie de 85% des larves dans une eau à 35‰ dès 45 jours après éclosion, ou ceux de Limburg & Ross (1995) qui montrent que dès 16 jours après éclosion, les salinités estuariennes n'induisent pas une mortalité plus élevée que les conditions d'eau douce. Aucune étude sur les capacités d'osmorégulation des jeunes aloses feintes n'a été menée. Cependant, la localisation des frayères dans la zone soumise à la marée dynamique et l'entrée des alosons en estuaire dès le mois de juin laissent penser que les individus possèdent très tôt des capacités à supporter un milieu saumâtre.

Les connaissances actuelles sur la dévalaison des grandes aloses et des aloses feintes présentent d'autres lacunes : aucune étude n'a été réalisée concernant la dévalaison des individus en fonction du sexe. Chez l'alose savoureuse, les femelles sortent en mer majoritairement à l'âge de 62 jours en moyenne tandis que les mâles ont tendance à sortir en mer plus âgés (118 jours en moyenne) (Limburg, 2001). En outre, dans le système Gironde-Garonne-Dordogne, les alosons proviennent de deux fleuves (la Garonne et la Dordogne) dont les caractéristiques hydrodynamiques sont différentes. Cela implique-t-il des différences dans la dévalaison des juvéniles ?

Certains aspects de la dévalaison chez la grande alose et l'alose feinte restent peu documentés. En milieu estuarien, les alosons dévalent en bancs, avec un préférendum pour la surface chez les deux espèces, plus marqué chez la grande alose (Taverny, 1991; Castelnaud & Rochard, 1996; Castelnaud *et al.*, 2000). Aucune étude n'a été réalisée sur l'impact du rythme des marées ou du cycle jour/nuit sur la migration des individus. O'Leary & Kynard (1986) ont montré une activité des juvéniles dans l'après midi et en soirée pour l'alose savoureuse et sur toute la journée pour l'alose d'été. Pour l'alose savoureuse dans la rivière Columbia, les juvéniles peuvent être observés dans toute la colonne d'eau la nuit et plutôt au fond le jour (Petersen *et al.*, 2003). En milieu expérimental Katz (1978) a montré un lien entre l'activité de nage (exprimée en terme de vitesse et formation de bancs) et la photopériode. Dans son étude, la vitesse de nage est moindre et les individus ne forment pas de bancs durant la nuit. Le contraire est observé de jour.

Parmi les facteurs influençant la dévalaison, nous allons étudier les facteurs taille, âge et sexe (pour les caractéristiques propres aux individus) et année de naissance (et donc de dévalaison) et rivière de dévalaison (pour les caractéristiques environnementales).

1.2.5 Démarche adoptée

Jusqu'à maintenant, la dévalaison des alosons de grande alose et d'alose feinte a été étudiée à l'échelle d'observation populationnelle qui consiste à observer des individus en cours de dévalaison en un lieu donné, à un temps t (approche dite « diachronique »). Ce type d'approche offre une vision discontinue, par « images » successives de la dévalaison et a montré ses limites (Tab. 1). La fragilité des stades étudiés n'a pas permis de procéder au marquage des individus. Nous avons donc privilégié une approche individuelle basée sur l'utilisation des propriétés structurales et chimiques des otolithes, pièces calcifiées situées dans l'oreille interne des poissons (Campana & Thorrold, 2001). L'approche individuelle a été utilisée ici pour un suivi de la dévalaison de façon rétrospective, c'est-à-dire à partir de géniteurs des deux espèces. Ce type d'approche, déjà mise en oeuvre pour d'autres espèces (Secor & Piccoli, 1996; Limburg, 2001), offre une vision continue du phénomène de migration. Les enjeux d'une telle approche consistent à comprendre les relations entre la microchimie – la microstructure des otolithes – les informations temporelles – les informations spatiales que l'on peut en tirer (Fig. 6 et Tab. 1). En outre, cette approche retrace l'histoire migratoire des individus qui ont survécu (Limburg, 2001). Elle retrace donc les « tactiques gagnantes » (Tab. 1).

En outre, pour pouvoir utiliser l'approche rétrospective, il est nécessaire que les géniteurs se reproduisent dans le bassin versant où ils sont nés et donc, où ils ont dévalé. La mise en évidence de populations d'alose feinte distinctes des points de vue biométrique, morphométrique, biologique et génétique implique un instinct de retour des individus (ou « homing ») dans le bassin versant d'origine (Douchement, 1981; Alexandrino & Boisneau, 2000; Lecorre *et al.*, 2005). Pour la grande alose, la faible variabilité génétique entre les différentes populations rend la distinction génétique entre populations difficile (Alexandrino & Boisneau, 2000) mais, les différences éco-morphologiques mises en évidence jusqu'à maintenant (Sabatié *et al.*, 2000; Véron *et al.*, 2001) constituent de fortes présomptions en faveur d'un homing des individus.

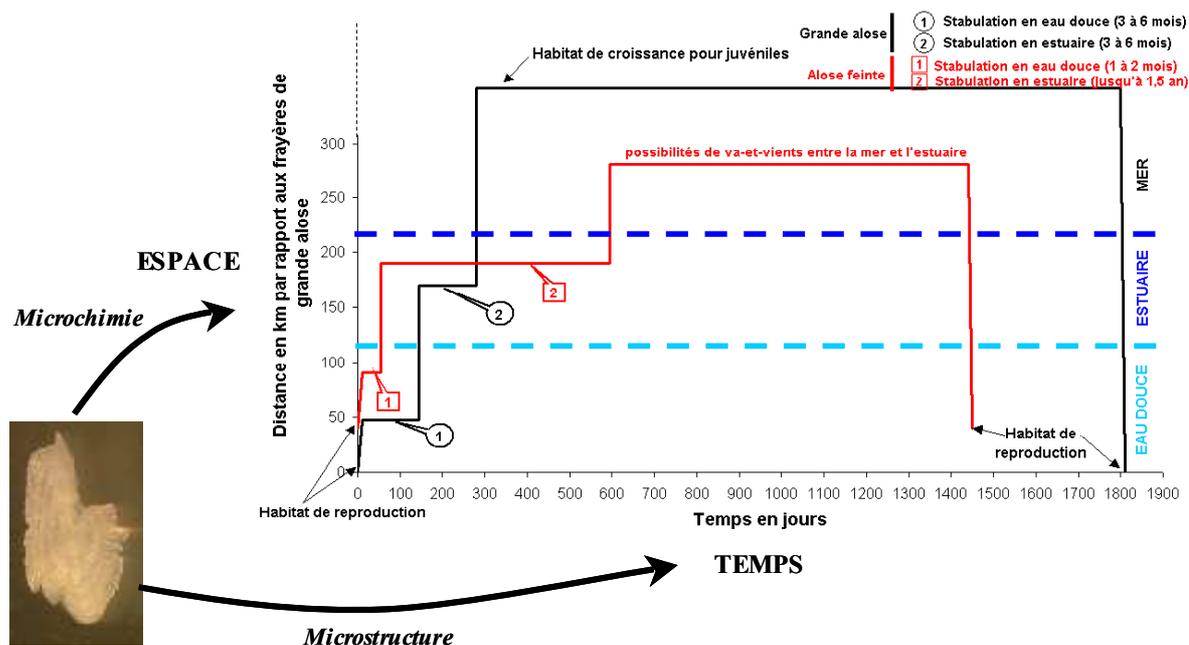


Fig. 6 : Représentation schématique des liens entre l'otolithe (ici est représenté un otolithe de grande alose) et la migration des individus.

Tab. 1 : Comparaison du type d'informations obtenues à partir d'une approche individuelle rétrospective et d'une approche populationnelle diachronique

	APPROCHE INDIVIDUELLE Et RETROSPECTIVE	APPROCHE POPULATIONNELLE Et DIACHRONIQUE
Suivi de la dévalaison	Continu	Morcelé
Diversité des patrons de migration	Patron de migration des gagnants	Vision plus globale des patrons de migration existants
Interprétation des patrons observés	- Dépend de l'interprétation des otolithes - On ne peut proposer des facteurs explicatifs rétrospectivement	- Dépend de la fréquence de capture des individus (au niveau temporel et spatial) - Informations environnementales (biotiques et abiotiques) concomitantes au phénomène observé

CHAPITRE 2.

PRESENTATION DES ESPECES

ET

DU MILIEU D'ETUDE

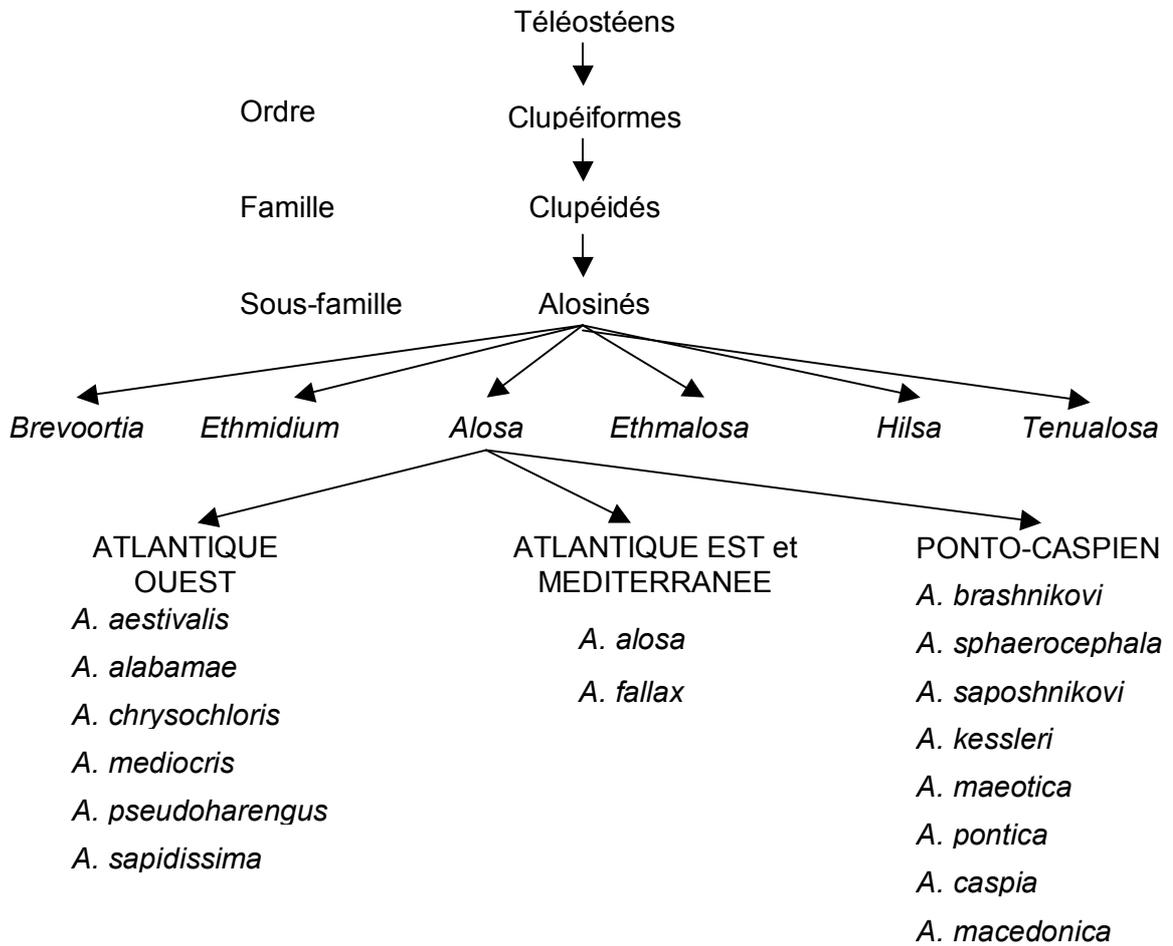


Fig. 7 : Position systématique du genre *Alosa* et localisation géographique des grands groupes (adapté de Baglinière & Elie (2000)).

2.1 Présentation des espèces

2.1.1 Position systématique

La grande alose et l'alose feinte sont des Clupéiformes, de la famille des Clupéidés et de la sous famille des Alosinés (super ordre des Téléostéens). La grande alose et l'alose feinte font partie des quelques 16 espèces appartenant au genre *Alosa* (Fig. 7). Ce genre est caractérisé par une échancrure médiane sur la mâchoire supérieure, un nombre de rayons des nageoires pelviennes égale à 8 et un recouvrement des branchiospines inférieures et supérieures entre elles dans l'axe médian de l'arc branchial ((Whitehead, 1985) *in* (Baglinière, 2000)). Le genre *Alosa* peut être divisé en trois grands groupes, selon leur répartition géographique : un groupe Atlantique Ouest, un groupe ponto-caspien, un groupe Atlantique-Est et Méditerranée (Fig. 7). La grande alose et l'alose feinte sont les uniques représentantes de ce dernier groupe (Baglinière, 2000). Les travaux de Bentzen *et al.* (1993) montrent la proximité phylogénétique des deux aloses de l'Atlantique Est (*Alosa alosa* et *A. fallax*) avec les aloses américaines, essentiellement l'alose savoureuse.

Même si, à maturité sexuelle, une observation directe permet de différencier les deux espèces (les grandes aloses étant plus grandes que les aloses feintes) (Fig. 8), le critère majeur de distinction entre grande alose et alose feinte est le nombre de branchiospines sur le premier arc branchial. En effet, à taille égale, le nombre de branchiospines des grandes aloses est supérieur à celui des aloses feintes (Taverny, 1991; Véron *et al.*, 2001). A taille adulte, ce nombre est supérieur à 90 pour la grande alose et inférieur à 60 pour l'alose feinte (Quignard & Douchement, 1991a, b). En outre, les deux espèces sont génétiquement différentes (Alexandrino *et al.*, 1996; Lecorre, 1999; Véron *et al.*, 2001).



Fig. 8 : Morphologie externe de géniteurs d'aloise feinte et de grande alose.

2.1.2 L'aire de répartition

Les deux espèces d'aloises connaissent depuis le XX^{ème} siècle une restriction de leur aire de répartition. Les facteurs généralement impliqués sont la pêche, la pollution, la dégradation de l'habitat, la restriction des voies de migration avec notamment l'édification de barrages (Jonsson *et al.*, 1999). Ainsi, la grande alose qui était autrefois présente le long de la côte Atlantique de la Norvège au Sud du Maroc ainsi que dans le bassin méditerranéen, ne serait plus présente que de la Loire au Portugal et totalement absente de la Méditerranée (Baglinière, 2000; Baglinière *et al.*, 2003) (Fig. 9).

L'aloise feinte, autrefois présente de l'Islande jusqu'au Sud du Maroc et s'étalant jusqu'à la Scandinavie et la mer Baltique, a subi de moins graves dommages que la grande alose, en raison de sa meilleure plasticité écologique et de son caractère moins anadrome que la grande alose (utilisation des parties très aval des bassins versants). Bien que, de façon générale, on observe une régression des populations, cette espèce est actuellement toujours présente depuis l'Elbe, le Rhin, les Iles Britanniques jusqu'au Maroc (Baglinière & Elie, 2000; Aprahamian *et al.*, 2003b) (Fig. 9).

Actuellement, la population de grande alose qui se trouve dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne est la plus importante population de l'espèce au niveau français (Baglinière & Elie, 2000) et se situe au cœur de l'aire de répartition de l'espèce (Castelnaud *et al.*, 2001b). Elle peut donc être considérée comme une population de référence (Martin Vandembulcke, 1999). Pourtant, des « signaux d'alarme » commencent à s'allumer pour cette espèce, avec des effectifs de juvéniles à la dévalaison en diminution (Girardin *et al.*,

2004) et des effectifs de géniteurs à la remontée qui présentent une tendance à la diminution (Chanseau *et al.*, 2005).

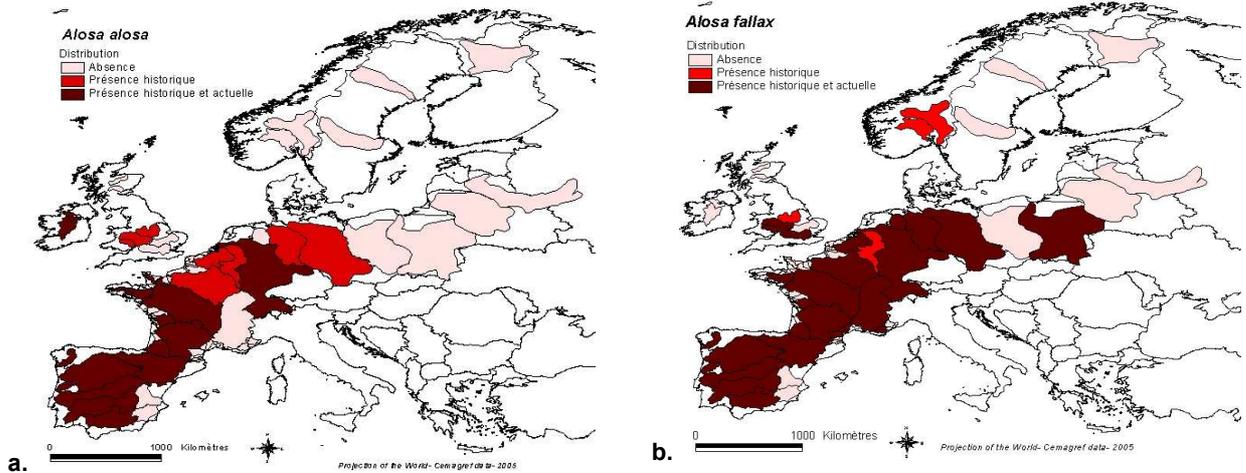


Fig. 9 : Distribution de la grande alose (a.) et de l'alse feinte (b.) en Europe de l'Ouest : présence actuelle, présence historique et absence. Tiré de Beguer (2005).

2.1.3 Cycle biologique

La grande alose et l'alse feinte présentent un cycle biologique assez voisin (Fig. 10 et Fig. 11) dans les grandes lignes mais, des traits d'histoire de vie bien distincts.

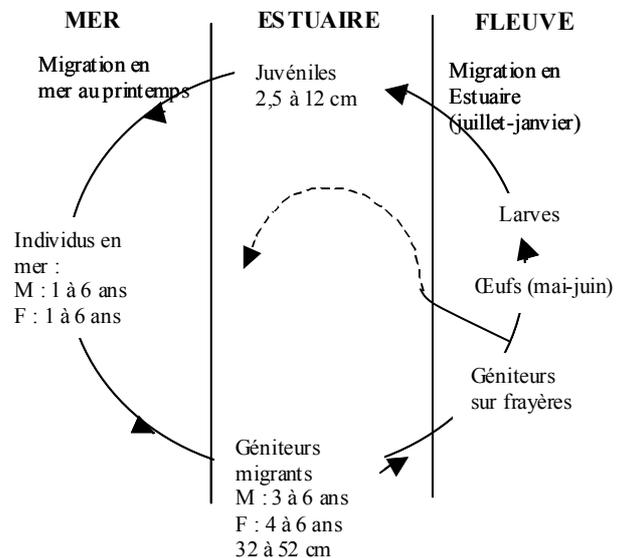
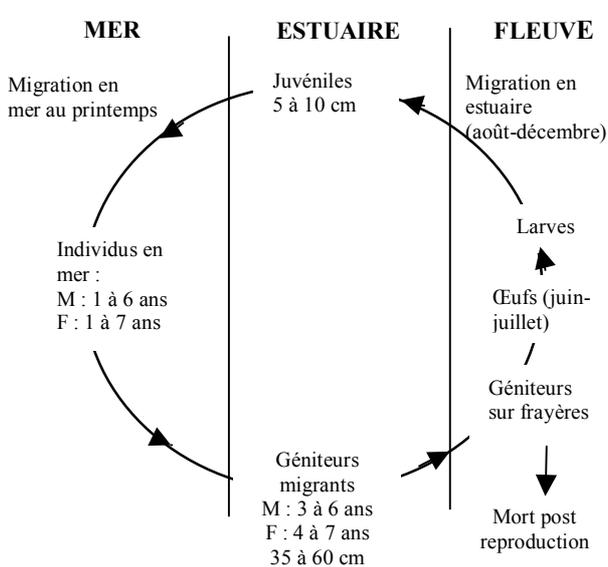


Fig. 10 : Cycle biologique de la grande alose *Alosa alosa* dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (tiré de Martin Vandembulcke, 1999) M :Mâles, F :Femelles

Fig. 11 : Cycle biologique de l'alse feinte *Alosa fallax* dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (tiré de Taverny, 1991) M :Mâles, F : Femelles

2.1.4 Remontée migratoire des géniteurs

Les aloses remontent en eau douce pour se reproduire en fin d'hiver et durant tout le printemps avec une migration plus précoce (de un mois) et généralement plus longue (4 à 4,5 mois contre 3 à 3,5 mois) pour la grande alose que pour l'aloise feinte, la phénologie de la migration variant en fonction de la latitude (Menesson-Boisneau *et al.*, 2000). L'âge à la remontée des géniteurs s'étale de 3 à 8 ans pour la grande alose et de 2 à 9 ans pour l'aloise feinte (Aprahamian *et al.*, 2003b; Baglinière *et al.*, 2003). Pour chaque espèce, les mâles mûrent généralement un an plus tôt que les femelles.

Dans le cas du bassin Gironde-Garonne-Dordogne, les mâles de grande alose sont âgés de 3 à 6 ans et les femelles de 4 à 7 ans, avec un mode à 5 ans pour les deux sexes (Martin Vandembulcke, 1999; Lambert *et al.*, 2001). Pour l'aloise feinte, les mâles sont âgés de 3 à 6 ans et les femelles de 4 à 6 ans, avec un mode à 4 ou 5 ans selon les années (Taverny, 1991).

La remontée migratoire s'effectue par flux dynamiques de géniteurs initiés et/ou modulés par différents facteurs (abiotiques et biotiques). La température est l'un des principaux facteurs (Bellariva, 1998; Lecorre, 1999; Rochard, 2001; Acolas *et al.*, 2006), la migration ne pouvant être réalisée qu'à partir d'une température de 12°C (Leggett & Whitney, 1972; Baglinière *et al.*, 2003). Lorsque les températures avoisinent les 10-11°C, la migration est faible. Le débit (Bellariva, 1998; Lecorre, 1999) ainsi que le rythme des marées (Menesson-Boisneau & Boisneau, 1990; Rochard, 2001) sont également impliqués. Parmi les facteurs abiotiques, l'état de maturité sexuelle et le sexe des individus (les mâles migrant plus tôt que les femelles) entrent en compte (Lecorre, 1999; Menesson-Boisneau *et al.*, 2000).

La mise en évidence de populations d'aloise feinte génétiquement distinctes semble confirmer un instinct de retour des individus à leur rivière d'origine ou « homing » (Alexandrino & Boisneau, 2000). Ce phénomène a déjà été montré pour l'aloise savoureuse (Epifanio *et al.*, 1995; Waters *et al.*, 2000). Pour la grande alose, les caractéristiques génétiques (Alexandrino & Boisneau, 2000) n'ont pas permis de distinguer les différentes populations mais, les caractéristiques éco-morphologiques sont en faveur d'un homing des individus (Douchement, 1981; Sabatié *et al.*, 2000; Véron *et al.*, 2001). Les récents travaux de Tomás *et al.* (2005) montrent que la discrimination de la rivière d'origine des individus est possible par l'étude de la composition chimique des otolithes, offrant ainsi un moyen prometteur de trancher de façon définitive sur le homing chez la grande alose.

2.1.5 La reproduction

La période de reproduction pour la grande alose et l'aloise feinte s'étale d'avril à août, avec une position dans le temps fonction de la latitude (Cassou-Leins *et al.*, 2000). Dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne, les jeunes aloses feintes naissent en mai-juin et les jeunes grandes aloses en juin-juillet (Taverny, 1991). Le déroulement de la reproduction ainsi que ses modalités (caractéristiques des zones de frayères, positionnement des individus dans la colonne d'eau...) ont fait l'objet de différents travaux (Boisneau *et al.*, 1990; Cassou-Leins *et al.*, 2000; Caswell & Aprahamian, 2001; Acolas *et al.*, 2006).

Plusieurs éléments diffèrent dans la reproduction des deux espèces :

- La position des sites de frayère.

Pour la grande alose, ils sont situés en eau douce, en amont des zones sous influence de la marée dynamique (Cassou-Leins & Cassou-Leins, 1981; Belaud *et al.*, 2001). Pour l'aloise feinte, ils sont plus en aval, en eau douce ou en limite de marée dynamique (Taverny, 1991; Aprahamian *et al.*, 2003b) (Fig. 12). Dans le cas de chevauchement des sites de frayères, on peut observer l'émergence d'hybrides fertiles comme dans le cas du bassin de la Loire (Menesson-Boisneau et Boisneau, 1990). Dans le bassin Gironde-Garonne-Dordogne, très peu d'hybrides ont été identifiés (Taverny, 1991).

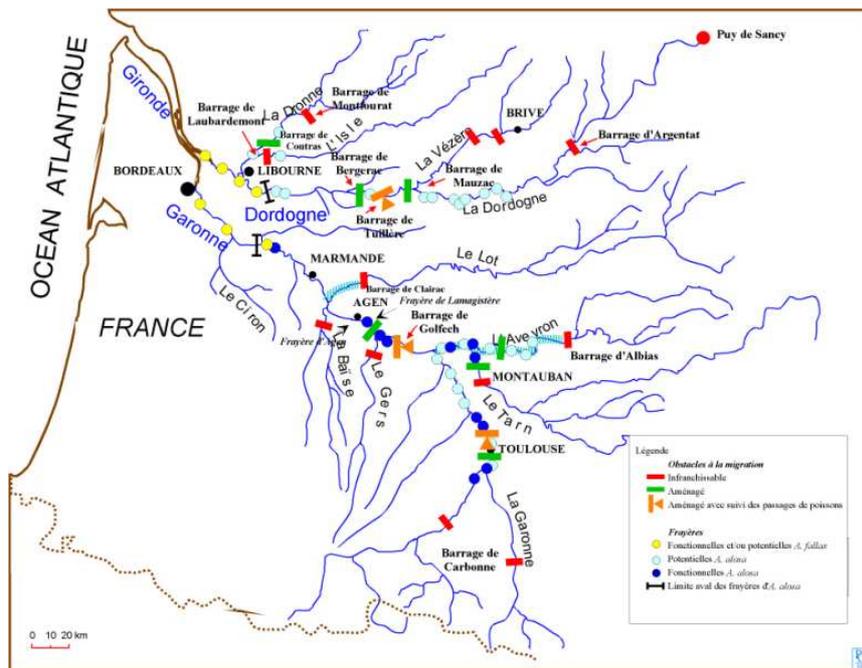


Fig. 12 : Position des sites de frayère pour la grande alose et l'aloise feinte, dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne. Tiré de Martin Vandembulcke (1999)

➤ Le nombre de reproductions.

Les géniteurs de grande alose sont généralement semelpares (Mennesson-Boisneau et al., 2000), sauf dans le cas de populations fermées (Collares-Pereira *et al.*, 1999). Les aloses feintes sont itéropares. De façon générale, l'itéroparité augmente vers le Nord (Mennesson-Boisneau et al., 2000). Dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne, les aloses feintes se reproduisent en majorité deux fois, quel que soit le sexe (Taverny, 1991). Dans l'estuaire de la Severn (Grande Bretagne), jusqu'à 7 épisodes de reproduction peuvent être observés (Aprahamian et al., 2003).

2.1.6 Régime alimentaire

En eau douce, les juvéniles des deux espèces se nourrissent essentiellement de larves d'insectes aquatiques (Cassou-Leins & Cassou-Leins, 1981; Aprahamian, 1989; Sabatié, 1993; Buard, 2002). En estuaire, l'alimentation des jeunes grandes aloses n'est actuellement pas très documentée (Anonyme, 1979; Sabatié, 1993). Pour l'alose feinte dans les estuaires de l'Elbe, de la Severn ou de la Gironde, le régime alimentaire est composé de poissons (ex. sprat *Sprattus sprattus*), d'insectes, de mysidacés, de copépodes, avec une dominance des proies variant dans le temps (Aprahamian, 1989; Oesmann & Thiel, 2001 et S. Pasquaud, Cemagref, com.pers.). La différence de régime alimentaire entre les deux espèces est particulièrement marquée chez les subadultes et les adultes : la grande alose est planctonophage, se nourrissant essentiellement d'euphausiacés et de copépodes, alors que l'alose feinte est plus piscivore avec une consommation plus importante de sprats, d'anchois (Taverny & Elie, 2001a; Maitland & Lyle, 2005). Ces différences s'expliquent essentiellement par la morphologie des branchiospines sur le premier arc branchial des individus des deux espèces (Fig. 13).

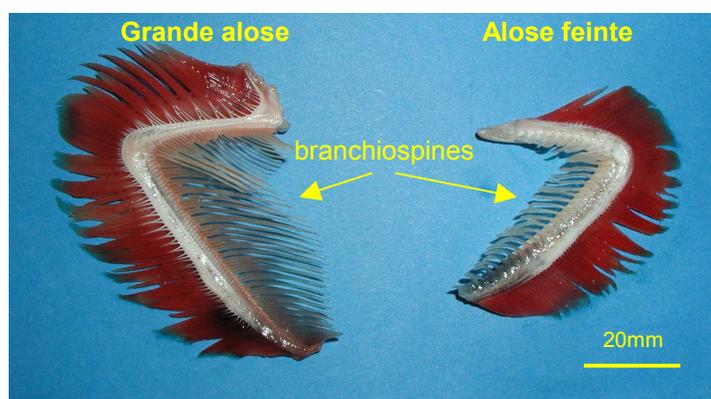


Fig. 13 : Branchiospines sur le premier arc branchial de géniteurs de grande alose et d'alose feinte.

2.1.7 Les aloses en milieu marin

Peu d'informations sont disponibles sur leur écologie en mer. Dans le golfe de Gascogne, les groupes d'âge les plus souvent rencontrés sont 2, 3 ans pour la grande alose et 3, 4 ans pour l'aloise feinte (Taverny, 1991; Taverny & Elie, 2001b). Près de 90% des captures d'aloise feinte se font au large de l'embouchure de la Gironde et des pertuis charentais, sur des zones de moins de 50 m de profondeur, alors que la grande alose se répartit plus régulièrement depuis le large de la côte girondine jusqu'au Morbihan, jusqu'à des fonds de 100m de profondeur voire plus (Taverny & Elie, 2001b). Le long des côtes marocaines, la grande alose se trouve plutôt dans la zone productive d'« upwelling » à des profondeurs comprises entre 30 et 150m (Sabatié, 1993).

2.2 L'estuaire de la Gironde : le milieu d'étude

L'estuaire de la Gironde est le résultat de la confluence des fleuves Garonne (qui prend sa source dans les Pyrénées espagnoles) et Dordogne (descendant du Massif Central). D'une distance de 76 km de long entre le Bec d'Ambès et le trait de côte, il occupe une superficie d'environ 450 km² à marée basse et 635 km² à marée haute, étant ainsi le plus grand estuaire d'Europe occidentale (Salomon, 2002) (Fig. 14). Il est également l'un des plus riches d'Europe occidentale en terme de richesse spécifique, avec 75 espèces de poissons (Lobry *et al.*, 2003).

L'activité économique autour de l'estuaire est importante. Des opérations de dragage y sont régulièrement menées (Girardin *et al.*, 2001). En outre, un Centre Nucléaire de Production d'Electricité (CNPEB) est installé à Braud et St Louis depuis 1979. L'estuaire est le siège de différentes pollutions en métaux lourds tels que le cadmium, le zinc, le cuivre et le mercure (Boudou, 2002; Durrieu *et al.*, 2005a; Lochet *et al.*, soumis) dont l'origine peut être industrielle ou naturelle. L'estuaire est également contaminé en polluants organiques (HAP et PCB) mais de façon plus modérée (Budzinski *et al.*, 2002).

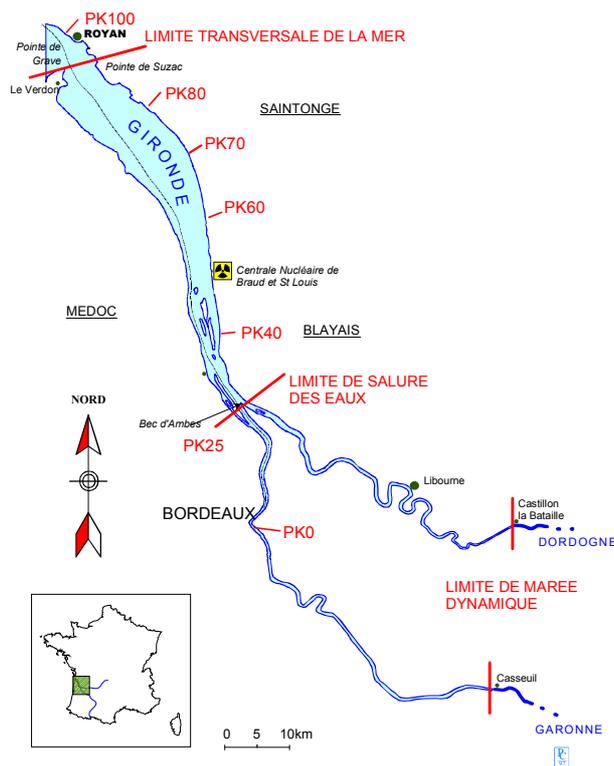


Fig. 14 : Présentation de l'estuaire de la Gironde (tiré de Lambert, 2005). Il est convenu de caractériser des villes ou des zones de l'estuaire en fonction de leur distance aux villes de Bordeaux (sur la Garonne) et de Libourne (sur la Dordogne) auxquelles le point kilométrique 0 (PK0) est associé. Les PK sont notés positivement vers l'aval.

2.2.1 Les caractéristiques hydrodynamiques de l'estuaire de la Gironde

L'estuaire est un environnement soumis à des fluctuations, notamment en terme d'hydrodynamisme et de physico-chimie.

2.2.1.1 Hydrodynamisme de l'estuaire de la Gironde (débit fluvial et marées)

L'estuaire de la Gironde subit les effets cumulés des deux systèmes hydrographiques de la Dordogne et de la Garonne, 65% du débit de la Gironde pouvant être attribué à la Garonne. Pour la période 1960-2001, le module^a total des deux fleuves (estimé au niveau de Pessac sur la Dordogne et de la Réole sur la Garonne) est de $966\text{m}^3\text{s}^{-1}$.

^a Module : débit moyen, le plus souvent annuel, en un point d'un cours d'eau. Il est évalué par la moyenne des débits moyens annuels sur une période suffisamment longue pour être représentative des débits mesurés ou reconstitués.

Dans le golfe de Gascogne, la marée est de type semi-diurne et est soumise à un cycle de 12h25mn. Le volume d'eau marine introduit dans l'estuaire par le flot (marée montante) est d'environ $2,0 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ en vives eaux et $1,1 \cdot 10^9 \text{ m}^3$ en mortes eaux (Sottolichio, 1999). Ce volume décroît exponentiellement vers l'amont.

2.2.1.2 Physico-chimie de l'estuaire de la Gironde (salinité, température)

Du fait du mélange d'eaux d'origine marine et fluviale en estuaire, de nombreux paramètres abiotiques fluctuent au cours de la marée et selon son coefficient ainsi que la saison.

La salinité est le facteur le plus caractéristique du changement de milieu fleuve-mer. Les variations de salinité, généralement très rapides, dépendent du cycle de marée (les salinités maximale et minimale étant relevées respectivement à l'étale de pleine mer et de basse mer), du coefficient de marée (la salinité maximale étant atteinte lors des marées de vives eaux) et d'un cycle annuel (la valeur de la salinité dépendant du volume d'eau douce introduit dans l'estuaire).

En fonction des conditions annuelles moyennes, l'estuaire peut être découpé en 3 secteurs suivant les critères de Rince (1983) (Fig. 15):

- Secteur oligohalin : salinité moyenne comprise entre 0,5 et 5‰
- Secteur mésohalin : salinité moyenne comprise entre 5 et 18‰
- Secteur polyhalin : salinité moyenne comprise entre 18 et 30‰.

Les limites de ces secteurs sont variables en fonction des saisons. Une station donnée pourra donc être en zone mésohaline l'hiver et polyhaline l'été.

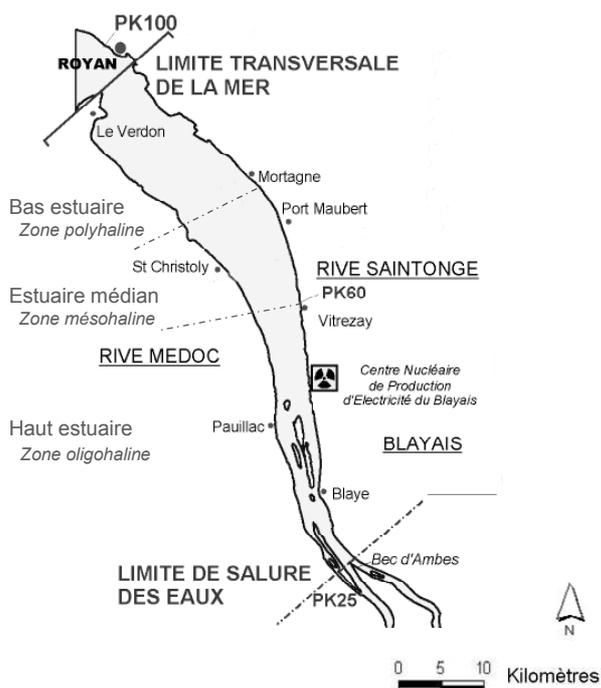


Fig. 15 : Limite théorique des 3 secteurs de salinité de l'estuaire de la Gironde (tiré de Lobry, 2004).

En règle générale, les eaux fluviales sont plus chaudes en été que les eaux océaniques et plus froides en hiver. On considère généralement que l'équilibre thermique entre l'eau de mer et l'eau de l'estuaire est atteint deux fois par an, au printemps et en automne.

2.2.2 Le suivi biologique dans l'estuaire de la Gironde

Ne sont présentées ici que les campagnes « transects », qui permettent un suivi des individus de petite taille circulant aux abords du CNPEB, offrant ainsi un moyen de suivre la dévalaison des jeunes aloses. Bon nombre des connaissances actuelles concernant la dévalaison des alosons sont basées sur ce suivi.

Les stations de prélèvement, échantillonnées selon une périodicité mensuelle, sont situées au niveau de 4 transects (de T2 à T5) répartis entre les pK 50 et 70 (Fig. 16).

Les individus sont échantillonnés en fond (traineau supra benthique) et en surface (cadre de type « pibalour ») avec des prélèvements près de chaque rive et dans l'axe médian de l'estuaire. Chaque prélèvement, d'une durée de 5 minutes, est effectué de jour, entre la moitié du flot et l'étape de pleine mer.

Les spécimens récoltés lors de ces campagnes sont identifiés, comptabilisés, pesés et conservés. Pour chaque échantillon analysé, les effectifs spécifiques et globaux sont

calculés et rapportés à 1000m³ d'eau filtrée. Selon ce protocole, les individus ne sont ni mesurés, ni âgés.

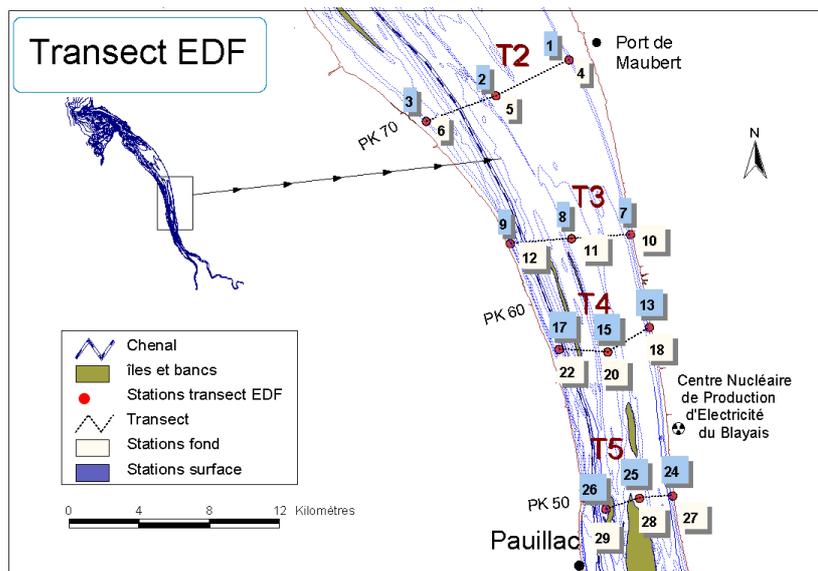


Fig. 16 : Positionnement des différents transects (T2, T3, T4 et T5) et stations (1 à 29) échantillonnés dans le cadre du suivi de la faune circulant aux abords de la centrale du Blayais (tiré de Girardin et al., 2004).

2.3 Délimitation du cadre d'étude

Dans le cadre de cette étude, nous travaillons à l'échelle du compartiment, sur la base de la salinité. Nous appellerons :

- Le compartiment « eau douce », le milieu fluvial (Garonne et Dordogne) jusqu'à la limite de salure des eaux.
- Le compartiment « estuaire » caractérisé par une eau saumâtre et un gradient croissant de salinité vers l'aval.
- Le compartiment « mer » correspondant aux salinités marines.

Outre l'échantillonnage des géniteurs, ce travail a nécessité la collecte d'individus au stade juvénile et subadulte (cf. Chapitre 3), en différentes zones du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (Fig. 17).

Stade juvénile :

En eau douce, des juvéniles de grande alose ont été collectés au niveau du barrage de Golfech (F. Dauba, ENSAT). Aucun juvénile d'aloise feinte n'a pu être collecté dans ce compartiment.

En estuaire, les individus collectés lors des campagnes « TRANSECT » ont été utilisés. De façon à étudier les juvéniles présents aux différents niveaux de l'estuaire, des échantillonnages supplémentaires ont été réalisés en amont et en aval de la zone des campagnes « TRANSECT » suivant le même protocole, à l'exception près que seuls des

échantillonnages de surface ont été réalisés. En amont, les échantillonnages ont été effectués un peu avant la confluence des fleuves Garonne et Dordogne avec 6 prélèvements par fleuve selon une périodicité mensuelle. Des prélèvements de plancton ont également été effectués. En aval, 6 prélèvements mensuels ont été réalisés à l'embouchure de l'estuaire. Cet échantillonnage intensif a été effectué de juin 2003 à mars 2004, ce qui représente un total de 420 prélèvements. Cependant, seuls 23 juvéniles ont été capturés. L'été caniculaire de l'année 2003 est vraisemblablement à l'origine d'une mortalité importante des jeunes stades.

Stade subadulte :

Ces individus proviennent de campagnes d'échantillonnage réalisées dans les Pertuis Charentais.

Stade adulte :

Les géniteurs des deux espèces en cours de migration de reproduction ont été collectés auprès de pêcheurs professionnels, en Garonne et en Dordogne.

En parallèle, des larves de grande alose ont été élevées en milieu expérimental.

La Fig. 17 présente les différents points d'échantillonnages et les stades qui y sont associés. Le Tab. 2 récapitule le nombre d'individus effectivement analysés dans cette étude.

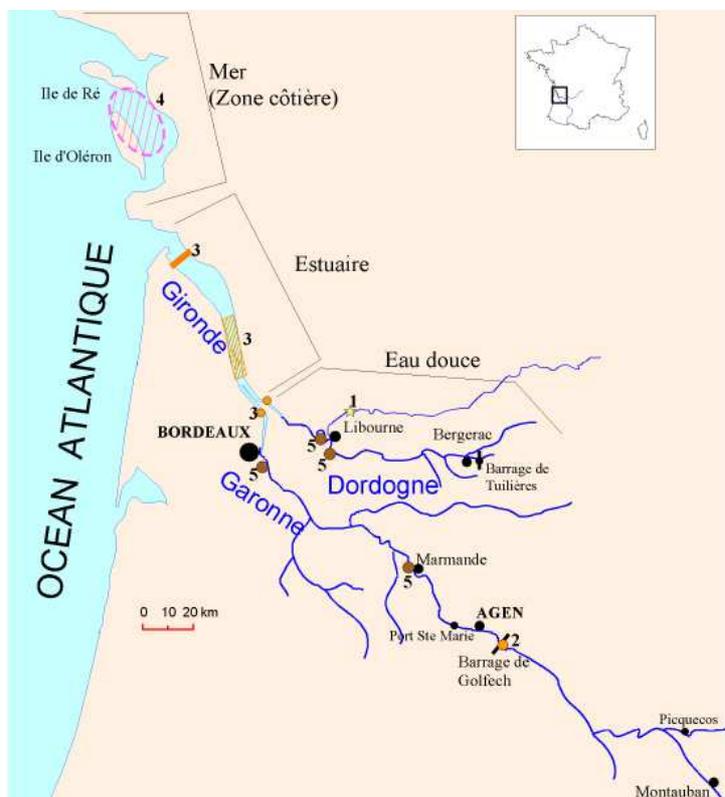


Fig. 17 : Localisation des échantillonnages d'individus à différents stades : (1) larves de grande alose (structure expérimentale), (2) juvéniles de grande alose en eau douce, (3) juvéniles des deux espèces en estuaire, (4) sub-adultes des deux espèces en milieu marin côtier, les Pertuis Charentais, (5) géniteurs des deux espèces en fleuve.

Tab. 2 : Nombre d'individus effectivement analysés en fonction du stade et de l'espèce. Les chiffres de la colonne « localisation » renvoient à la carte précédente. Les chapitres de ce document qui présentent l'analyse de ces individus sont indiqués.

Espèce	Stade	Effectif	Lieu de prélèvement	Localisation	Année de capture	Chapitre
	larves	81	Reproduction assistée	1	2003	Chapitre 3
	juvéniles	10	Golfech	2	2003	Chapitre 3
Grande alose	juvéniles	2	Estuaire de la Gironde	3	2003	Chapitre 3
	subadultes	9	Pertuis Charentais	4	2003	Chapitre 3
	géniteurs	33	Dordogne et Garonne	5	2003	Chapitre 4
	juvéniles	5	Estuaire de la Gironde	3	2003	Chapitre 3
Alose feinte	subadultes	10	Pertuis Charentais	4	2003	Chapitre 3
	géniteurs	37	Dordogne et Garonne	5	2003	Chapitre 4

CHAPITRE 3.
APPROCHE COUPLEE
MICROCHIMIE-
MICROSTRUCTURE
DE L'OTOLITHE

3.1 Introduction

L'objectif de ce chapitre est de présenter de façon exhaustive l'approche retenue pour étudier la dévalaison des jeunes aloses. Cette approche repose sur l'utilisation des otolithes de géniteurs. Il convient donc de préciser

- ✓ ce qu'est un otolithe et ses propriétés, qui en font un outil de plus en plus utilisé en écologie des poissons.
- ✓ les relations otolithe-temps et otolithe-espace (Fig. 6). Quelles approximations peut-on tirer de l'étude des otolithes ?

3.2 L'otolithe : la « boîte noire » des poissons

Les otolithes sont des pièces calcifiées situées dans l'oreille interne des poissons (voir Grassé, 1958 pour plus de détails).

3.2.1 L'oreille interne des poissons

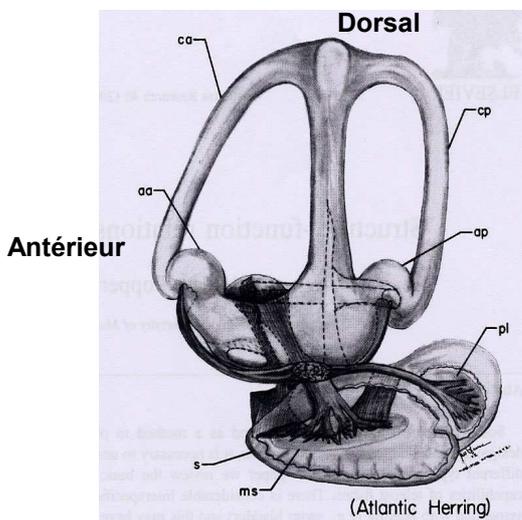


Fig. 18 : Représentation de l'oreille interne d'un hareng (tirée de Popper & Lu, 2000 avec : les canaux semicirculaires antérieur (ca), postérieur (cp) et le troisième figuré en pointillés, les trois sacs otiques : lagena (pl), l'utricule (non visible ici) et le saccule (s) avec sa sagitta (ms).

L'oreille interne des poissons est un ensemble de canaux et de sacs otiques remplis d'un liquide appelé l'endolymphe. Chez les Ostéichthyens, on dénombre trois paires de sacs otiques pour trois paires d'otolithes réparties comme suit : trois sacs otiques par oreille, chacun contenant un otolithe (Fig. 18). Les sacs otiques, du nom de saccule, utricule et lagena contiennent respectivement la sagitta, le lapillus et l'asteriscus (Grassé, 1958).

Les otolithes sont impliqués dans :

- la détection des ondes sonores (fonction auditive de l'oreille interne) (Wright *et al.*, 2002). La fonction auditive peut être particulièrement développée, notamment chez

certaines Clupéidés, tels que l'aloise savoureuse qui détecte les ultrasons (Popper *et al.*, 2004).

- la détection des accélérations linéaires et angulaires (fonction de maintien de l'équilibre de l'oreille interne) (Popper & Lu, 2000; Wright *et al.*, 2002).

3.2.2 Description des otolithes

Les otolithes présentent une grande diversité de forme entre les espèces (Popper *et al.*, 2005). Généralement comprimés latéralement, ils sont souvent symétriques (droite-gauche). Typiquement, l'otolithe présente une face concave dite « distale » dirigée vers l'extérieur du poisson (Fig. 19 et Fig. 21), une face convexe dite « proximale » dirigée vers l'intérieur (Fig. 20 et Fig. 22), avec un axe principal de croissance antéro-postérieur. La face proximale de la sagitta contient une gouttière appelée *sulcus acusticus*. C'est au niveau du sulcus que l'otolithe est au contact d'un épithélium sensoriel appelé macula (Secor *et al.*, 1992).

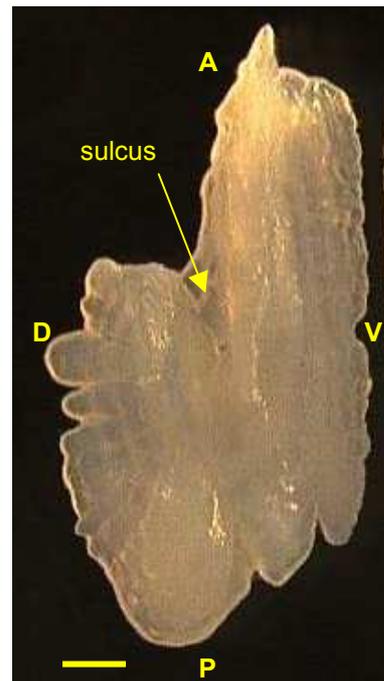
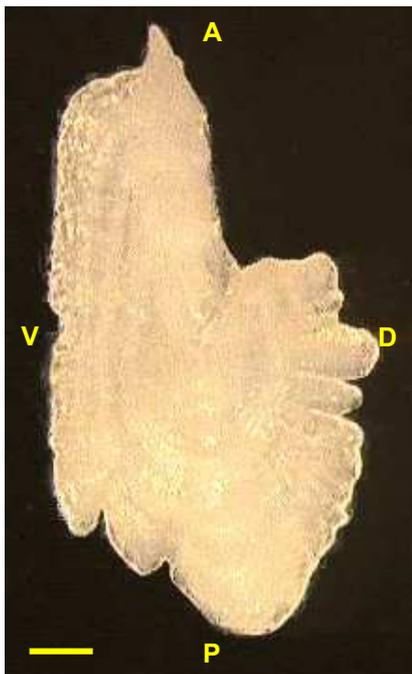


Fig. 19 : Face distale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur de grande alose (barre=500µm). A :Antérieur, P :Postérieur, V :Ventral, D :Dorsal

Fig. 20 : Face proximale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur de grande alose (barre=500µm)

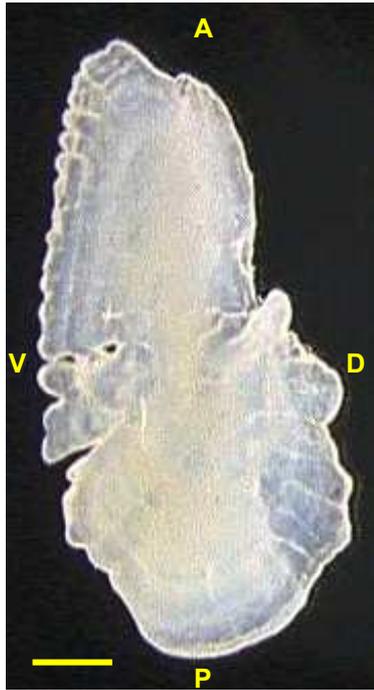


Fig. 21 : Face distale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur d'aloise feinte (barre=500µm)

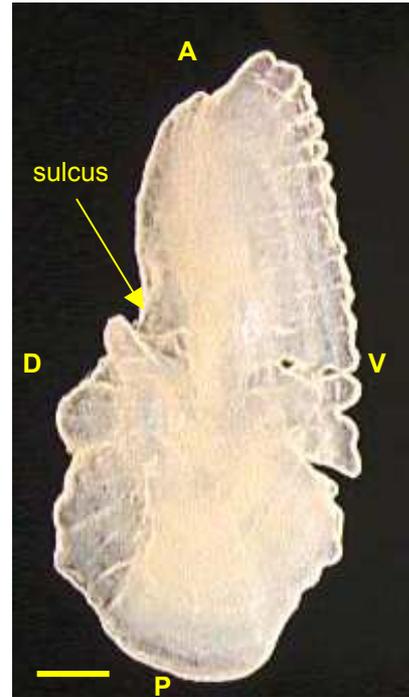


Fig. 22 : Face proximale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur d'aloise feinte (barre=500µm)

Les otolithes présentent trois plans d'orientation : sagittal, frontal et transversal (Fig. 23).

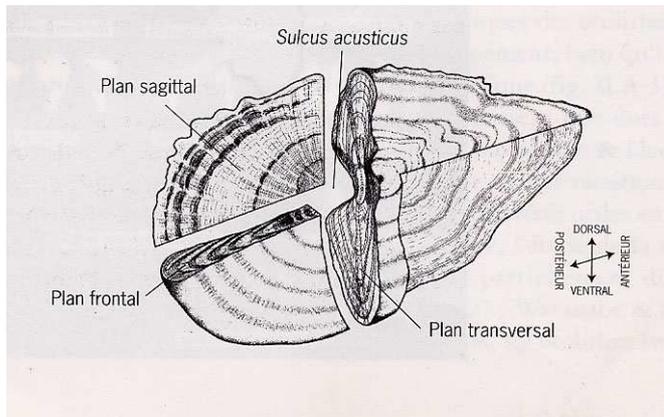


Fig. 23 : Les trois plans d'orientation d'une sagitta typique : plans sagittal, frontal et transversal. Tiré de Wright *et al.* (2002).

L'otolithe est constitué à 99% de cristaux de carbonate de calcium CaCO_3 essentiellement sous forme d'aragonite, déposés de façon régulière sur une matrice organique (protéines) (Degens *et al.*, 1969; Gaudie & Nelson, 1990). La calcification de l'otolithe est un processus complexe, pas encore totalement élucidé (Kalish, 1991; Payan *et al.*, 1999; Payan *et al.*, 2004). 31 éléments au moins entrent dans sa composition (Campana, 1999). En fonction de leur concentration, les éléments sont majeurs (C, O, Ca) (concentration avoisinant 10^5 ppm), mineurs (concentration > 100 ppm) (Na, Sr, K, S,...) et éléments traces (concentration < 100 ppm).

3.2.3 Propriétés des otolithes et leur utilisation en biologie

Les otolithes sont souvent assimilés à une « boîte noire » des individus, c'est-à-dire qu'ils « enregistrent » les éléments marquants de la vie des individus (résorption du sac vitellin, changements d'habitat, stress, maturité sexuelle,...). La périodicité de l'accroissement des otolithes permet d'estimer le moment de ces événements. La difficulté consiste donc à « décoder » correctement les informations extraites des otolithes. Les propriétés des otolithes sont (Campana & Neilson, 1985; Campana & Thorrold, 2001) :

- Ils sont présents dès la naissance du poisson (sauf pour l'asteriscus qui apparaît généralement un peu plus tard).
- Leur croissance est continue le long de la vie des individus. Elle se fait par accroissements périodiques.
- Ils sont capables d'incorporer certains éléments du milieu.
- Ils ne subissent pas de résorption, excepté en cas de stress extrêmes (Mugiya & Uchimura, 1989), contrairement aux autres structures telles que les écailles (Baglinière *et al.*, 2001), les structures osseuses.

Grâce à ces propriétés, les otolithes peuvent avoir de multiples applications et être utilisés comme, entre autres :

- **Estimateurs d'âge.** L'âge peut être estimé sur les otolithes à une échelle annuelle (Panfili *et al.*, 1992; Secor *et al.*, 1995b; Arneri *et al.*, 2001) mais également à une échelle journalière (Pannella, 1971; Jones & Brothers, 1987; Ponton *et al.*, 2001; Morales-Nin *et al.*, 2005). Ce dernier élément permet de discriminer les individus selon leur date de naissance et par la même, d'estimer les taux de survie en fonction des événements de reproduction (Moksness & Fossum, 1992; Limburg, 1996; O'Farrell & Larson, 2005). En outre, la croissance de l'otolithe peut être utilisée comme estimateur de la croissance des individus (Campana & Neilson, 1985; Campana, 1990; Sirois *et al.*, 1998; Panfili & Tomás, 2001).

- **Traceurs des migrations,** grâce à la variation géographique de la composition de l'eau associée à l'incorporation dans l'otolithe de certains éléments selon leur disponibilité environnementale. L'histoire migratoire des individus peut être retracée à partir de la composition élémentaire de l'otolithe ou de sa composition isotopique. Dans le premier cas, on peut citer l'exemple du rapport entre les éléments strontium (Sr) et calcium (Ca), reflet indirect de la salinité du milieu (Secor *et al.*, 1995a; Limburg, 2001; Limburg *et al.*,

2001; Zlokovitz *et al.*, 2003). Dans le second cas, le rapport des isotopes du Sr ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) dans l'otolithe reflète celui des cours d'eau, la précipitation dans l'otolithe se faisant sans fractionnement isotopique (Kennedy *et al.*, 2002; Milton & Chenery, 2003; Bacon *et al.*, 2004).

- **Traceurs des conditions environnementales** subies par les individus. De la même façon que le rapport isotopique de l'oxygène $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ chez les coraux ou les bivalves est utilisé pour estimer les conditions de température rencontrées par les organismes au cours de leur vie, le rapport isotopique $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de l'otolithe peut être également relié à la température du milieu (voir De Pontual & Geffen, 2002 pour d'autres détails, Høie *et al.*, 2004 et Wurster *et al.*, 2005). Le rapport Sr/Ca peut également être utilisé pour reconstruire l'histoire de la température (Townsend *et al.*, 1995).

- **Discriminateurs de l'origine géographique** des individus à partir de la signature environnementale contenue dans l'otolithe (Campana *et al.*, 1994; Campana *et al.*, 1995; Thresher, 1999; Tomás *et al.*, 2005), permettant ainsi de distinguer différents stocks de poissons. Les relations entre zones de nurserie et recrutement des individus au stade adulte (Gillanders & Kingsford, 1996; De Pontual *et al.*, 2000; Gillanders, 2002b) peuvent également être étudiées.

- **Marqueurs d'individus**, application largement utilisée lors de marquage chimique de masse. Dans le cas d'alevinage, comme par exemple pour l'aloise savoureuse ou l'esturgeon européen, les otolithes marqués permettent de distinguer les individus alevinés des individus sauvages (Lorson & Mudrak, 1987; Hendricks *et al.*, 1994; Lochet *et al.*, 2004). En vue d'un projet de réintroduction de la grande alose dans le Rhin, de récentes investigations sur l'efficacité du marquage à l'oxytétracycline sur les otolithes de grande alose ont été menées et présentées dans le cadre du 5^{ème} colloque international sur le Rhin (Bonn, Novembre 2005).

- **Indicateurs de pollution métallique**. Les otolithes peuvent révéler une exposition à des polluants métalliques, bien que les mécanismes d'incorporation des métaux dans l'otolithe ne soient pas encore bien connus. Les connaissances actuelles indiquent que l'incorporation des éléments dans l'otolithe n'est pas simplement le reflet de leur disponibilité dans le milieu (Milton *et al.*, 2000). En outre, les taux de métaux dans l'otolithe pour une même exposition varient en fonction des espèces (Geffen *et al.*, 1998).

3.3 Quel lien entre la microstructure de l'otolithe et le temps ?

Les résultats de cette partie 3.3. font l'objet d'une publication en cours de rédaction.

3.3.1 Introduction

La croissance des otolithes se fait par accroissements périodiques à différentes échelles de temps : annuelle, saisonnière, journalière (Campana & Thorrold, 2001; Wright *et al.*, 2002). Etudier la dévalaison en estuaire des juvéniles d'aloise requiert une estimation d'âge à l'échelle la plus fine possible d'où un intérêt particulier pour les accroissements primaires de l'otolithe et la résolution en jours qu'ils permettent. Un accroissement primaire, encore appelé microincrément ou strie d'accroissement, est défini comme une zone bipartite constituée de l'alternance d'une zone d'accrétion (translucide en lumière transmise soit la zone dite « L »), riche en carbonate de calcium, et d'une zone discontinue (opaque en lumière transmise, également appelée zone « D »), pauvre en carbonate de calcium mais riche en protéines (Campana & Neilson, 1985; Morales-Nin, 1987). L'accroissement des otolithes est régi par des facteurs internes, physiologiques (Campana & Neilson, 1985; Mugiya, 1987; Borelli *et al.*, 2003; Payan *et al.*, 2004) et des facteurs environnementaux tels que la photopériode (Radtke & Dean, 1982; Eckmann, 2000), la température (Marshall & Parker, 1982; Savoy & Crecco, 1987; Radtke & Fey, 1996; Fitzhugh & Nixon, 1997; Casas, 1998), l'alimentation (Neilson & Geen, 1982; Rice *et al.*, 1985; Bailey & Stehr, 1988; Moksness & Wespestad, 1989; Radtke & Fey, 1996) ainsi que le taux de croissance des individus (Geffen, 1982; Folkvord *et al.*, 2000; Feet *et al.*, 2002; Fox *et al.*, 2003). Les facteurs environnementaux affectent le rythme de dépôt ou l'épaisseur des incréments de façon différente selon les espèces.

L'objectif de cette partie est d'utiliser les incréments de l'otolithe comme approximation du temps, en testant l'hypothèse :

H : un incrément est formé quotidiennement

Bien que certains auteurs considèrent par défaut que le rythme d'accroissement est journalier (Pierce *et al.*, 2001), la relation n'est pas valable pour toutes les espèces (Caillart & Morize, 1989) ou peut être sujet à controverse comme par exemple pour le hareng de l'Atlantique *Clupea harengus* (Geffen, 1982; Lough *et al.*, 1982; Campana *et al.*, 1987; Moksness, 1992).

Plusieurs méthodes permettent d'estimer la relation otolithe-temps (voir Campana (2001) pour une synthèse sur ces méthodes). Dans notre cas, l'hypothèse avancée est testée à partir de larves de grande alose d'âge connu (issues d'une reproduction assistée) pour lesquelles le nombre de stries observées sur les otolithes est comparé à l'âge exact des individus (en jours). Cette méthode de validation permet également de déterminer le moment de dépôt du premier incrément, paramètre indispensable pour une bonne exactitude de la lecture d'âge (Jones, 1986). Au-delà de la caractérisation du lien otolithe-temps, l'étude du rythme de dépôt des incréments sur les otolithes de larves de grande alose doit permettre de mesurer nos capacités à estimer correctement la date de naissance des individus ou encore les taux de croissance à partir des otolithes (Campana & Moksness, 1991; Moksness & Fossum, 1992).

3.3.2 Matériel et Méthodes

3.3.2.1 Production des larves d'âge connu

Des géniteurs de grande alose ont été collectés dans la passe à poissons située à Golfech (en Garonne) en juin 2003 et transportés à la station expérimentale de Saint Seurin sur Isle (Cemagref). Une reproduction assistée a été réalisée à partir de 5 mâles et 3 femelles (Jatteau & Rouault, 2004) ayant reçu une injection de LhrH ($100\mu\text{g kg}^{-1}$ pour les mâles et $150\mu\text{g kg}^{-1}$ pour les femelles) ($T^\circ 23-24^\circ\text{C}$). Les œufs fertilisés ont ensuite été placés dans des jarres MacDonald et incubés 4 jours à $21,5^\circ\text{C}$ dans de l'eau de forage. Près de 11 000 larves, écloses sur une période de 24 heures, ont été transférées immédiatement après éclosion dans un bassin extérieur de 5 m^3 . Les larves ont donc pu expérimenter une photopériode et des variations de température naturelles ($18,5^\circ\text{C}-25,0^\circ\text{C}$). Elles ont été nourries 3 fois par jour avec du zooplancton naturel provenant d'un bassin contigu, l'alimentation se faisant par un système de pompage en continu.

Des lots de dix larves (Fig. 24) ont été échantillonnés : tous les deux jours de J00 (éclosion) à J10 puis à J15, J21, J25, J30, J35, J42, J49, J55. La mesure de la longueur totale de chaque individu a permis d'établir un profil de croissance des larves (Fig. 25). Leur taux de croissance est de $0,12\text{mm j}^{-1}$ entre J00 et J15 et de $0,36\text{mm j}^{-1}$ de J15 à J55. Les larves ont ensuite été congelées en attendant le prélèvement de leurs otolithes.

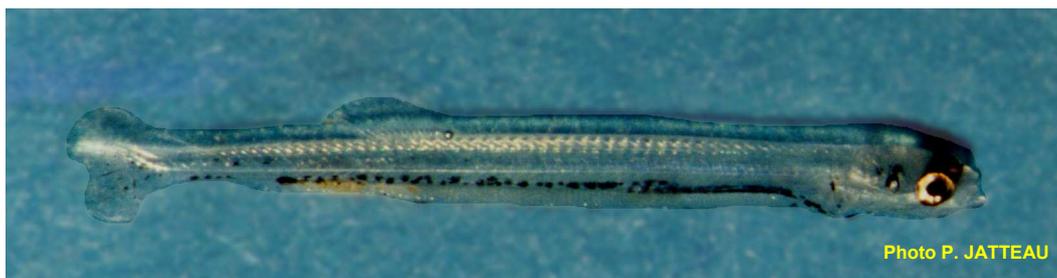


Fig. 24 : Larve de grande alose issue de reproduction assistée (âge : 16 jours ; Lt : 13mm)

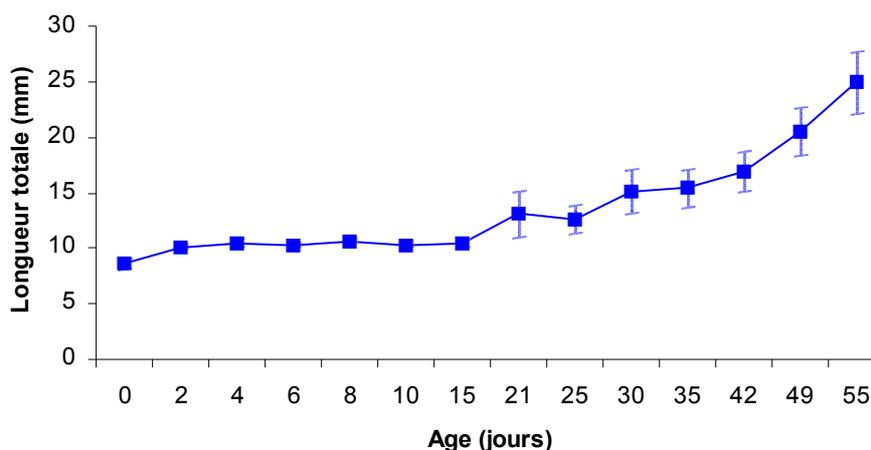


Fig. 25 : Croissance (longueur totale en mm) des larves de grande alose de J00 à J55 (moyenne \pm écart-type).

3.3.2.2 Prélèvement, préparation et observation des otolithes

Prélèvement des otolithes

Avant dissection, la longueur totale de chaque larve a été mesurée à 0,1mm près, à l'aide d'un pied à coulisse électronique placé sous loupe binoculaire (Olympus® SZX12).

Les larves ont été disséquées sous loupe binoculaire Olympus® SZX12 équipée d'un polariseur afin de repérer plus facilement les otolithes (Fig. 26). Chez la plupart des espèces, la sagitta est le plus grand des otolithes et le plus souvent utilisé. Dans la suite de ce travail, le terme « otolithe » désignera la sagitta. La dissection a été réalisée à l'aide de fibres optiques montées sur mandrin. Les otolithes (Fig. 27) ont été nettoyés à l'aide du produit Renu MultiPlus (Bausch & Lomb®, utilisé pour le nettoyage des lentilles de vue par élimination des protéines) dont la neutralité du pH a été préalablement vérifiée. De façon à

standardiser l'expérimentation, les otolithes gauches de chaque poisson ont été préparés. En cas d'impossibilité, le droit a été utilisé.

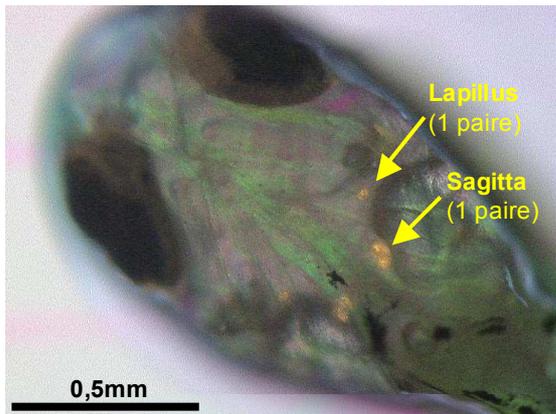


Fig. 26: Positionnement des sagittae et des lapilli sur une larve de grande alose (Lt : 9,6mm) âgée de 10 jours. Observation à partir de la face ventrale, en lumière transmise avec polariseur.

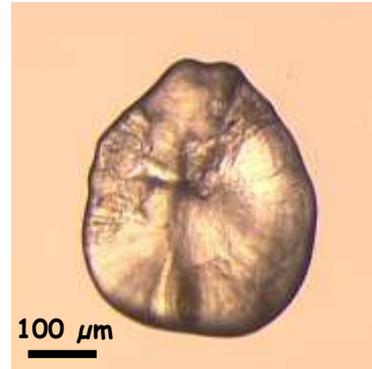


Fig. 27 : Otolithe gauche d'une larve âgée de 55 jours, face distale.

Préparation des otolithes

Le choix d'un plan de coupe conditionne la bonne observation des microstructures (Secor *et al.*, 1992). Le plan de coupe sagittal a été testé : très tôt dans l'ontogénie des individus, la forme de l'otolithe est telle qu'il n'est pas possible d'avoir dans le même plan le nucléus et la périphérie de l'otolithe. Le plan de coupe transversal a été préféré et mis en œuvre selon les recommandations de Secor *et al.* (1992). Bien que coûteux en temps (Panfili & Tomás, 2001), ce plan de coupe permet d'avoir dans le même plan le nucléus et la périphérie et donc, une meilleure observation des microstructures sur les otolithes d'alose. Les otolithes ont été inclus dans de la résine Araldite (durcisseur/résine : 30/100), le sulcus de l'otolithe orienté vers le bas. Les blocs de résine ont ensuite été coupés transversalement de part et d'autre de l'otolithe avec une tronçonneuse Minitom (Struers®) à faible vitesse. La section résultante a ensuite été fixée avec de la colle thermolabile Crystalbond sur une lame de verre. Un ponçage manuel (au grain 1200) et un polissage manuel à l'alumine 1µ en suspension dans l'eau ont été réalisés jusqu'à un niveau légèrement au dessus du plan du nucléus. Des vérifications fréquentes du niveau de ponçage ont été nécessaires de façon à ne pas dépasser le plan du nucléus. La section a ensuite été retournée (par chauffage de la Crystalbond) et l'autre face de l'otolithe préparée. Pour cette seconde face, l'excès de résine est enlevé par un ponçage automatique à la polisseuse Rotopol 35 (Struers®) puis un ponçage manuel permet d'atteindre le plan du nucléus et d'obtenir une coupe fine (environ 30µ d'épaisseur). Les otolithes sont ensuite polis à l'alumine 1µ (Fig. 28).

Pour les plus petits otolithes (issus des larves avant et à l'éclosion), seule la première face a été préparée.

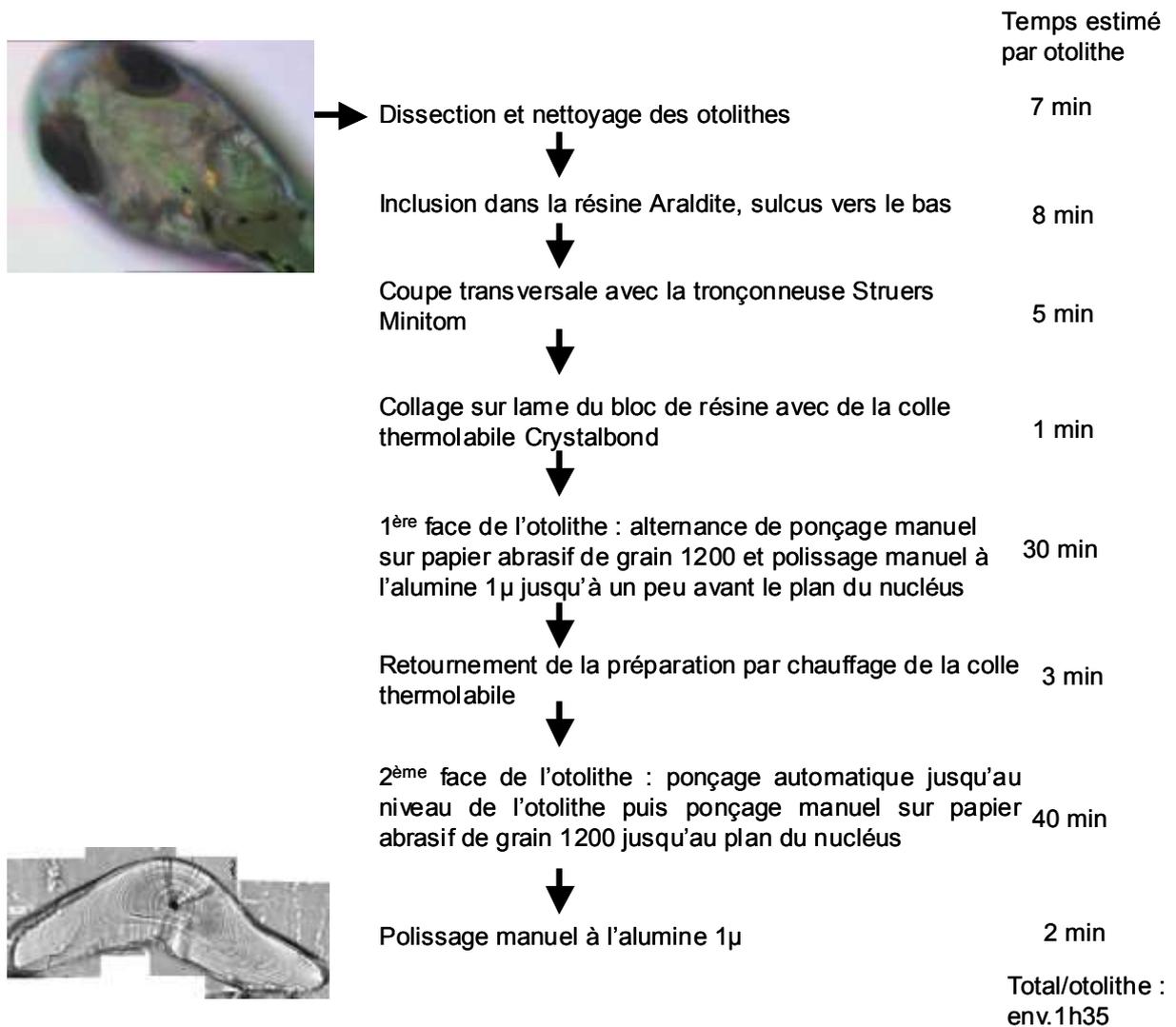


Fig. 28 : Schéma récapitulatif du protocole de traitement des otolithes de larves de grande alose, pour observation des microstructures. Les temps de préparation indiqués concernent un manipulateur expérimenté, maîtrisant toutes les étapes de la procédure.

Observation des otolithes

Les otolithes de larves ont été observés en lumière transmise à l'aide d'un microscope Olympus® B203 (x1000, objectif à immersion) équipé du système d'acquisition d'images Kappa®, permettant l'acquisition d'images pour chaque otolithe. Ces images ont été utilisées pour *i)* le comptage des microstructures *ii)* mesurer l'épaisseur des incréments journaliers.

Dans cette étude, les zones D ont été comptées pour l'estimation de l'âge en jours. L'épaisseur des incréments a été mesurée entre le milieu d'une zone D et la suivante. Deux lectures ont été réalisées par le même lecteur à au moins une semaine d'intervalle, sans indication de l'âge ou de la taille des individus : la première du primordium vers la périphérie,

la seconde en sens inverse. Les otolithes présentant des écarts de plus de 10 incréments entre les deux lectures ont été éliminés de l'analyse (cela concerne 3 otolithes). L'incrément moyen entre ces deux lectures a été utilisé, comme le recommandent Campana & Jones (1992). De façon à étudier la reproductibilité des lectures, le coefficient de variation (CV) de (Chang, 1982) a été calculé selon la formule suivante :

$$CV_j = 100\% \times \frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j}$$

avec X_{ij} la ième estimation d'âge du poisson j et R le nombre de lectures.

Les lectures ont été réalisées le long de l'axe ventral de l'otolithe. En effet, cet axe présente un changement de direction de croissance qui facilite la lecture d'âge et constitue un élément important de la croissance à mettre en relation avec l'écologie des individus.

77 otolithes de larves âgées de 0 à 55 jours et 4 otolithes de larves avant éclosion ont pu être observés.

Le plus souvent, la microstructure des otolithes est observée en microscopie optique. Bien que non systématique (Jones & Brothers, 1987; Bailey & Stehr, 1988; Szedlmayer & Able, 1992), une observation complémentaire des otolithes en microscopie électronique à balayage (MEB) est conseillée (Jones, 1986). L'observation des otolithes au MEB est basée sur la différence de composition chimique entre les zones L et D constituant l'otolithe. L'utilisation d'un agent acidifiant permet d'attaquer les zones D (protéiques), qui apparaissent alors au MEB comme des dépressions. Les zones L, non attaquées, apparaissent en relief (Campana et Neilson, 1985). La confrontation de ces deux méthodes, réalisées dans le cadre de ce travail, permet de confirmer les observations faites en microscopie optique. Le passage au MEB est notamment particulièrement important dans le cas d'une absence de dépôt journalier en microscopie optique. En effet, le MEB présente un pouvoir de résolution beaucoup plus important que le microscope optique, permettant ainsi de mettre en évidence des incréments de petite taille (<1µm). Cependant, le MEB nécessite un temps de préparation des échantillons et un coût plus conséquents que la microscopie optique, d'où une utilisation plus limitée du MEB (Campana et Neilson, 1985 ; Jones, 1986).

13 otolithes de notre échantillonnage ont été préparés pour la microscopie électronique à balayage. Après une attaque acide à l'EDTA 5% (% poids) de 1 min à 1min 30 selon la taille de l'otolithe, les otolithes ont été rincés à l'eau distillée, séchés à l'air libre pendant au moins 12h, montés sur portoir et recouverts de carbone (Campana et Neilson, 1985) afin d'être observés au microscope Jeol® 840A (x1000) (CREMEM, université de Bordeaux 1) (Fig. 29).

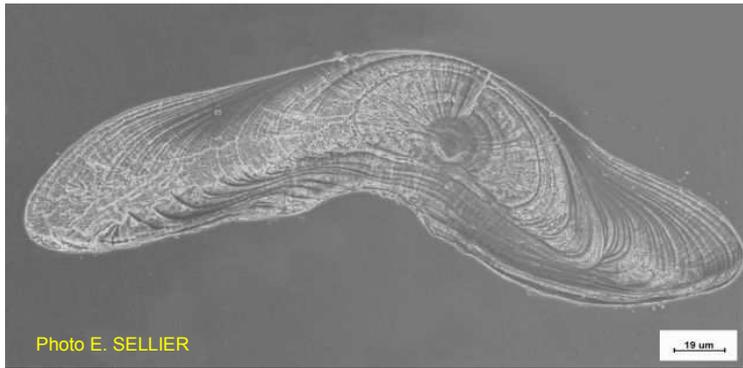


Fig. 29 : Observation en microscopie électronique à balayage d'un otolithe de larve de grande alose âgée de 55 jours.

3.3.2.3 Transposition du milieu expérimental au milieu naturel

De façon à savoir dans quelle limite le comptage des incréments sur des individus en milieu expérimental est transposable aux individus en milieu naturel, l'âge (en jours) est estimé à partir d'otolithes de juvéniles de grande alose et d'aloise feinte prélevés en milieu naturel (Tab. 2). La date de naissance de ces individus peut alors être calculée à partir de la date de capture et de l'âge des individus. 12 juvéniles de grande alose et 5 d'aloise feinte prélevés en eau douce (à Golfech) et en estuaire ont été analysés. Une date de naissance estimée en accord avec la période de reproduction renforcera le lien entre la microstructure des otolithes et le temps.

Pour rappel, la période de reproduction s'étend de début mai à fin juillet pour la grande alose et de début mai à fin juin pour l'aloise feinte. L'estimation de la période de reproduction à partir de la date de naissance nécessite de connaître les temps d'incubation après fécondation qui sont respectivement de 4 à 8 jours et 3 à 5 jours pour la grande alose et l'aloise feinte (Taverny *et al.*, 2000).

3.3.3 Résultats

Lors du traitement des otolithes de larves, chaque étape occasionne un certain pourcentage de perte. Sur la préparation des otolithes, étape la plus difficile, 39% des otolithes préparés n'ont pu être lus, généralement à cause d'un surpolissage d'otolithes aussi petits (Tab. 3).

Tab. 3 : Nombre d'otolithes de larves dans les différentes étapes de traitement

Etapes	Nombre d'otolithes
Prélèvement des otolithes droit et gauche	307
Préparation des otolithes gauches	133
Lecture des otolithes gauches	81

3.3.3.1 Morphologie des otolithes de grande alose au cours de l'ontogénie

Avant éclosion, les otolithes présentent une forme circulaire (Fig. 30a.). A partir de l'éclosion, ils prennent une forme semi-circulaire et grandissent le long de l'axe dorso-ventral, avec une symétrie des axes dorsal et ventral (Fig. 30b.,c.d.). Aux plus jeunes stades, la distinction entre ces deux axes est difficile. Dès une dizaine de jours, le sulcus commence à se former sur la face proximale de l'otolithe (Fig. 30d.). A partir d'une vingtaine de jours en moyenne, l'otolithe ne présente plus de symétrie bilatérale à cause de la présence d'un changement d'axe de croissance sur le côté ventral de l'otolithe (Fig. 30e.,f.g.).

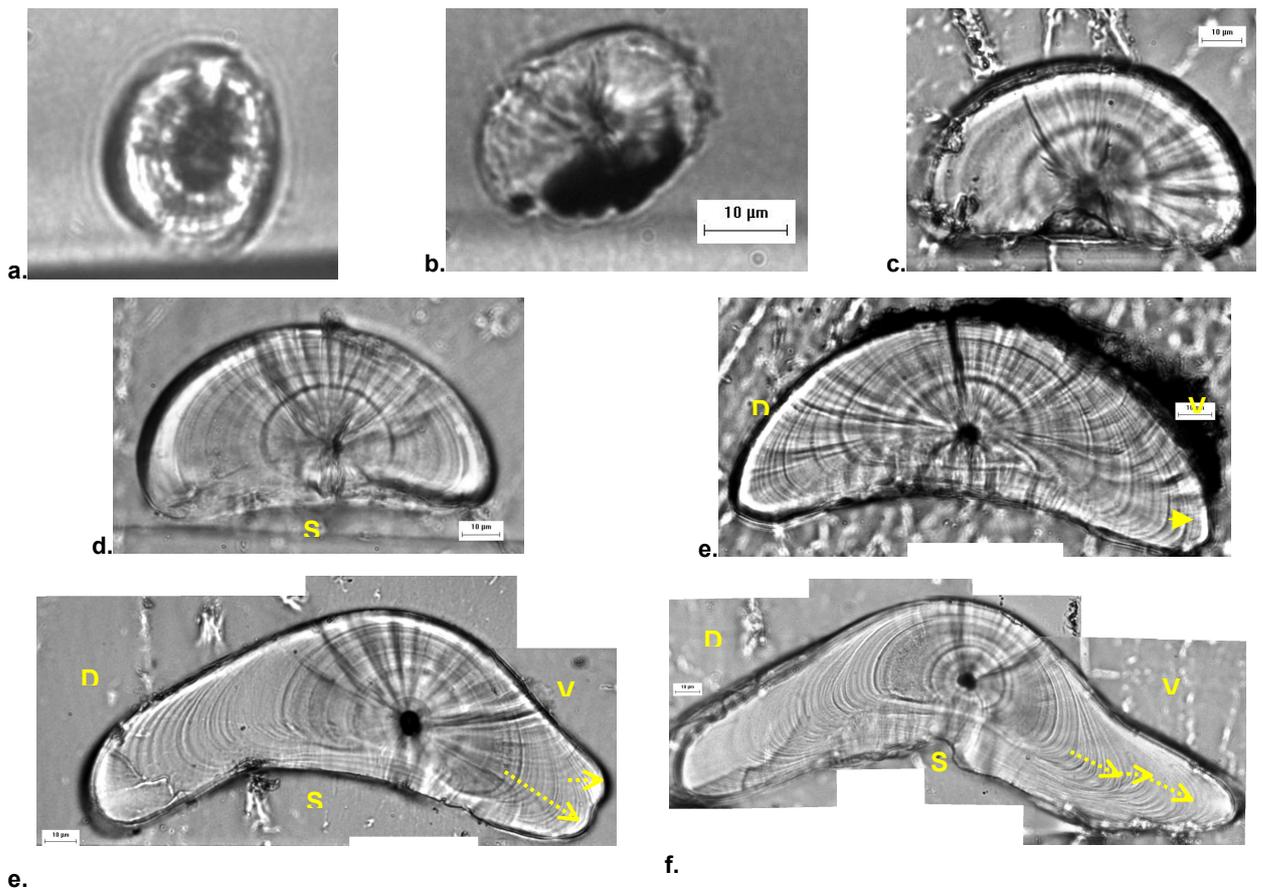


Fig. 30 : Evolution de la forme de l'otolithe sur des larves de grande alose : a. otolithe avant l'éclosion, b. à l'éclosion, c. à J02, d. à J10, e. à J25, f. à J30, g. à J49. V=axe ventral de l'otolithe, D= axe dorsal de l'otolithe, S=sulcus. Les flèches indiquent le changement d'axe de croissance. La barre d'échelle représente 10 µm.

Les otolithes de grande alose présentent un profil moyen de croissance qui diminue du 1^{er} incrément ($4,4\mu\pm 2,1$) jusqu'à l'incrément 19 ($1,8\mu\pm 0,7$). Après l'incrément 19, l'épaisseur des incréments augmente (jusqu'à $3,5\mu\pm 1,4$ pour l'incrément 55) (Fig. 31).

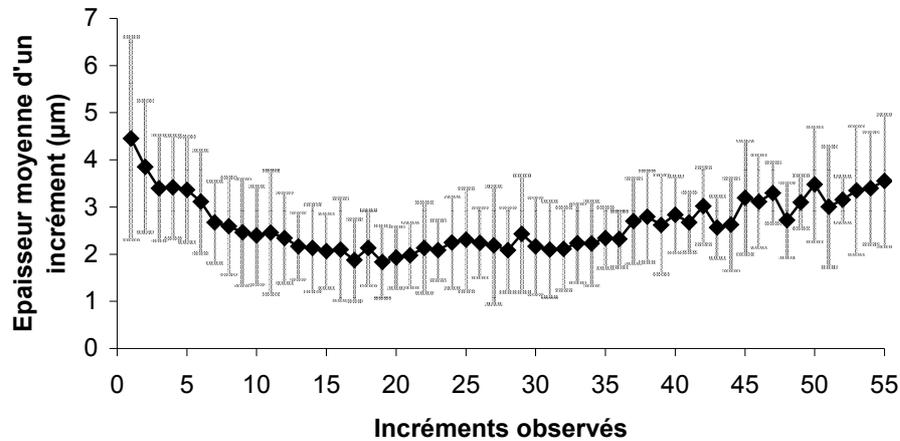


Fig. 31 : Profil de croissance moyen des otolithes de larves de grande alose. L'épaisseur moyenne d'un incrément est représentée \pm l'écart type et l'épaisseur moyenne d'un incrément i est calculé en tenant compte de l'épaisseur de cet incrément sur les otolithes de larves âgées de J02 à J55.

3.3.3.2 Dépôt du premier incrément

Les otolithes de larves présentent un incrément bien marqué près du nucléus (Fig. 32) à un rayon moyen de $16,9\mu$, et qui est particulièrement bien visible sur 68 % des larves. Ce rayon n'est pas significativement différent du rayon de l'otolithe à l'éclosion (test U de Mann et Whitney, $p=0,234$ et Tab. 4). Cette strie bien marquée a donc été interprétée comme la strie d'éclosion. Les incréments plus diffus pouvant être observés avant cet incrément n'ont pas donc pas été comptabilisés dans la lecture d'âge.

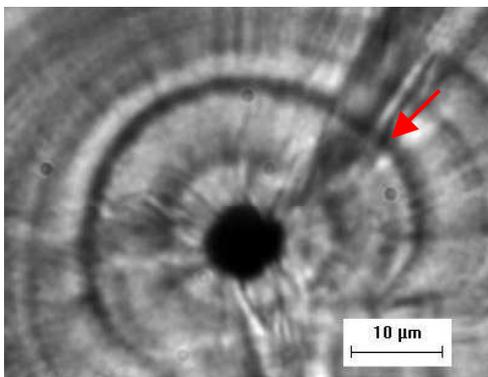


Fig. 32 : Premier incrément bien marqué observé sur un otolithe de larve de grande alose (flèche rouge), interprété comme la strie d'éclosion. Rayon= $17,46\mu$.

Tab. 4 : Rayon moyen du premier incrément net et de l'otolithe à l'éclosion (J00). Les valeurs minimale et maximale sont indiquées entre parenthèses.

Rayon moyen du premier incrément net (μm)	Rayon moyen de l'otolithe à J00 (μm)
$N=70$	$N=5$
16,9 (13,0 – 22,9)	15,9 (13,8 – 18,2)

Outre l'incrément interprété comme la marque d'éclosion, les otolithes de grande alose présentent deux autres éléments remarquables (Fig. 33):

- un incrément marqué, repérable sur 77% des individus, situé à un rayon de $37,3\mu (\pm 4,8)$. Il est déposé à J06 en moyenne ($\pm 1,7$).
- Un changement dans l'axe de croissance s'opère à un âge moyen de 22 jours ($\pm 5,3$)

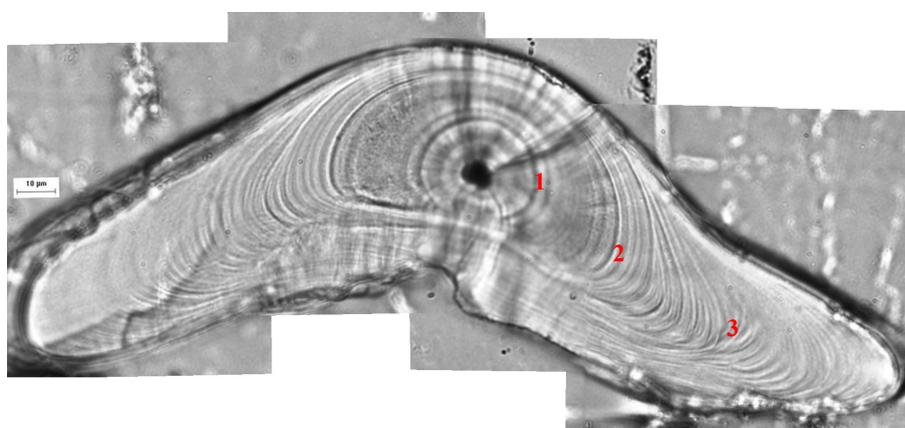


Fig. 33 : Exemple d'otolithe de larve de grande alose présentant des éléments remarquables : 1 (strie d'éclosion), 2 (strie située à J06 en moyenne), 3 (changement d'axe de croissance à J22 en moyenne).

3.3.3.3 Rythme de dépôt des incréments

Le coefficient de variation moyen pour chaque âge est présenté dans le Tab. 5.

Tab. 5 : Coefficient de variation et nombre d'otolithes associés à chaque âge

Age (jours)	Effectifs	CV (%)
J02	6	8,6
J04	8	1,6
J06	9	10,4
J10	10	9,8
J15	6	11,4
J25	7	4,0
J30	5	6,7
J35	8	3,8
J49	9	3,9
J55	4	4,8

Les plus fortes variations de lecture sont associées aux plus jeunes stades (< J15) avec un maximum de 11,4% pour les J15. La reproductibilité des lectures est meilleure (< 5%, sauf à J30) pour les individus plus âgés .

La périodicité du rythme de dépôt des incréments est évaluée à partir de la régression « nombre d'incrément comptés » par rapport à « l'âge réel » (Fig. 34). En considérant l'ensemble des observations, de J02 à J55, la pente est significativement différente de 1 (test t, $p < 0,001$) et l'ordonnée à l'origine n'est pas différente de 0 (test t, $p = 0,56$).

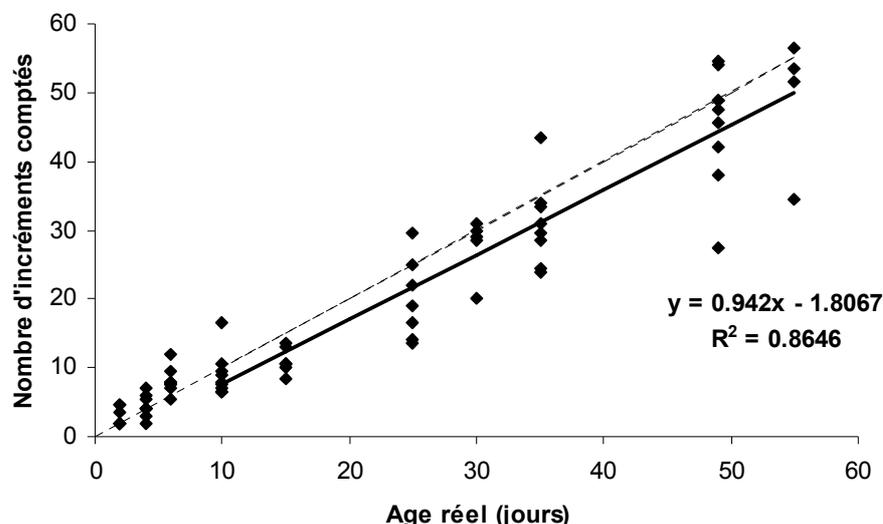


Fig. 34 : Nombre d'incrément observés sur les otolithes de larves de grande alose en fonction de l'âge réel des individus. La droite en noir est la droite de régression à partir de J10. La droite en pointillés représente la bissectrice.

En considérant les valeurs à partir de J10, la pente de la droite de régression n'est pas significativement différente de 1 (test-t, $p = 0,291$) et l'ordonnée à l'origine n'est pas significativement différente de 0 (test t, $p = 0,325$), indiquant ainsi un rythme de dépôt journalier.

De façon à estimer l'exactitude de nos lectures, l'écart entre l'âge réel et l'âge lu est calculé (Tab. 6). Avant J10, les lectures d'âge ont tendance à être surestimées. A partir de J10, les lectures d'âge sont plutôt sous estimées, avec des écarts moyens à l'âge réel allant de 1,3 à 6 jours selon les classes d'âge. L'erreur d'estimation d'âge est moins importante à partir de J30 : les lectures d'âge sont sous estimées en moyenne de 9,4%.

Tab. 6 : Ecart moyen entre l'âge réel et l'âge lu, exprimé en nombre de jours et en % de l'âge réel, pour chaque classe d'âge

Age réel	Age lu (moy ± écart type)	Age réel - Age lu (j)	Age réel - Age lu (%)
2	3,1 ± 1,2	-1,1	- 55,0%
4	4,4 ± 1,6	-0,4	- 20,0%
6	8,1 ± 1,8	-2,1	- 35,0%
10	8,7 ± 3,1	1,3	13,0%
15	11 ± 1,9	4	26,7%
25	19,9 ± 5,9	5,1	20,4%
30	27,7 ± 4,4	2,3	7,7%
35	31 ± 6,2	4	11,4 %
49	45,2 ± 8,5	3,8	7,8%
55	49 ± 9,9	6	10,9%

Comparaison Microscopie Optique (MO)/Microscopie Electronique à Balayage (MEB)

Les observations faites au microscope optique et au MEB ne sont pas significativement différentes (test U de Mann et Whitney, $p=0,738$) (Tab. 7), permettant ainsi de confirmer les observations faites en microscopie optique. Il faut toutefois noter que les valeurs moyennes de l'âge réel – l'âge lu (5,3 en MO versus 4,1 au MEB) indiquent une meilleure exactitude au MEB.

Tab. 7 : Différence entre l'âge réel et l'âge lu sur des otolithes de grande alose observés au microscope optique (MO) et au microscope électronique à balayage (MEB).

N° otolithe	Age réel	Age réel - Age lu	
		MO	MEB
OT126G	2	0	-0.5
OT116G	2	0	-1,5
OT104G	4	-2	1
OT101G	4	1	1
OT098G	10	2	2,5
OT092G	15	4,5	2,5
OT077G	25	12	1
OT071G	25	6	6
OT042G	35	1,5	10
OT053G	35	10,5	17
OT054G	35	11	10
OT018G	55	20,5	2,5
OT008G	55	1,5	1,5
Moyenne (±écart type)		5,3 (±6,5)	4,1 (±5,3)

Pour les individus âgés de moins de 10 jours, les deux types d'observation donnent des résultats de lecture du même ordre. Aux autres âges, la comparaison des deux types d'observation indiquent qu'en MO, des erreurs peuvent être importantes (OT077G et OT018G) et non répercutées au MEB. Dans deux cas seulement (OT053G et OT054G), les écarts de lecture par rapport à l'âge réel se retrouvent aussi bien en MO qu'au MEB, suggérant que certains otolithes ne présentent pas un rythme de dépôt journalier.

3.3.3.4 Transposition de la méthode d'estimation d'âge aux individus issus du milieu naturel

Pour les juvéniles de grande alose pêchés en eau douce, la date de naissance se situe entre le 10/06/2003 et le 28/07/2003. En tenant compte de la période d'incubation (4 à 8 jours), les individus sont issus d'événements de reproduction qui ont eu lieu, au plus tôt,

entre le 02/06/2003 et le 22/07/2003. Ces dates sont cohérentes avec la période de reproduction généralement définie pour la grande alose (Tab. 8). Pour les individus capturés en estuaire, l'individu capturé en estuaire en août 2003 présente une date de naissance cohérente (Juv24D) avec la période de reproduction. Pour l'individu capturé en estuaire en mars 2004 (N°Juv18), la date de naissance estimée est le 01/12/2003, ce qui est biologiquement impossible chez la grande alose.

Le rythme de dépôt des incréments observé chez la grande alose a été extrapolé à l'alse feinte. La date de naissance des individus est cohérente avec la réalité pour l'individu capturé en estuaire en juillet 2003 (BB02). Elle est estimée au 19/05/2003 ; cet individu est donc issu d'un moment de reproduction qui a lieu au plus tôt le 14/05/2003. Pour les quatre autres individus, échantillonnés entre août 2003 et mars 2004, la naissance aurait eu lieu en mars et septembre, ce qui n'est pas conforme à la période de reproduction de l'alse feinte (Tab. 8).

Toutes les incohérences observées se traduisent par une sous-estimation de l'âge des individus.

Tab. 8 : Date de naissance estimée à partir de la date de capture et de l'âge estimé (en jours), pour des juvéniles de grande alose et d'alose feinte capturés en eau douce et en estuaire. En tenant compte de la durée d'incubation des œufs (4 à 8 jours et 3 à 5 jours pour la grande alose et l'alose feinte respectivement), la cohérence de la date de naissance estimée par rapport à la période de reproduction de chaque espèce est indiquée (C : cohérence ; I : incohérence).

	N°	Capture		Age estimé (j)	Date de naissance estimée	Cohérence	
		Date	Lieu				
Grande alose	Gf12D	25/09/2003		6,9	108	10/06/2003	C
	Gf02	21/10/2003		9,4	96	18/07/2003	C
	Gf03	21/10/2003	Eau douce (Golfech)	8,1	102	12/07/2003	C
	Gf04	21/10/2003		8,4	97	17/07/2003	C
	Gf07	21/10/2003		8,2	86	28/07/2003	C
	Gf08	21/10/2003		8,2	88	26/07/2003	C
	Gf09D	21/10/2003		7,4	98	16/07/2003	C
	Gf10D	21/10/2003		7,9	94	20/07/2003	C
	Juv24D	06/08/2003	Estuaire (PK50)	5,1	92	07/05/2003	C
	Juv18	16/03/2004	Estuaire (PK57)	8,5	107	01/12/2003	I
Alose feinte	BB02	17/07/2003	Estuaire (PK00)	2,6	60	19/05/2003	C
	Juv17	05/08/2003	Estuaire (PK64)	15,9	152	07/03/2003	I
	Juv22	03/09/2003	Estuaire (PK70)	13,6	159	29/03/2003	I
	Juv21	04/11/2003	Estuaire (PK64)	15,3	225	25/03/2003	I
	Juv19	03/03/2004	Estuaire (PK70)	14,8	170	09/09/2003	I

3.3.4 Discussion

L'observation des incréments à partir des otolithes de grande alose préparés en coupe transversale est longue. Cependant, de par la forme de l'otolithe, il s'agit du type de préparation le plus efficace.

3.3.4.1 Morphologie des otolithes : les éléments remarquables

Le moment du dépôt du premier incrément dépend de l'espèce considérée. Il est généralement associé à un événement marquant de la vie des individus : l'éclosion voire même un peu avant (Marshall & Parker, 1982; Radtke & Dean, 1982; Campana *et al.*, 1987), la résorption de la vésicule vitelline et la première prise alimentaire (Rice *et al.*, 1985; Moksness, 1992; Xie *et al.*, 2005). Chez la grande alose, comme chez le fondule *Fundulus heteroclitus* (Radtke & Dean, 1982) ou encore le saumon *Oncorhynchus nerka* (Marshall & Parker, 1982), des incréments diffus peuvent être déposés avant l'éclosion. Radtke et Dean

(1982) suggèrent que le moment du dépôt du premier incrément chez les espèces à longue période d'incubation se fait à l'éclosion voire avant l'éclosion. Pour les espèces à courte période d'incubation, il commencerait plus tard, au moment de l'absorption du sac vitellin et de la prise alimentaire. Cependant, Jones (1986) montre, par une étude bibliographique, qu'une telle relation n'est pas généralisable.

Le second incrément notable, situé en moyenne à J06, pourrait être interprété comme l'incrément marquant la prise alimentaire exogène. Ce moment de la prise alimentaire observé à partir des otolithes correspond à ce qu'on retrouve chez les Clupéidés (Tab. 9). Pour les larves de l'élevage 2003, aucune information n'est disponible quant au moment de la prise alimentaire exogène par les larves ; en revanche, l'observation de larves issues d'élevage en 2004 a montré que la première prise alimentaire est réalisée entre J02 et J04 (Jatteau, Cemagref, com.pers.). L'écart observé entre le moment de la prise alimentaire exogène observé chez les larves de l'année 2004 et le moment de formation de l'incrément notable sur les otolithes des larves de l'année 2003 peut être dû aux conditions différentes d'élevage entre les deux années ou peut être le reflet d'un laps de temps entre l'événement de la vie de l'individu et le moment où cet événement est « mémorisé » dans les otolithes (Pepin *et al.*, 2001).

Le troisième élément, qui se situe en moyenne à J22, se caractérise par un changement d'axe de croissance de l'otolithe. Pour être fonctionnels tout au long de la vie (Wright *et al.*, 2002), les otolithes doivent s'accommoder de tout changement lié à une transition dans la physiologie, l'habitat ou le comportement des individus. Cela se traduit par un changement dans la morphologie de l'otolithe (Lombarte & Popper, 2004), avec par exemple, l'apparition de centres d'accroissement secondaires comme chez le poisson plat *Scophthalmus aquosus* (Neuman *et al.*, 2001) ou le Chinchard *Trachurus japonicus* (Xie *et al.*, 2005). D'autres espèces comme l'alose tyran *Brevoortia tyrannus* présentent un changement dans l'axe de croissance de l'otolithe, interprété comme le passage du stade larvaire au stade juvénile (Fitzhugh & Nixon, 1997). Dans le cas de la grande alose, le changement d'axe de croissance peut être relié à des aspects comportementaux. Dès l'éclosion, les larves présentent un phototropisme positif et colonisent préférentiellement la surface de la colonne d'eau. A partir de 23 jours, les alosons sont capables de coloniser l'ensemble de la colonne d'eau (Véron *et al.*, 2003). En outre, Jatteau *et al.* (2004) ont montré qu'à partir d'une vingtaine de jours, les larves opèrent un changement dans leur ligne de flottaison : pendant les deux premières semaines, les larves présentent un angle de nage de 15°. Dès J21, les larves présentent un angle de nage de 0°.

3.3.4.2 Rythme de dépôt des incréments

L'hypothèse avancée en introduction de cette section est confirmée. Comme observé chez différentes espèces notamment chez les Clupéidés (Tab. 9) ou d'autres groupes (Jones & Brothers, 1987; Cermeno *et al.*, 2003), le rythme de dépôt des incréments est journalier. L'exactitude de nos estimations, qui traduit l'écart des estimations par rapport à l'âge réel (à la différence de la précision qui fait référence à la reproductibilité des mesures (Campana & Moksness, 1991)), est meilleure à partir de 30 jours : l'âge lu est sous estimé en moyenne de 9,4% par rapport à l'âge réel, ce qui correspond à une moyenne de 4 jours. Cette exactitude est acceptable en considérant la marge de $\pm 10\%$ par rapport à l'âge réel avancée par Feet *et al.* (2002) à partir d'individus âgés au plus de 6 semaines. Savoy & Crecco (1987) acceptent une marge d'erreur de ± 5 jours sur des individus âgés de 40 jours.

En ce qui concerne la surestimation d'âge pour les individus de moins de 10 jours, elle peut être associée à la présence d'incrémentes sous-journaliers (Campana, 1983) ou à des difficultés d'observation et donc d'interprétation des incréments sur des otolithes de si jeunes stades. En effet, Campana & Moksness (1991) montrent que la préparation des otolithes ainsi que l'expérience de l'observateur sont les deux facteurs principaux conditionnant l'exactitude des observations. Obtenir une section bien dans le plan du nucléus est particulièrement difficile pour les plus petits otolithes, qui peuvent être plus souvent l'objet d'un surpolissage ou d'un sous polissage, altérant ainsi la lecture des microstructures (Neilson, 1992). La difficulté de lecture de ces otolithes se traduit également par les coefficients de variation (précision des lectures) les plus importants. La précision de nos lectures est meilleure à partir de J25 où les coefficients de variation pour chaque âge sont inférieurs à 5% (excepté la classe des J30), précision considérée comme acceptable (Laine *et al.*, 1991). Dans notre cas, les lectures d'âge n'ont pu être réalisées que par un seul lecteur, ce qui limite la portée de la précision.

Tab. 9 : Dépôt du premier incrément et rythme de dépôt des incréments sur différentes espèces de Clupéidés, à partir de larves élevées en milieu expérimental.

Espèce	Premier dépôt	Rythme de dépôt	Sources
Hareng d'Atlantique (<i>Clupea Harengus</i>)	De 0 à 9 jours après éclosion (fin de résorption du sac vitellin)	Non journalier Formation des trois premiers incréments en 18 jours.	Lough <i>et al.</i> (1982)
	A la première prise alimentaire	Journalier	Gjørseter & Øiestad (1981)
	A la résorption de la vésicule vitelline	Non journalier	Geffen, 1982
	Au moment de l'éclosion	Journalier	Campana <i>et al.</i> , 1987
	J10 (résorption du sac vitellin)	Journalier	Moksness, 1992
Hareng du Pacifique (<i>Clupea pallasii pallasii</i>)	J08 (résorption du sac vitellin)	Journalier	Moksness & Wespestad (1989)
Sprat (<i>Sprattus sprattus</i>)	J06 (première prise alimentaire, fin de résorption du sac vitellin)	Journalier	Alshuth (1988)
Alose savoureuse (<i>Alosa sapidissima</i>)	Entre l'éclosion et la prise alimentaire (J03-J05)	Journalier ⁽¹⁾	Savoy & Crecco (1987)
		Non journalier ⁽²⁾	

⁽¹⁾Température 18°C ; ⁽²⁾Température 15°C

3.3.4.3 Transposition des résultats au milieu naturel

Des conditions environnementales aussi proches que possible du milieu naturel favorisent une croissance et un comportement naturels des individus (Jones & Brothers, 1987; Geffen, 1992). D'un point de vue plus pratique, elles permettent de bien marquer le contraste des incréments, facilitant ainsi les observations (Campana, 1984; Hendricks *et al.*, 1994). Au cours de l'observation des otolithes de larves de grande alose, le contraste des incréments était tout à fait correct. Jusqu'à présent, les échantillonnages de stades larvaires associés à une estimation de l'âge en jours des individus n'ont pas été réalisés sur la grande alose. De ce fait, il est difficile de comparer les taux de croissance des larves de cette étude par rapport à ceux obtenus en milieu naturel. On peut supposer que le taux de croissance dans cette étude n'est pas le plus optimal puisque d'autres reproductions artificielles ont donné des individus à taux de croissance meilleur (par exemple, 0,39mm.j⁻¹ calculé à partir d'individus âgés de J00 à J31) (Jatteau, Cemagref, com.pers.).

La sous estimation évidente de l'âge sur certains otolithes de juvéniles en milieu naturel pose les limites du comptage des incréments. Pour l'alose feinte, la sous estimation concerne des individus dont la date de capture et la taille (>13cm) suggèrent que ces individus ont un peu plus d'un an (Taverny, 1991). Les erreurs d'estimation d'âge augmentent généralement avec l'âge des individus et la taille des otolithes (Beamish & Mac Farlane, 1983; Rice *et al.*, 1985), en relation avec l'épaisseur des incréments qui diminue avec le taux de croissance des individus et les difficultés d'observation associées. Par

exemple, Ahrenholz *et al.* (1995) montrent un rythme de dépôt des incréments journaliers sur l'alose tyran *Brevoortia patronus* (avec une exactitude de ± 7 jours) jusqu'à environ 200 jours. Au delà, la période de 200 à 237 jours au moins n'est pas caractérisée par un rythme de dépôt des incréments journaliers, laissant ainsi entrevoir les limites de l'utilisation des incréments sur cette espèce.

Pour la grande alose, la sous estimation d'âge concerne un individu vraisemblablement de moins d'un an, capturé en estuaire à la fin de l'hiver 2003/2004. On peut dès lors s'interroger sur l'impact des conditions hivernales (notamment les conditions de température) sur le dépôt des incréments. L'impact est variable selon les espèces : les incréments sont formés quotidiennement même quand la température diminue jusqu'à 3°C pour l'alose tyran *Brevoortia patronus*. Ils peuvent avoir alors une épaisseur de moins de 1 μ (Ahrenholz *et al.*, 2000). Pour d'autres espèces comme la plie *Paralichthys dentatus* (Szedlmayer & Able, 1992) une température comprise entre 1 et 11°C affecte le rythme de dépôt des incréments. Chez *Oncorhynchus nerka* (Marshall & Parker, 1982), aucun incrément ne se forme pour une température inférieure à 5°C. La précision correcte sur l'âge est compromise durant les périodes de faible croissance associées aux températures hivernales.

De façon générale, il serait intéressant de pouvoir tester, pour la grande alose, l'impact de la température, de l'alimentation et du taux de croissance sur la périodicité des incréments. L'ensemble de ces paramètres pourrait être testé en structure expérimentale présentant des dispositifs de contrôle de l'environnement (type SCOLA 2, actuellement en cours de réalisation au Cemagref).

Selon les travaux de Taverny (1991) et Martin Vandembulcke (1999), la phase de dévalaison se déroule au cours de la première année de vie des individus pour la grande alose, rendant l'utilisation des incréments adéquate pour l'étude de ce phénomène. Pour l'alose feinte, s'il s'avère que les durées de séjour estuarien associées à la dévalaison durent jusqu'à un an et demi, les conclusions risquent d'être compromises.

3.3.5 Conclusion

Nous avons montré que le dépôt des incréments sur les otolithes de larves de grande alose débute dès l'éclosion. A partir de J10, il est réalisé selon une rythmicité journalière.

Faute d'échantillons, il ne nous a pas été possible de mener le même travail sur les otolithes d'alose feinte. Sachant la proximité phylogénétique de ces deux espèces (Bentzen *et al.*, 1993), nous considérons dans la suite de ce travail que le dépôt des incréments est également journalier chez l'alose feinte.

3.4 Quel lien entre la microchimie de l'otolithe et l'espace ?

3.4.1 Introduction

Parmi les différents outils permettant de retracer les histoires migratoires individuelles entre des eaux douces, saumâtres et marines, le rapport Sr/Ca de l'otolithe a été largement utilisé (Secor & Piccoli, 1996; Elfman *et al.*, 2000; Kafemann *et al.*, 2000; Limburg, 2001). La concentration en calcium de l'otolithe est constante (Gunn *et al.*, 1992) (environ 40% en poids de l'otolithe) tandis que celle en Sr est essentiellement liée à la composition de l'eau (Farrell & Campana, 1996). L'incorporation du Sr se fait par substitution du Ca au sein de la matrice de l'otolithe. En effet, tous deux présentent un rayon similaire ($Sr(2+)=0,113 \text{ \AA}$; $Ca(2+)=0,099 \text{ \AA}$), une même valence (2+) et des propriétés chimiques communes. La source essentielle de Sr pour les poissons provient de l'eau et dans une moindre mesure de l'alimentation (Farrell & Campana, 1996). Les eaux douces sont généralement pauvres en Sr alors que les eaux de mer sont riches en Sr (Ingram & Sloan, 1992; Limburg, 1995). Plusieurs études ont montré une relation positive mais indirecte entre le rapport Sr/Ca de l'otolithe et la salinité du milieu (Secor *et al.*, 1995a; Secor & Rooker, 2000; Kraus & Secor, 2004). Dans l'estuaire de la Gironde, Daverat *et al.* (2005) ont mis en évidence un gradient croissant vers l'aval de Sr/Ca dans les eaux du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne.

Pour estimer la durée du séjour estuarien des alosons, il est nécessaire de repérer la phase estuarienne, ce qui implique de tester l'hypothèse :

H: le rapport Sr/Ca mesuré dans les otolithes permet de discriminer le compartiment estuarien des compartiments eau douce et eau de mer

Pour tester cette hypothèse, le plus efficace serait de valider expérimentalement la valeur du rapport Sr/Ca en maintenant des individus dans des bacs de salinité et de composition de l'eau connues et correspondant à différents compartiments, comme réalisé pour l'anguille européenne par Daverat *et al.* (2005). Dans le cas de la grande alose et de l'alose feinte, la fragilité des individus rend particulièrement lourde une telle validation. Nous avons donc réalisé une validation indirecte, basée sur la mesure du rapport Sr/Ca dans les otolithes d'aloses prélevées en eau douce (en Garonne, en Dordogne et en Aveyron, avant que les

individus ne passent en estuaire) et en mer (au niveau des Pertuis Charentais). Les objectifs sont de repérer :

- Une valeur de Sr/Ca de l'otolithe marquant la limite supérieure du compartiment eau douce, qui sera assimilée à la valeur seuil d'entrée en estuaire
- Une valeur de Sr/Ca de l'otolithe marquant la limite inférieure du compartiment eau de mer, qui sera assimilée à la valeur seuil de sortie en mer.

Des individus en milieu estuarien ont également été prélevés de façon à vérifier que les valeurs estuariennes se situent bien entre les bornes fixées pour les deux autres compartiments.

3.4.2 Matériel et Méthodes

3.4.2.1 Individus échantillonnés

Milieu dulçaquicole : Garonne, Dordogne, Aveyron

Au cours de l'année 2003, 10 juvéniles de grande alose ont été capturés au niveau du barrage de Golfech (en Garonne) (Fig. 17 et Tab. 10), situé en amont de la limite de marée dynamique. Les juvéniles de grande alose qui y sont piégés sont forcément des juvéniles dévalants puisque capturés à l'amont du barrage. Seuls des juvéniles de grande alose y sont capturés, les aloses feintes ayant des sites de frayères situés plus en aval.

Pour renforcer notre validation du compartiment eau douce, nous avons également utilisé les résultats de l'analyse de 71 otolithes d'alosons de grande alose pêchés en 2001 dans l'Aveyron (Picquecos) (N=9), en Garonne (Golfech) (N=29) et en Dordogne (Tuilières) (N=33) (Tomás *et al.*, 2005) (voir la Fig. 17 pour la localisation des sites). De par la localisation géographique des sites de capture, nous sommes certains que ces alosons dévalants n'ont connu que l'eau douce. Pour la validation en milieu dulçaquicole, aucun juvénile d'alose feinte n'a été capturé.

Milieu marin : les Pertuis Charentais

Les Pertuis Charentais sont baignés par le panache estuarien de l'estuaire de la Gironde (Fig. 17). Ils peuvent présenter des salinités différentes le long de l'année, en fonction des

débites de la Gironde et de la Charente. Lors de nos échantillonnages, en juillet et septembre 2003, la salinité était plutôt élevée (Fig. 35a. et b.).

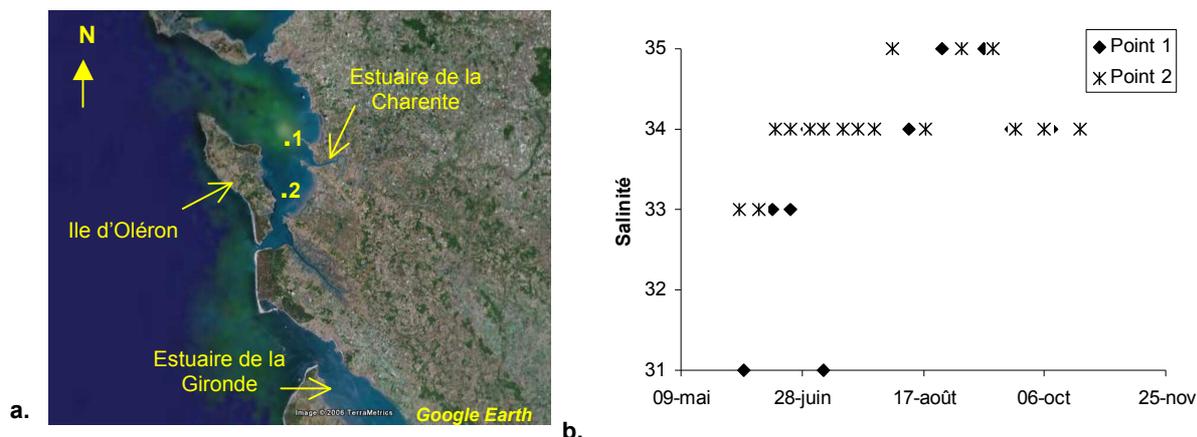


Fig. 35 : Localisation des points de mesure de salinité dans les pertuis charentais, au niveau de l'île d'Aix (point 1) et de Marennes Oléron (point 2) (a.) et évolution de la salinité sur la période début juin-fin octobre 2003. Source : données IFREMER. <http://www.ifremer.fr/envlit/>, site consacré à l'environnement littoral.

10 subadultes de grande alose et 9 subadultes d'alose feinte ont été analysés (Tab. 10).

Milieu estuarien

Les individus issus du milieu estuarien proviennent des échantillonnages mensuels de la faune circulant de part et d'autre de la centrale du Blayais (Girardin *et al.*, 2004) au niveau des pK 25, 50, 57, 64, 70 et d'échantillonnages supplémentaires mis en place dans le cadre de ce travail. Malgré l'effort d'échantillonnage pour suivre la dévalaison des juvéniles l'année 2003 (420 prélèvements), peu d'individus ont été collectés (17 aloses feintes et 4 grandes aloses).

Sur les individus capturés, 2 juvéniles de grande alose et 5 d'alose feinte ont été analysés (Tab. 10).

Tab. 10 : Caractéristiques des grandes aloses et des aloses feintes analysées lors de cette étude pour la validation indirecte du rapport Sr/Ca de l'otolithe dans les différents compartiments de salinité.

	Milieu	Lieu de capture	N°	Date de capture	Lt (mm)
GRANDE ALOSE	EAU DOUCE	Golfech	Gf12		69
			Gf13	29/09/03	86
			Gf14		81
			Gf02		94
			Gf03		81
			Gf04		84
			Gf07	21/10/2003	82
			Gf08		82
			Gf09		73
			Gf10		78
	ESTUAIRE	PK50	Juv24	06/08/2003	51
			PK57	Juv18	16/03/2004
	EAU DE MER	Pertuis Charentais	E46		196
			E55	09/07/2003	200
			E56		198
			E57		252
			E72	10/07/2003	215
			E73		222
			E2	16/09/2003	200
E3				226	
E8			17/09/2003	177	
E9		175			
ALOSE FEINTE	ESTUAIRE	PK25	BB02	11/07/2003	26
		PK64	Juv17	05/08/2003	159
		PK70	Juv22	03/09/2003	136
		PK64	Juv21	04/11/2003	153
		PK70	Juv19	03/03/2004	148
	EAU DE MER	Pertuis Charentais	E53		234
			E58	09/07/2003	307
			E60		282
			E66		230
			E67	10/07/2003	194
E68		209			
E1	16/09/2003	233			
E14	17/09/2003	240			
E15		252			

3.4.2.2 Méthodologie

3.4.2.2.1 Choix de la méthode d'analyse

Par rapport à la problématique de ce travail, le choix d'une technique d'analyse de surface est le plus adéquat. Une analyse de surface permet de mesurer la composition des otolithes à des endroits précis (c'est à dire à différents moments) (voir Campana *et al.* (1997) et De Pontual & Geffen (2002) pour une synthèse sur les méthodes d'étude de la composition des otolithes). L'utilisation de la technique de spectrométrie à dispersion de longueur d'onde

(Wavelength Dispersive Spectrometry WDS) à l'aide d'une microsonde à spectrométrie X a été largement employée pour mesurer le rapport Sr/Ca des otolithes (Katayama *et al.*, 2000; Limburg, 2001; Jessop *et al.*, 2002). La composition en éléments présents à des concentrations de l'ordre de 100-1000 ppm peut y être analysée à un niveau de précision et d'exactitude convenables, ce qui est adapté pour la mesure du Sr et du Ca des otolithes (Gunn *et al.*, 1992; Campana *et al.*, 1997).

Avant passage à la microsonde, les otolithes, non conducteurs, doivent être recouverts d'une fine couche conductrice, généralement de carbone. Pour nos analyses et pour des contraintes pratiques, les échantillons ont été recouverts d'une couche de 2 à 3 nm d'or. Des études préliminaires ont montré que la métallisation à l'or induit des mesures de Sr/Ca dans l'otolithe comparables à une métallisation au carbone, sans nuire à la qualité de l'analyse (Daverat et Lahaye, en cours).

Les conditions d'analyse jouent sur la précision et la sensibilité des résultats : une faible excitation des électrons permet de limiter les dommages causés à l'otolithe lors de l'analyse et d'avoir des résultats de bonne qualité mais l'acquisition des résultats nécessite beaucoup de temps. Au contraire, une forte excitation des électrons permet une acquisition rapide des résultats mais endommage fortement l'otolithe. Il est donc nécessaire de trouver un compromis (Gunn *et al.*, 1992). Dans le cadre de ce travail, les analyses ont été réalisées du nucléus à la périphérie, le long de l'axe ventral de l'otolithe (axe choisi pour la validation de l'âge) aux conditions suivantes :

Les standards utilisés sont le SrFCI sur le cristal TAP pour le strontium et l'andradite sur le PET pour le calcium. Le temps de comptage du pic est de 50 sec sur la raie La du strontium et de 10 secondes sur la raie Kalpha du calcium. Le temps de comptage du bruit de fond est de 50 secondes sur le strontium et 5 secondes sur le calcium. Le bruit de fond, pour le strontium, n'est mesuré que du côté droit du pic, pour éviter toute interférence avec la raie du calcium Kalpha d'ordre 2. Les conditions d'excitation sont de 15keV, 20nA, le diamètre du faisceau a été utilisé en mode raster, couvrant une surface de 8µm x 8µm. Les points d'analyses ont été réalisés tous les 20µ afin de laisser un espace suffisant entre chaque point et éviter ainsi que la dégradation de l'otolithe due à l'échauffement par le faisceau ne vienne altérer la mesure suivante.

La précision de la mesure (déviations standard relative) pour chaque élément est donnée par la formule suivante :

$$PRECISION = \frac{100}{(\sqrt{T}) \times [(\sqrt{R_p}) - (\sqrt{R_b})]} \%$$

T= temps de comptage sur le pic (sec)

R_p= Nombre de coups/sec sur le pic

R_B = Nombre de coups/sec sur le bruit de fond

La précision est de $\pm 2,4\%$ sur la mesure du Sr et de $\pm 0,3\%$ sur la mesure du Ca.

La limite de détection (LOD) pour chaque élément en WDS est :

$$LOD = \frac{3}{m} x \sqrt{\frac{R_B}{T_B}}$$

m = nombre de coups/sec/% de l'élément dans le standard

R_B = Nombre de coups/sec sur le bruit de fond

T_B = Temps de comptage du bruit de fond.

Le niveau minimum de détection du Sr est de 170ppm.

Ces formules sont tirées de Tomás, 2000.

Dans le cadre de ce travail, nous avons utilisé une microsonde Cameca SX 100 (CeCaMa, université de Bordeaux1). Les résultats sont exprimés en ratio massique (wt%).

Pour les 71 otolithes issus des individus pêchés en 2001 en Garonne, Dordogne et Aveyron, la concentration en Sr (ppm) de ces otolithes a été analysée par ICPMS en solution (SB-ICPMS), une technique d'analyse globale avec laquelle la concentration totale en Sr dans l'otolithe peut être mesurée (pour plus de précision, voir Tomás *et al.*, 2005).

3.4.2.2.2 Prélèvement et préparation des otolithes

Le prélèvement des otolithes est réalisé de la même façon que pour les larves (voir la section 3.3.2.2) avec des précautions supplémentaires. En effet, l'étude de la composition chimique des otolithes nécessite d'éviter la contamination de ceux-ci, c'est à dire l'altération de leur composition au cours de leurs différents traitements (Proctor & Thresher, 1998). Le rapport Sr/Ca étant relativement robuste (Proctor & Thresher, 1998), sa mesure est moins contraignante en terme de précautions contre la contamination que pour des études microchimiques plus fines (Brophy *et al.*, 2003; Tomás *et al.*, 2005).

Les différentes étapes qui ont fait l'objet d'une attention particulière sont :

- La conservation des individus. Nous avons retenu la congélation, dont il a été établi que c'était le mode de conservation qui altérait le moins le rapport Sr/Ca (Proctor & Thresher, 1998).

- L'extraction et le nettoyage des otolithes. L'extraction des otolithes a été réalisée à l'aide d'outil de dissection en plastique, nettoyés à l'acide nitrique 10%. Les otolithes ont été rincés à l'eau ultra-pure (eau milli-Q).

- La préparation des otolithes. Les otolithes ont été inclus dans de la résine Araldite dont la composition est suffisamment neutre pour ne pas interférer avec nos analyses. En outre, l'analyse WDS est particulièrement sensible à l'état de surface de la préparation (Gunn *et al.*, 1992) d'où l'importance d'une préparation de qualité : plane et sans rayures.

La procédure de préparation des otolithes de juvéniles et subadultes est présentée en Fig. 36. Le temps de préparation indiqué est le temps minimal nécessaire pour un opérateur entraîné et maîtrisant toutes les étapes de la procédure.

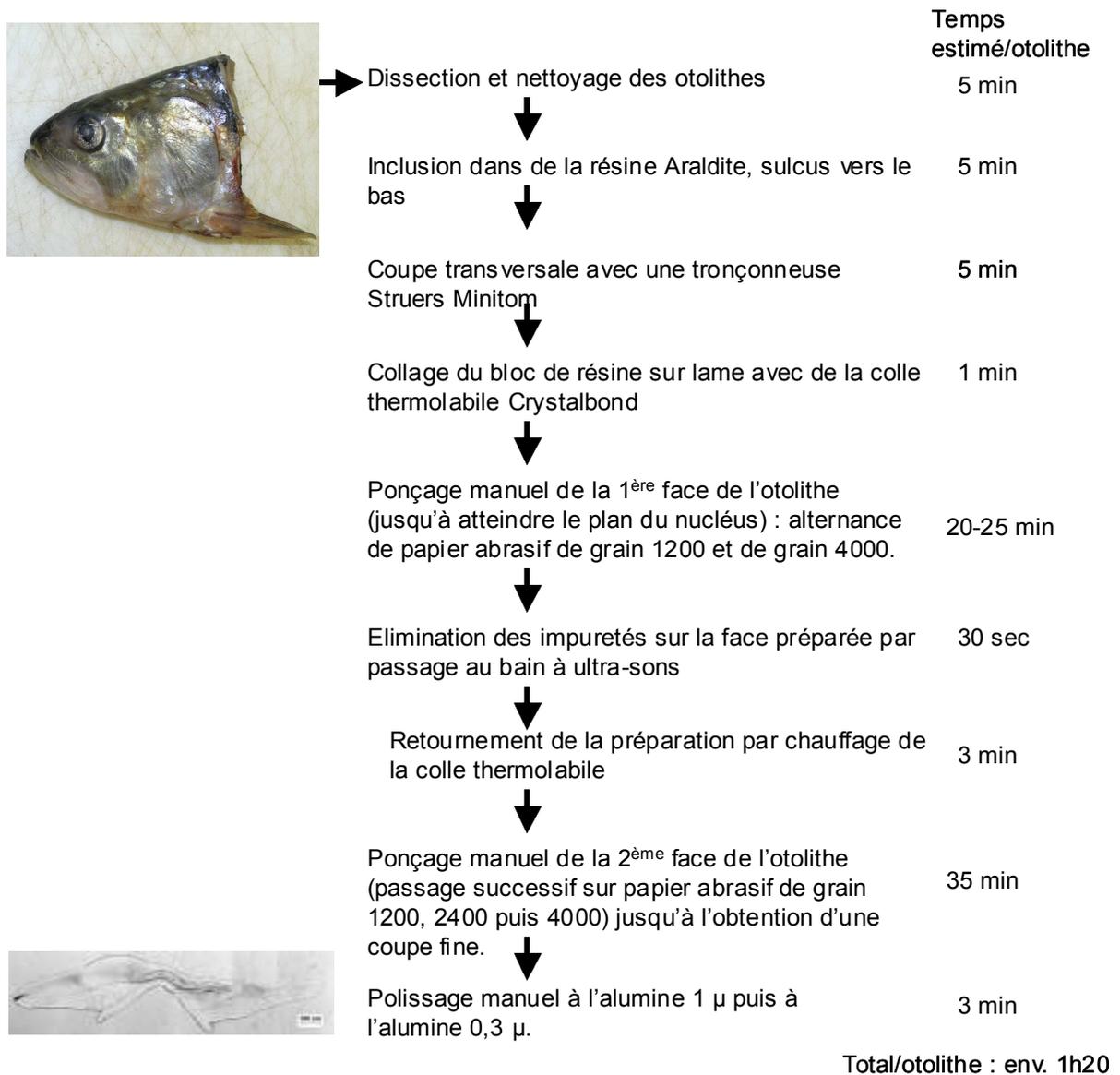


Fig. 36 : Schéma récapitulatif du protocole de traitement des otolithes pour la mesure du rapport Sr/Ca. Les temps de préparation sont estimés pour un expérimentateur entraîné, maîtrisant toutes les étapes de la procédure.

3.4.2.2.3 Valeurs de Sr/Ca utilisées

Parmi les 10 alosons de Golfech de l'année 2003 analysés, un individu présente des valeurs de Sr/Ca aberrantes. Nous l'avons donc éliminé de l'analyse. Les individus capturés à Golfech n'ayant connu que l'eau douce, l'ensemble des valeurs de Sr/Ca mesurées sur les otolithes sont utilisées pour définir le seuil d'entrée en estuaire (n = 195 valeurs de Sr/Ca).

En outre, la concentration en Sr de ces otolithes est comparée à celle mesurée par SB-ICPMS sur les 71 alosons pêchés en eau douce en 2001 (n=71 valeurs de Sr) (Tab. 11). Pour cette comparaison, on considère la moyenne des concentrations en Sr mesurées sur un otolithe aux différents points d'impact de la microsonde comme la concentration de Sr dans l'otolithe.

Pour les compartiments marin et estuarien, le temps de séjour des individus dans le milieu de capture n'est pas connu. La validation du rapport Sr/Ca doit donc se faire à partir des valeurs mesurées à la périphérie de l'otolithe, c'est à dire les plus proches du moment de la capture des individus. Un comptage du nombre de stries entre le dernier point d'analyse à la microsonde et l'avant dernier point indique qu'une période minimale d'en moyenne 13 jours (± 5) s'est écoulée entre les deux (comptage réalisé sur 3 subadultes). On ne peut donc pas exclure que, durant ce laps de temps, les individus aient changé de compartiment de salinité (par exemple, passage dans l'estuaire de la Charente pour les individus capturés dans les Pertuis ou dans le panache estuarien pour les juvéniles pris dans l'estuaire de la Gironde). Nous avons donc choisi de considérer la valeur Sr/Ca obtenue sur le dernier point d'analyse à la microsonde comme la plus représentative du milieu de capture. Pour les compartiments marins et estuariens, le nombre de valeurs utilisées correspond donc aux nombres d'individus analysés (Tab. 11).

Tab. 11 : Récapitulatif des effectifs (N) et du nombre de mesures de Sr/Ca et de Sr réalisées sur les juvéniles et subadultes de grande alose et d'aloise feinte

Espèce	Lieu de capture	Compartiment	Année	N individus	N valeurs Sr/Ca	N valeurs de Sr
	Garonne, Dordogne, Aveyron	Eau douce	2001	71		71
Grande alose	Garonne	Eau douce	2003	9	195	9
	Estuaire (PK 50, PK 57)	Estuaire	2003	2	2	
	Pertuis	Eau de mer	2003	10	10	
Alose feinte	Estuaire (pK25, pK64, pK70)	Estuaire	2003	5	5	
	Pertuis Charentais	Eau de mer	2003	9	9	

3.4.3 Résultats

3.4.3.1 Compartiments de salinité pour la grande alose

3.4.3.1.1 Valeur seuil marquant l'entrée en estuaire

Les rapports Sr/Ca mesurés sur les otolithes des 9 grandes aloses capturées en 2003 indiquent qu'en moyenne, le rapport Sr/Ca est de : $0,58.10^{-3} \pm 0,25.10^{-3}$. De façon à s'affranchir de la variabilité autour de la moyenne, la valeur Sr/Ca marquant la limite supérieure de l'eau douce, assimilée à la valeur seuil marquant l'entrée en estuaire est fixée à la valeur moyenne + l'écart type soit **$0,83.10^{-3}$** .

Quelle que soit l'année de prélèvement ou la méthode d'analyse, les mesures en Sr ne sont pas significativement différentes (Test U de Mann et Whitney, $p=0,373$) (Fig. 37).

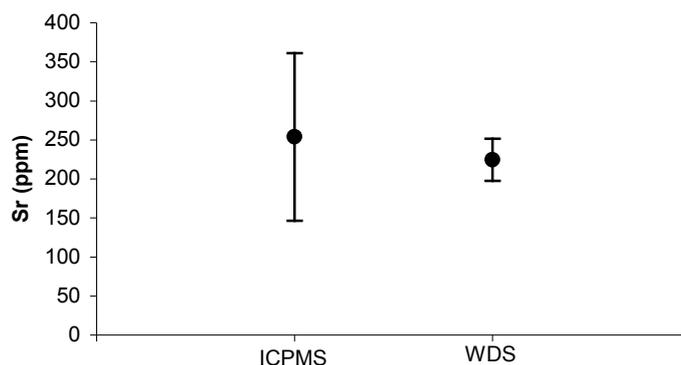


Fig. 37 : Concentration moyenne de Sr (ppm) mesurée sur les otolithes de juvéniles de grande alose pêchés en eau douce et analysés soit en SB-ICPMS (échantillon 2001, N=71) soit à la WDS (échantillon 2003, N=9). L'écart type est indiqué.

Les mesures de Sr réalisées sur les individus de l'année 2001 confirment les mesures réalisées à partir des alosons de l'année 2003 utilisés pour la validation du compartiment eau douce.

3.4.3.1.2 Valeur seuil de sortie en mer

Le rapport Sr/Ca mesuré à la périphérie des otolithes est en moyenne de $2,17.10^{-3} \pm 0,24.10^{-3}$. De façon à s'affranchir de la variabilité autour de la moyenne, la valeur Sr/Ca marquant la sortie en mer est la valeur moyenne - l'écart type soit **$1,93.10^{-3}$** .

3.4.3.1.3 Positionnement des valeurs estuariennes par rapport aux seuils calculés

Les compartiments eau douce et mer présentent des signaux distincts. Les valeurs estuariennes se situent, pour l'une, entre l'eau douce et la mer, pour l'autre, elle chevauche l'eau douce (Fig. 38).

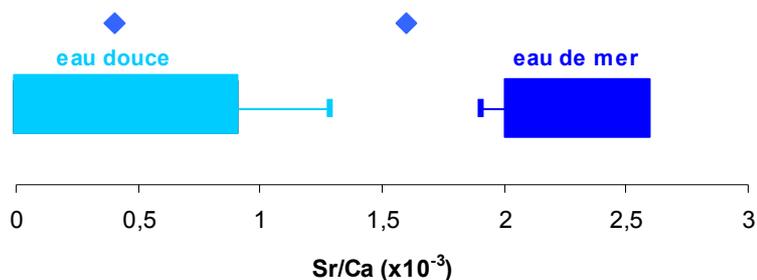


Fig. 38 : Gamme des valeurs de Sr/Ca des otolithes de grande alose mesurées en eau douce (jusqu'à la valeur seuil d'entrée en estuaire) et en mer (à partir de la valeur seuil marquant la sortie en mer) (rectangles). Les extensions indiquent la valeur maximale mesurée en eau douce et la valeur minimale mesurée en mer. Les losanges représentent la dernière mesure de Sr/Ca mesurée sur les otolithes d'individus pêchés en estuaire.

3.4.3.2 Compartiments de salinité pour l'alse feinte

3.4.3.2.1 Valeur seuil marquant l'entrée en estuaire

Aucun juvénile d'alse feinte n'ayant été capturé en eau douce, une validation par analyse du Sr/Ca en eau douce n'est donc pas possible.

La valeur maximale qui limite le compartiment eau douce peut être approchée à partir des otolithes de géniteurs, pour lesquels l'ensemble de l'histoire migratoire est retracée sur les profils Sr/Ca. Les premiers points de ces profils correspondent aux plus jeunes moments de la vie des individus. La distribution des valeurs obtenues entre les 5 premiers points d'impact de la WDS (Tab. 12) n'est pas significativement différente (Analyse de variance, $p=0,712$). Les 5 premiers points semblent donc bien appartenir au même milieu.

Tab. 12 : Moyenne du rapport Sr/Ca mesuré sur l'ensemble des otolithes de géniteurs d'alse feinte (N=37géniteurs), au niveau des 5 premiers points d'impact de la microsonde (soit 176 valeurs Sr/Ca).

	Point 1	Point 2	Point 3	Point 4	Point 5	Total
Moyenne	$0,54 \cdot 10^{-3}$	$0,56 \cdot 10^{-3}$	$0,63 \cdot 10^{-3}$	$0,59 \cdot 10^{-3}$	$0,58 \cdot 10^{-3}$	$0,58 \cdot 10^{-3}$
Ecart type	$0,26 \cdot 10^{-3}$	$0,30 \cdot 10^{-3}$	$0,23 \cdot 10^{-3}$	$0,24 \cdot 10^{-3}$	$0,24 \cdot 10^{-3}$	$0,26 \cdot 10^{-3}$

Nous avons utilisé l'ensemble de ces valeurs pour estimer la valeur maximale de Sr/Ca de l'otolithe en eau douce, qui est fixée à la moyenne + l'écart-type soit $0,84 \cdot 10^{-3}$.

On remarque que la distribution des valeurs eau douce mesurée rétrospectivement pour l'alse feinte n'est pas significativement différente des valeurs d'eau douce mesurées à partir des juvéniles de grande alose (Analyse de variance, $p=0,856$) (cf. 3.4.3.1.1) (Fig. 39).

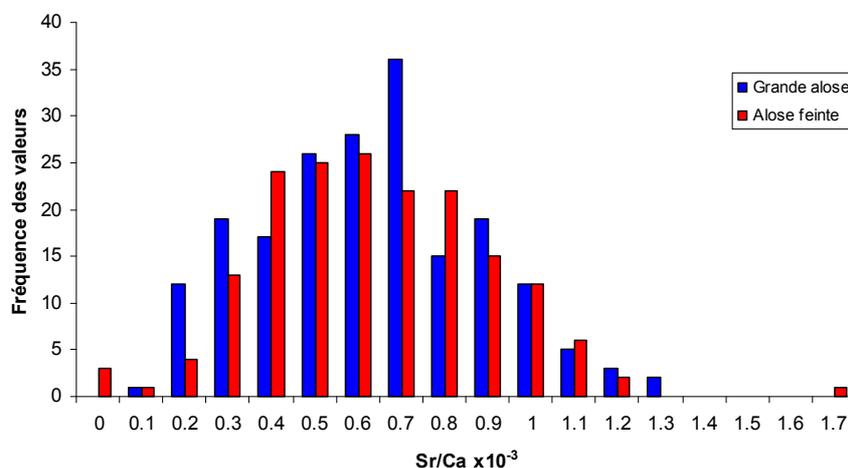


Fig. 39 : Distribution des valeurs de Sr/Ca des otolithes de grande alose en eau douce (N=195 valeurs Sr/Ca) et d'alse feinte (N=176 valeurs).

3.4.3.2.2 Valeur seuil marquant la sortie en mer

Le rapport Sr/Ca mesuré à la périphérie des otolithes d'aloses feintes capturées en mer est en moyenne de $1,85 \cdot 10^{-3} \pm 0,35 \cdot 10^{-3}$ soit une valeur seuil marquant la sortie en mer de $1,5 \cdot 10^{-3}$. Les gammes des valeurs eau douce et eau de mer sont très proches. Les mesures faites sur des poissons capturés en milieu estuarien représentant le milieu estuarien ne se distinguent pas du milieu marin (Fig. 40).

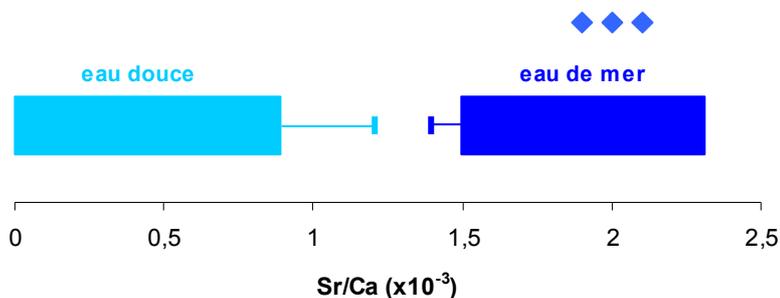


Fig. 40 : Gamme des valeurs de Sr/Ca des otolithes d'aloise feinte mesurées en eau douce (jusqu'à la valeur seuil d'entrée en estuaire) et en mer (à partir de la valeur seuil marquant la sortie en mer) (rectangles). Les extensions indiquent la valeur maximale mesurée en eau douce et la valeur minimale mesurée en mer. Les losanges représentent la dernière mesure de Sr/Ca mesurée sur les otolithes d'individus pêchés en estuaire.

3.4.4 Discussion

3.4.4.1 Discrimination du compartiment estuarien

Bien que relativement proches, les rapports Sr/Ca des otolithes de grande alose dans les compartiments eau douce et eau de mer sont distincts. Entre les deux, une gamme de valeur de Sr/Ca est donc attribuable au milieu estuarien. Etant donné que seuls deux individus capturés en milieu estuarien ont été analysés, on ne peut pas vérifier que les valeurs de Sr/Ca mesurées dans les otolithes lors du séjour des aloses en milieu estuarien présentent effectivement des valeurs intermédiaires entre les compartiments eau douce et eau de mer. La détermination des seuils de Sr/Ca doit donc être renforcée par l'analyse d'un plus grand nombre d'individus capturés en milieu estuarien.

Pour l'aloise feinte, les rapports Sr/Ca des compartiments eau douce et eau de mer sont distincts mais contigus. Les seuils de Sr/Ca déterminés ne permettent pas de mettre en évidence une gamme de valeur de Sr/Ca propre au milieu estuarien : les mesures réalisées à la périphérie des otolithes de juvéniles capturés en estuaire ne se distinguent pas des valeurs mesurées sur des individus capturés en mer. Si l'on se réfère aux connaissances actuelles concernant cette espèce, l'aloise feinte peut effectuer des va-et-vients entre le milieu estuarien et le milieu marin beaucoup plus fréquents que pour la grande alose (Girardin *et al.*, 2004). Nous avons considéré la mesure de Sr/Ca en périphérie de l'otolithe comme la plus représentative du milieu de capture. Or, il a pu s'être écoulé plusieurs jours entre ce dernier point d'analyse et la périphérie de l'otolithe. La proximité des estuaire de la

Charente et de la Gironde rend tout à fait plausible la mesure de valeurs estuariennes sur des individus pris dans les Pertuis Charentais. Ainsi, le comportement migratoire différent entre les deux espèces pourrait être à l'origine de la différence de seuil de Sr/Ca marquant la sortie en mer. En tenant compte de ces remarques, il semble alors judicieux de fixer le seuil de Sr/Ca marquant la sortie en mer chez l'aloise feinte au même niveau que pour la grande alose, soit $1,93 \times 10^{-3}$.

Les valeurs obtenues dans le cadre de ce travail sont, pour le compartiment eau douce, du même ordre de grandeur que celles trouvées par Limburg (1995) sur l'aloise savoureuse de l'Hudson (en moyenne $0,79 \times 10^{-3}$). Pour la valeur moyenne relative à l'eau de mer, cet auteur a travaillé sur la moyenne des valeurs de Sr/Ca obtenues après un brusque et net changement de Sr/Ca dans les otolithes, interprété comme le passage en mer. Sa valeur moyenne de Sr/Ca en eau de mer s'élève à $3,62 \times 10^{-3}$. Il est intéressant de noter que pour une autre espèce de poisson migrateur, l'anguille européenne, les valeurs de Sr/Ca de l'otolithe dans le même milieu (l'estuaire de la Gironde), pour des compartiments comparables sont largement supérieures aux nôtres : en eau douce, les valeurs de Sr/Ca sur l'anguille sont en moyenne de l'ordre de $1,4 \times 10^{-3}$. En estuaire, les valeurs sont en moyenne de l'ordre de $3,9 \times 10^{-3}$. En milieu marin, elles atteignent des valeurs moyennes de $6,6 \times 10^{-3}$ (Daverat *et al.*, 2005). Ces observations suggèrent des facteurs d'incorporation du Sr propres à chaque groupe taxonomique.

3.4.4.2 Limites de la méthode de validation et proposition de compléments

Cette méthode de validation indirecte du rapport Sr/Ca des otolithes par prélèvement des individus en milieu naturel dans différents compartiments de salinité a déjà été réalisée sur d'autres espèces (ex. Limburg, 1995).

C'est la méthode la plus facilement réalisable, mais elle présente plusieurs limites au niveau de :

(1) La méthode elle-même. Pour les individus échantillonnés en milieu naturel, nous ignorons le temps de séjour des individus dans le milieu de capture préalablement à celle-ci. On peut se demander si les individus ont eu le temps d'incorporer de façon significative le Sr présent dans le milieu de capture. Ce point est de faible importance pour les jeunes aloses de l'année pêchées en eau douce puisque celles-ci n'ont techniquement pas eu la possibilité d'expérimenter d'autres compartiments de salinité. Par contre, on doit en tenir compte pour les individus prélevés en estuaire et dans les Pertuis Charentais.

(2) Le choix des sites de prélèvement. En eau douce, la configuration des sites de capture garantit que les individus n'ont pas connu d'autres compartiments de salinité. En revanche, les Pertuis Charentais ont été assimilés au compartiment marin sur la base de la salinité alors qu'aucune mesure de Sr/Ca des eaux n'a été réalisée. La localisation des Pertuis Charentais nécessite de vérifier la quantité de Sr/Ca dans les eaux.

(3) L'écologie des espèces. Le comportement migratoire de l'aloise feinte pose un réel problème pour distinguer les compartiments estuariens et marins à partir des otolithes. Les subadultes utilisés dans cette validation indirecte sont âgés de 2 ou 3 ans d'après leur taille (Taverny & Elie, 2001b). Etudier les otolithes de jeunes de l'année qui viennent de sortir de l'estuaire aurait peut être été moins contraignant. En outre, les difficultés de captures d'alosons en milieu fluvial n'ont pas permis de valider le rapport Sr/Ca des otolithes en eau douce pour cette espèce, d'où l'approximation proposée à partir des otolithes de géniteurs.

Cette validation indirecte est basée sur l'hypothèse implicite que le Sr dans les eaux est constant quelle que soit l'année. Par exemple, nous avons utilisé les otolithes de juvéniles de grande alose nés en 2003 dans le but de repérer le compartiment eau douce et l'entrée en estuaire sur des otolithes de géniteurs nés quelques années auparavant. Certains auteurs (Gillanders, 2002a; Elsdon & Gillanders, 2006) insistent particulièrement sur la nécessité de s'assurer que la composition des otolithes présente des variations interannuelles inférieures aux variations spatiales, afin de pouvoir réaliser des analyses rétrospectives. En eau douce, la concentration en Sr dans les otolithes de grande alose comparable en 2001 et 2003 constitue un résultat encourageant dans le sens d'une variation interannuelle de Sr faible.

Malgré la faiblesse des effectifs analysés (Tab. 11), la valeur Sr/Ca de l'otolithe pour la grande alose semble robuste puisque des données collectées sur cette espèce, au même stade, en eau douce, confirment les résultats obtenus. L'analyse d'un plus grand nombre d'individus, surtout pour les individus en estuaire et dans le milieu marin, serait toutefois utile pour améliorer la précision des bornes indiquées ici.

Malgré la fragilité des individus de grande alose et d'aloise feinte, des manipulations expérimentales peuvent permettre de compléter les résultats obtenus. Le savoir faire actuel permet de produire des larves de grande alose (Jatteau & Rouault, 2004) et d'aloise feinte (Aprahamian, Environmental Agency, UK, com.pers.). Une production de larves en milieu expérimental permettrait, entre autres, de connaître précisément le ratio Sr/Ca des otolithes d'aloise feinte en eau douce. En tenant compte des capacités d'osmorégulation des deux espèces, un maintien dans des eaux de composition différente (salinité, quantité de Sr) pourrait être réalisé. Avec cette approche, nous pourrions également tenter d'estimer le taux

d'incorporation du Sr dans les otolithes des deux espèces ainsi que le temps d'incorporation du Sr dans les otolithes à partir des eaux du milieu naturel.

Ainsi, l'entrée en estuaire et la sortie en mer sont caractérisées par une augmentation du rapport Sr/Ca d'un facteur x2,3 au moins. La gamme des valeurs de Sr/Ca pour les espèces du genre *Alosa* est faible d'où une « fenêtre » correspondant au milieu estuarien relativement étroite. Par rapport à notre hypothèse de départ (cf. introduction de cette section), nous avons défini des seuils permettant de discriminer les trois compartiments pour la grande alose et l'aloise feinte. Cependant, comme cela a déjà été mentionné par d'autres auteurs (Secor & Rooker, 2000; Zimmerman, 2005), il ne nous sera pas possible d'identifier des mouvements fins au sein d'un même compartiment de salinité pour les espèces considérées.

3.4.5 Conclusion sur l'approche retenue

En conclusion, le recours aux otolithes pour étudier la dévalaison des juvéniles de grande alose et d'aloise feinte nous permet :

1. d'estimer l'âge des individus à une échelle journalière
2. de distinguer les grands compartiments de salinité (eau douce-eau saumâtre-eau de mer)

L'utilisation conjointe de ses deux aspects va nous permettre dans un premier temps de repérer les moments d'entrée et de sortie de l'estuaire associés à la dévalaison puis, dans un second temps, de compter le nombre d'incrémentes entre ces deux événements (Fig. 41).

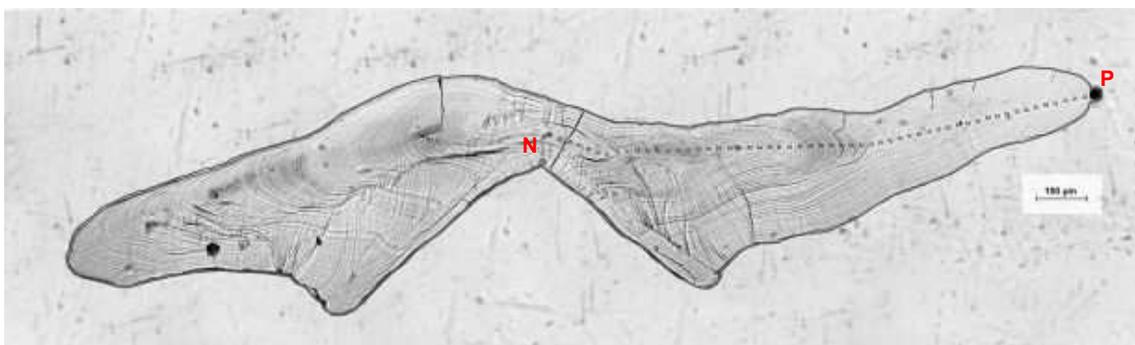


Fig. 41 : Coupe transversale d'un otolithe de géniteur d'aloise feinte, après analyse à la microsonde. Les points d'impact, espacés de 20 µm, ont été réalisés depuis le nucléus (marquant la naissance de l'individu N) jusqu'à la périphérie marquant la mort de l'individu P). Barre d'échelle=100µm.

CHAPITRE 4.
LES TACTIQUES GAGNANTES
A LA DEVALAISON

4.1 Introduction

Les caractéristiques de dévalaison des juvéniles à partir de l'analyse des otolithes de géniteurs, les tactiques gagnantes, sont analysées dans ce chapitre.

Cela nécessite dans un premier temps de caractériser les géniteurs étudiés (partie 4.2). La caractérisation porte sur la biométrie et l'âge des géniteurs ainsi que sur leur représentativité par rapport au flux de migrants généralement capturés. La validation du rythme de dépôt journalier des incréments sur les otolithes ainsi que les valeurs de Sr/Ca de l'otolithe définissant l'entrée en estuaire et la sortie en mer (étudiés au chapitre précédent) permettent de retracer l'histoire migratoire de chaque individu, qui sera présentée sous forme de profils de Sr/Ca (partie 4.3). A partir de ces profils, l'identification de la phase de dévalaison met en évidence le passage des individus en eau douce puis en estuaire. Il est alors intéressant de s'interroger sur l'importance relative de ces compartiments pour les deux espèces (partie 4.3). Ce point sera traité par l'analyse des patrons de croissance des otolithes au cours de la dévalaison, ces patrons étant un indicateur des conditions expérimentées par les individus. Outre ces conditions, les otolithes peuvent aussi « garder en mémoire » les événements marquants de la vie des individus. Ainsi, dans la partie 4.3, nous tenterons de mettre en évidence de tels événements par l'observation de la microstructure des otolithes.

Enfin, pour chaque espèce, les modalités du changement de compartiment sont vues au travers de deux paramètres : l'âge à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer et la taille des individus à ces différents moments (partie 4.4). Au chapitre 1, nous avons énoncé différents facteurs aussi bien internes aux individus qu'externes qui présentent un impact sur le comportement migratoire des individus. L'objectif de cette partie 4.4 sera donc d'étudier l'influence de certains de ces facteurs (la taille et l'âge des individus, le sexe, les conditions environnementales et la rivière d'origine) sur les paramètres analysés dans cette étude.

Les résultats de ce chapitre 4 font l'objet d'une publication en cours de rédaction.

4.2 Caractérisation des géniteurs étudiés

4.2.1 Introduction

Les objectifs de cette section sont de présenter les caractéristiques biométriques et d'âge des géniteurs analysés et de s'assurer que notre échantillonnage est représentatif du flux de migrants annuel.

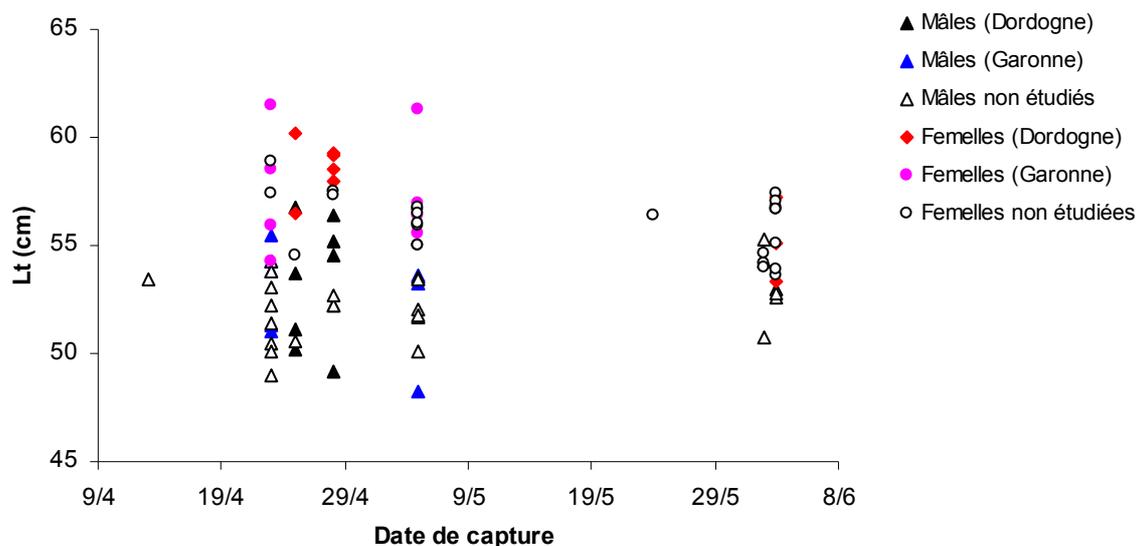
4.2.2 Matériel et Méthodes

4.2.2.1 Echantillonnage des géniteurs

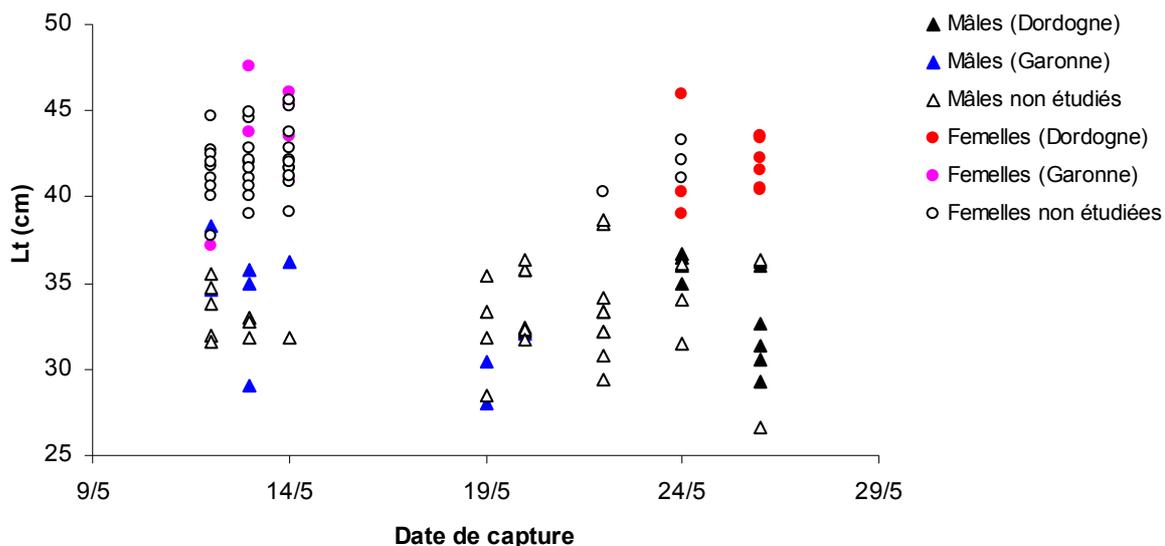
Les géniteurs de grande alose et d'alose feinte ont été échantillonnés lors de leur remontée migratoire de l'année 2003, en Garonne et en Dordogne (Fig. 17).

Les individus sont issus de captures réalisées par des pêcheurs professionnels, à l'aide d'un filet tramail (maille étirée : 110mm). Les captures de grande alose se sont échelonnées du 13 avril au 3 juin 2003 et celles de l'alose feinte, du 12 au 26 mai de la même année (Fig. 42a. et b.). La taille de chaque individu est mesurée au cm près et son poids au g près. Bien que l'objectif de cet échantillonnage n'ait pas été de caractériser la migration de reproduction des grandes aloses et des aloses feintes en l'année 2003, nous avons essayé de couvrir au mieux la période de remontée migratoire (Fig. 42a.,b.). En Gironde, la remontée migratoire peut s'étaler de mars à juin et d'avril à juin pour la grande alose et l'alose feinte respectivement (Mennesson-Boisneau *et al.*, 2000).

Pour des contraintes de temps, l'ensemble des géniteurs collectés n'a pu être analysé dans le cadre de ce travail. Un sous-échantillonnage a été réalisé : sur les 198 individus échantillonnés d'avril à juin 2003, 70 individus représentatifs des classes de taille rencontrées, capturés à différents moments dans la saison, ont été analysés (Fig. 42a.,b.). En outre, nous avons choisi de répartir équitablement les captures en fonction du sexe et de la rivière de capture (Tab. 13).



a.



b.

Fig. 42 : Longueur totale Lt (en cm) des géniteurs de l'année 2003 en fonction du sexe, de la date et de la rivière de capture pour la grande alose (a.) et l'aloise feinte (b.). Les symboles pleins correspondent aux individus étudiés dans ce travail. Les symboles vides représentent les individus capturés mais, qui n'ont pu être analysés.

Tab. 13 : Effectifs analysés (N) par espèce, en fonction du sexe et de la rivière de capture.

		Rivière de capture		N total
		Garonne	Dordogne	
Grande alose	Mâle	7	9	16
	Femelle	8	9	17
Alose feinte	Mâle	9	10	19
	Femelle	8	10	18

4.2.2.2 Age des géniteurs échantillonnés

L'âge des individus a été estimé à l'échelle annuelle, à partir des écailles prélevées au niveau de la zone de prélèvement optimale définie pour chaque espèce par Baglinière *et al.* (2001). Les écailles ont été préparées selon le protocole établi par Gazeau *et al.* (2001). Les interprétations suivent les recommandations données par Baglinière *et al.* (2001).

Les écailles ont été observées sous loupe binoculaire Olympus SZX12, en lumière réfléchie, au grossissement 70. Pour chaque individu, l'écaille la plus lisible a été photographiée à l'aide du logiciel TNPC Visilog®. A partir de ces photographies, chaque écaille a été lue par deux lecteurs. La date de capture des individus étant proche de leur date d'anniversaire, l'âge attribué ne peut être qu'un nombre entier. Faire une moyenne arithmétique n'aurait pas de sens, il faut donc que les deux lecteurs soient en accord dans l'estimation d'âge (Fig. 43 et Fig. 44). Dans le cas d'un désaccord entre les deux lecteurs, l'écaille a été relue une seconde fois par un des deux lecteurs. Si la seconde lecture a rejoint

l'une des deux estimations faites en première lecture, cette interprétation de l'écaille a été acceptée. Dans le cas contraire, l'écaille est considérée comme difficilement interprétable et l'individu n'a pas été âgé.

Une grande alose et deux aloses feintes présentent des écailles régénérées.

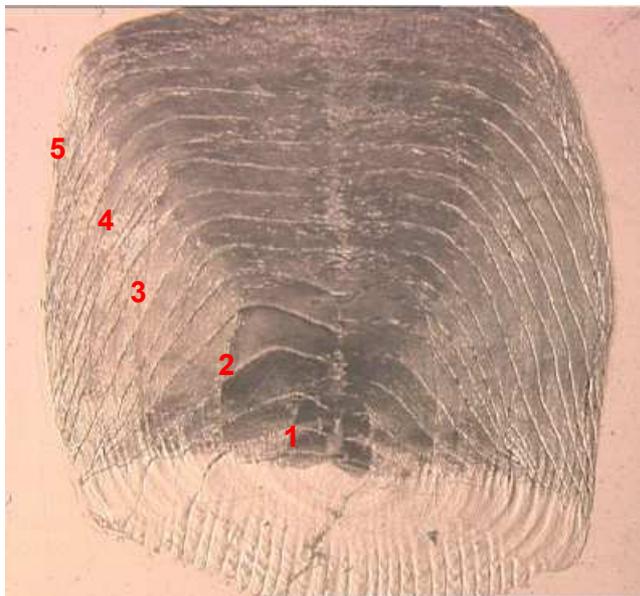


Fig. 43 : Ecaille de grande alose femelle (Lt = 59,2cm) âgée de 5 ans. Les chiffres sont localisés au niveau des marques d'hiver.

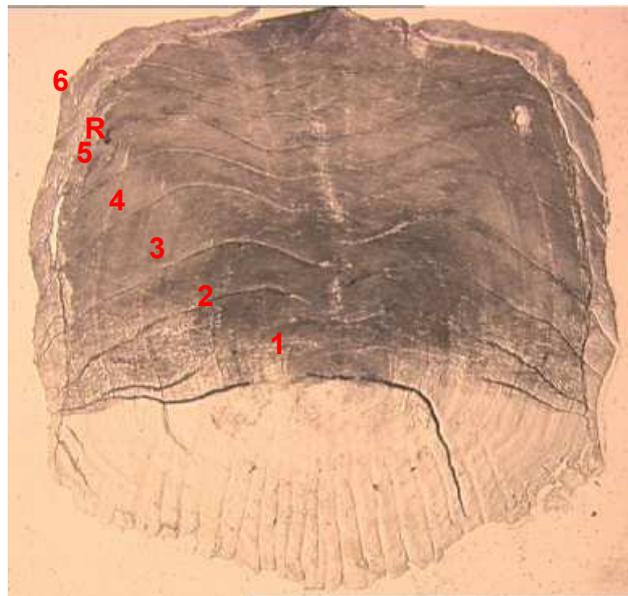


Fig. 44 : Ecaille d'aloise feinte femelle (Lt = 43,5cm) âgée de 6 ans, ayant frayé pour la première fois à l'âge de 5 ans. Les chiffres sont localisés au niveau des marques annuelles. Le symbole « R » indique une marque de reproduction.

La reproductibilité des lectures a été estimée pour chaque espèce à partir du coefficient de variation de Chang (1982) dont la formule a été donnée au chapitre 3.

4.2.3 Résultats

4.2.3.1 Caractéristiques biométriques

Pour les deux espèces, les mâles présentent une taille et un poids moyen plus faibles que ceux observés chez les femelles (test U de Mann et Whitney, $p < 0,001$ pour chaque espèce). Pour la grande alose, la taille et le poids moyen des individus analysés sont respectivement de 53cm et 1491g pour les mâles et de 57cm et 2019g pour les femelles. Pour l'aloise feinte, les valeurs sont de 34cm et 287g pour les mâles et 43cm et 650g pour les femelles (Tab. 14).

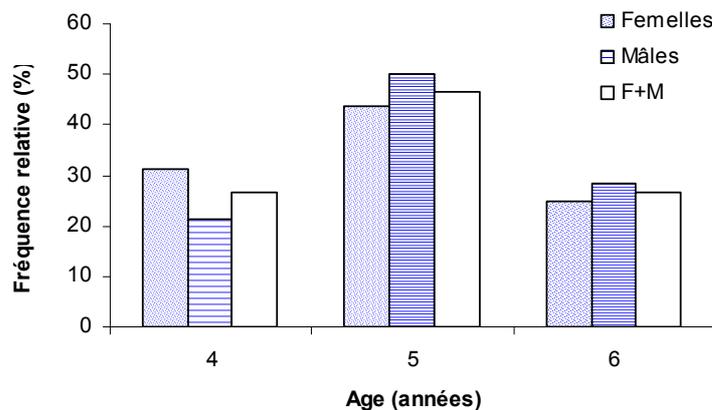
Tab. 14 : Longueur totale (cm) et poids (g) moyens des individus analysés dans le cadre de ce travail

Individus analysés dans ce travail			
		Mâle	Femelle
Effectif		16	17
Grande alose	Lt moyenne (Min-Max)	53 (48-57)	57 (53-61)
	Poids moyen (Min-Max)	1491 (1201-1758)	2019 (1426-2403)
Effectif		19	18
Alose feinte	Lt moyenne (Min-Max)	34 (28-38)	43 (37-48)
	Poids moyen (Min-Max)	287 (207-396)	650 (388-952)

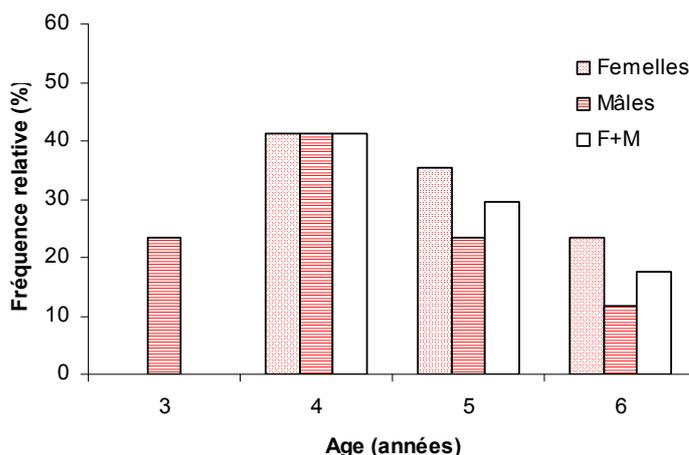
Aucune différence significative de taille et de poids n'a été détectée entre les individus capturés en Dordogne et en Garonne, quel que soit le sexe (test U de Mann et Whitney, $p > 0,37$ chez la grande alose et $p > 0,06$ chez l'alose feinte).

4.2.3.2 Caractéristiques d'âge

La structure en âge des géniteurs de grande alose s'étale de 4 à 6 ans. Elle est comparable entre les mâles et les femelles ($\chi^2_{Yates} p > 0,9$), avec un mode à 5 ans pour chaque sexe (Fig. 45a.). Les aloses feintes, âgées de 3 à 6 ans, présentent une structure d'âge comparable entre les mâles et les femelles ($\chi^2_{Yates} p > 0,2$) avec un mode à 4 ans pour chaque sexe (Fig. 45b.).



a.



b.

Fig. 45 : Structure en âge des géniteurs de grande alose (a.) et d'alose feinte (b.) en fonction du sexe.

Comme généralement observé (Mennesson-Boisneau *et al.*, 2000) : pour la grande alose, aucun géniteur n'avait frayé auparavant. Au contraire, pour l'alose feinte, 35,3% des individus ne s'était encore jamais reproduit mais 55,4% et 8,8 % des individus présentent des marques de fraies antérieures indiquant qu'ils s'étaient déjà reproduits respectivement une et deux fois.

4.2.3.3 Précision sur l'âge

Pour seulement 6,2% des géniteurs de grande alose et 2,9% des géniteurs d'alose feinte, les deux lecteurs n'ont pu s'accorder. Les individus concernés n'ont donc pas été âgés. Les lectures d'âge ont donc été réalisées pour 31 grandes aloses et 36 aloses feintes.

La précision sur l'âge est bonne puisque le coefficient de variation est égal à 0 pour 65,6% des grandes aloses et 57,1% des aloses feintes (Tab. 15). Les coefficients de variation non égaux à 0 correspondent à des individus pour lesquels il y avait une différence de une à deux marques entre les deux lecteurs avant accord. Dans tous les cas, pour les individus qui ont pu faire l'objet d'un accord entre lecteurs, le coefficient de variation n'excède pas les 20% (cas uniquement pour une grande alose pour laquelle il existait une différence de deux marques entre les deux lecteurs avant accord) (Tab. 15).

Tab. 15 : Coefficient de variation (%) calculé par âge et par sexe, pour la grande alose et l'alose feinte. Pour chaque coefficient de variation, l'effectif qui est y associé est indiqué entre parenthèses.

	Age	CV% (N)	
		Femelle	Mâle
Grande alose	4	0 (4)	0 (3)
		13,3 (1)	
	5	0 (5)	0 (4)
		10,8 (1)	10,8 (1)
		20,4 (1)	12,4 (2)
6	0 (3)	0 (2)	
	10,2 (1)	9,1 (1)	
		10,2 (1)	
	Moy (± écart type)	3,4 ± 6,5	3,9 ± 5,5
Alose feinte	3		0 (2)
			17,3 (2)
	4	0 (3)	0 (5)
		13,3 (2)	15,7 (2)
		15,7 (2)	
	5	0 (5)	0 (1)
		12,4 (1)	10,8 (1)
		12,4 (2)	
6	0 (3)	0 (1)	
	9,1 (1)	10,2 (1)	
	Moy (± écart type)	4,7 ± 6,7	6,6 ± 7,4

Le coefficient de variation moyen (grande alose : $3,6 \pm 5,9$, alose feinte : $5,6 \pm 7,0$) n'est pas significativement différent entre les deux espèces (test U de Mann et Whitney, $p=0,201$).

Bien que non significativement différent (test U de Mann et Whitney, $p>0,439$ pour les deux espèces), le coefficient de variation est légèrement plus élevé pour les mâles que pour les femelles.

4.2.4 Discussion

4.2.4.1 Représentativité des données

Les caractéristiques migratoires des individus sous échantillonnés sont analysées dans la partie 4.4. de ce chapitre. Lors de la mise en place du sous échantillonnage, nous avons pris soin de répartir les échantillons dans le temps, en fonction de la taille et du sexe, permettant

ainsi d'avoir un sous échantillonnage pouvant être jugé représentatif de la population migrante cette année là. Un sous échantillonnage représentatif doit permettre de mettre en évidence les grandes caractéristiques migratoires pour chaque espèce.

En outre, les individus sous-échantillonnés présentent des caractéristiques comparables à celles observées dans des études antérieures (Tab. 16). Il faut noter que pour l'alose feinte mâle, les mesures faites en 2003 rendent compte d'une plus petite taille et d'un poids plus faible des individus par rapport aux travaux de Taverny (1991). Cette différence peut être attribuée au fait que Taverny (1991) a utilisé d'autres engins de pêche que le filet tramail de maille étirée 110 mm, notamment des filets tramail à maille étirée 90 et 120mm. Cependant, étant donné l'absence de suivi de la population d'alose feinte dans l'estuaire de la Gironde, il est difficile de savoir si cette faible taille dans nos données est due à une méthode de pêche différente, une variabilité annuelle ou s'il y a une tendance à la diminution des caractéristiques biométriques pour les géniteurs mâles d'alose feinte.

La structure en âge des grandes aloses analysées dans cette étude s'avère comparable à celles mises en évidence par Taverny (1991) et Martin Vandembulcke (1999). Il en est de même pour l'alose feinte (Taverny, 1991).

Tab. 16 : Comparaison de la longueur LT en cm (moyenne±écart-type) et du poids en g des géniteurs de grande alose et d'alose feinte analysés dans le cadre de ce travail avec les données de travaux antérieurs

		LT	Poids	Année de migration	
Grande alose	Mâle	53 ± 2	1491 ± 159	2003	(1)
		52 ± 1	1500 ± 200	1994-1995-1996	(2)
		52 ± 1	1424 ± 153	1987-1988	(3)
	Femelle	57 ± 2	2019 ± 275	2003	(1)
		57 ± 2	2000 ± 400	1994-1995-1996	(2)
		57 ± 1	1987 ± 199	1987-1988	(3)
Alose feinte	Mâle	34 ± 3	287 ± 49	2003	(1)
		38 ± 5	411 ± 1	1987-1988	(3)
	Femelle	43 ± 3	650 ± 169	2003	(1)
		43 ± 2	711 ± 20	1987-1988	(3)

(1) géniteurs de l'année 2003 (cette étude) - (2) Martin Vandembulcke (1999) - (3) Taverny (1991)

Il est important de noter que la pêche au filet tramail, comme tout engin sélectif, présente des biais (Martin Vandembulcke, 1999). Ainsi, les individus traités dans ce travail sont représentatifs de la fraction de la population pêchée lors de la migration de reproduction mais, pas forcément de la population totale migrante.

4.2.4.2 L'attribution de l'âge et ses incertitudes

La remontée migratoire des géniteurs regroupe des individus de différentes classes d'âge. Pour l'année 2003, les individus analysés dans la suite de ce travail sont issus des cohortes 1997 (6 ans), 1998 (5 ans), 1999 (4 ans) et 2000 (3 ans) dont les effectifs sont présentés dans le Tab. 17.

Tab. 17 : Effectifs de géniteurs de grande alose et d'alose feinte analysés appartenant aux cohortes 1997 à 2000

	Cohorte			
	1997	1998	1999	2000
Grande alose	8	13	8	
Alose feinte	6	10	13	4

L'attribution d'un individu à une cohorte, et donc à une année de dévalaison, dépend de la capacité des lecteurs à interpréter les écailles. La forte proportion d'individus dont le coefficient de variation est égal à 0 (65,6% et 57,1% pour respectivement la grande alose et l'alose feinte) indique une bonne précision des lectures. Cette bonne précision des lectures s'explique en partie par la réalisation de l'estimation d'âge à partir d'une photographie de l'écaille la plus lisible pour chaque individu. Chaque lecteur s'est donc référé à la même écaille. Ainsi, les difficultés inhérentes à la variabilité de morphologie des marques d'arrêt de croissance entre les écailles d'un même individu (Mennesson-Boisneau & Boisneau, 1990) ont été réduites.

Baglinière *et al.* (2001) recensent de façon exhaustive les difficultés rencontrées lors d'une estimation d'âge à partir des écailles. Dans le cadre de ce travail, 28,2% des grandes aloses et 40,0% des aloses feintes âgées ont fait l'objet d'un désaccord entre les deux lecteurs. Ces désaccords ont porté sur (Daubas, 2004) :

- La discrimination parfois difficile entre des marques hivernales et des marques surnuméraires. En effet, les marques dites « surnuméraires » ne résultent pas d'un ralentissement hivernal de la croissance mais d'autres facteurs comme un stress physiologique ou un changement de conditions environnementales (Ombredane & Bagliniere, 1992).
- l'interprétation du bord de l'écaille comme la dernière marque hivernale : le phénomène d'érosion de l'écaille, d'autant plus important que la capture du poisson est proche de la période de reproduction ou que l'individu est âgé (Mennesson-Boisneau & Boisneau, 1990) rend parfois difficile l'interprétation du bord de l'écaille.
- la difficulté d'interprétation des marques de reproduction pour l'alose feinte.

Il faut noter que la pertinence de la seconde lecture d'âge pratiquée par l'un des deux lecteurs en cas de désaccord en première lecture est tout de même relative. En effet, elle reflète plutôt la capacité de reproductibilité de ce lecteur.

Bien que l'estimation d'âge ait été réalisée suivant les instructions fournies dans Baglinière *et al.* (2001), il n'a pas été possible dans le cadre de ce travail de mesurer l'exactitude de nos estimations comme le préconisent fortement Beamish & Mac Farlane (1983). L'un des moyens à mettre en œuvre pour avoir une bonne probabilité de validité aurait été de comparer les estimations d'âge faites à partir des écailles à celles réalisées à partir des otolithes, qui présentent les avantages d'une homogénéité des lignes d'arrêt de croissance, d'une absence d'anneaux surnuméraires et qui sont très peu soumises au phénomène de résorption (Mennesson-Boisneau & Baglinière, 1992).

4.3 Changement de compartiment, croissance et événements marquants dans la vie des individus

4.3.1 Introduction

Dans cette section, l'histoire migratoire des géniteurs est présentée. Au cours de la dévalaison, les alosons utilisent deux compartiments différents : l'eau douce et l'estuaire. Quelle est l'importance relative de ces compartiments ? La microstructure de l'otolithe, au travers de l'épaisseur des incréments journaliers, est souvent utilisée comme indicateur des conditions dans lesquelles les individus ont vécu. Pour exemple, l'évolution de l'épaisseur des incréments sur les otolithes permet de distinguer des individus issus d'élevage et sauvages chez l'alose savoureuse de la Susquehanna (Hendricks *et al.*, 1994). En outre, des événements marquants de la vie des individus peuvent s'inscrire dans la microstructure de l'otolithe (voir 3.3.4.1). Au cours de la dévalaison, y a-t-il des événements marquants ?

4.3.2 Matériel et méthodes

L'étude des otolithes de géniteurs passe par deux étapes :

1/ Repérer les points d'impact de la microsonde qui marquent l'entrée en estuaire et la première sortie en mer associées à la dévalaison.

A partir des seuils avancés au chapitre 3, nous considérerons dans la suite de ce travail que la phase estuarienne est comprise entre la dernière mesure de Sr/Ca inférieure au seuil marquant l'entrée en estuaire et la première mesure supérieure au seuil marquant la sortie en mer.

De façon exceptionnelle, il a pu arriver que quelques valeurs de Sr/Ca soient supérieures au seuil marquant l'entrée en estuaire puis suivies d'un retour à des niveaux inférieurs à ce seuil. Nous n'avons pas considéré qu'il s'agissait d'un changement de milieu.

En lumière transmise, les points d'impact de la microsonde sont difficilement observables, d'où la nécessité de les positionner grâce à une observation des otolithes en épi-illumination à l'objectif x20.

2/ Compter le nombre d'incréments entre ces deux points d'impact

Les stries de chaque otolithe ont ensuite été comptées à l'objectif x1000 (à sec) Leica DMRA2 en lumière transmise, à l'aide du logiciel Image Pro Plus® (Fig. 46) jusque :

- au moment du passage en estuaire, pour estimer l'âge à l'entrée en estuaire
- au moment de la sortie en mer, pour estimer l'âge à la sortie en mer.

Le logiciel Image Pro Plus® permet de marquer la position des stries prises en compte par le lecteur. Cependant, comme pour bon nombre de logiciels de traitement d'image, il ne parvient pas toujours à reconnaître et interpréter automatiquement les incréments d'où l'implication impérative de l'opérateur pour finaliser leur positionnement.

Le patron de croissance de chaque otolithe a également pu être établi par la mesure de l'épaisseur de chaque incrément à l'aide de ce même logiciel (Fig. 46). La précision des mesures est de 5%.

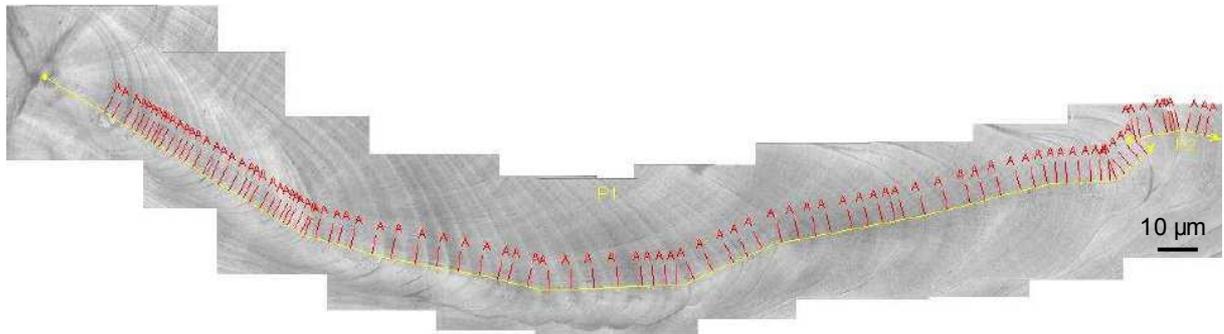


Fig. 46 : Exemple de positionnement et comptage des incréments (marques rouges) jusqu'à la sortie en mer sur un otolithe de géniteur de grande alose (ici, 94 incréments) (logiciel Image Pro Plus).

Un point d'impact de la microsonde a une superficie d'environ $8\mu \times 8\mu = 64\mu^2$. L'épaisseur moyenne d'un incrément calculée dans les compartiments « eau douce » et « estuaire » étant de $4,47 \pm 2,10\mu$ pour la grande alose et $3,20 \pm 1,42\mu$ pour l'alose feinte, la valeur de Sr/Ca mesurée au niveau d'un point d'impact de la microsonde peut donc regrouper plusieurs stries. On a choisi de considérer la strie dont la position est la plus médiane au sein du point d'impact (Fig. 47) pour estimer l'âge associé à la valeur de Sr/Ca mesurée.

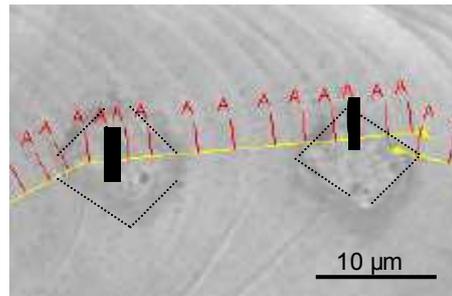


Fig. 47 : Détail de deux points d'impacts de la microsonde sur un otolithe de géniteur d'alose feinte. Les repères noirs marquent la strie choisie pour estimer l'âge des individus associé à la mesure de Sr/Ca. Les pointillés soulignent les contours des points d'impacts de la microsonde.

Avec les paramètres d'analyse choisis, une session d'analyse à la microsonde nécessite environ 8h pour 5 otolithes. De façon à gagner du temps, l'analyse de quelques otolithes a été limitée à la période d'intérêt soit jusqu'à la sortie en mer. Cela concerne 7 aloses feintes et 2 grandes aloses.

4.3.3 Résultats

4.3.3.1 Histoires migratoires des géniteurs

Quelle que soit la cohorte, le rapport Sr/Ca en fonction du temps évolue en trois ou quatre étapes selon les individus (Fig. 48) :

1. Valeurs initiales de Sr/Ca faibles, inférieures au seuil d'entrée en estuaire.
2. Elevation rapide du rapport Sr/Ca jusqu'au niveau du seuil marquant la sortie en mer
3. Stabilisation des valeurs dans le compartiment marin
4. Déclin progressif des valeurs de Sr/Ca (de quelques mois à plusieurs années) à des niveaux correspondants au compartiment estuarien.

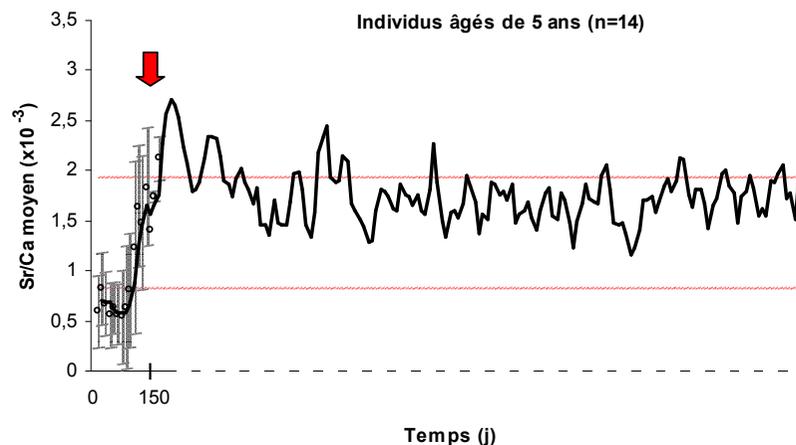
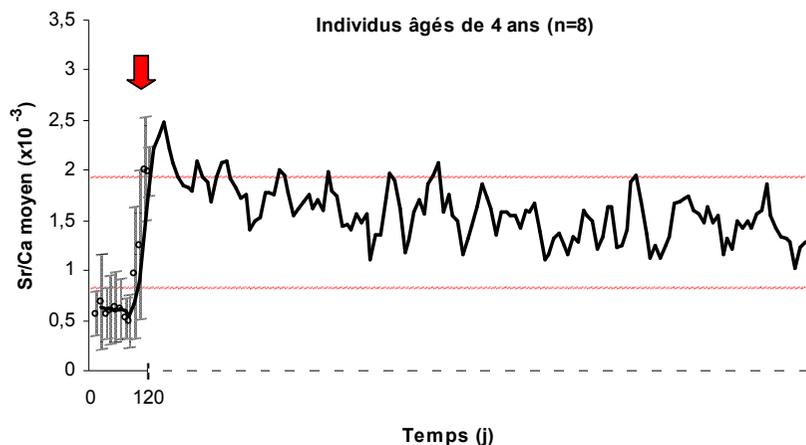
Si l'on considère les profils individuels, la phase de déclin progressif des valeurs de Sr/Ca est visible sur 35% des géniteurs d'alose feinte et 43% des géniteurs de grande alose analysés. Une dérive de l'appareil de mesure ne peut être mise en cause puisque, au sein d'une même session d'analyse, des otolithes présentaient ce déclin et d'autres non.

Une caractérisation des valeurs de Sr/Ca dans les différents compartiments est présentée dans le Tab. 18.

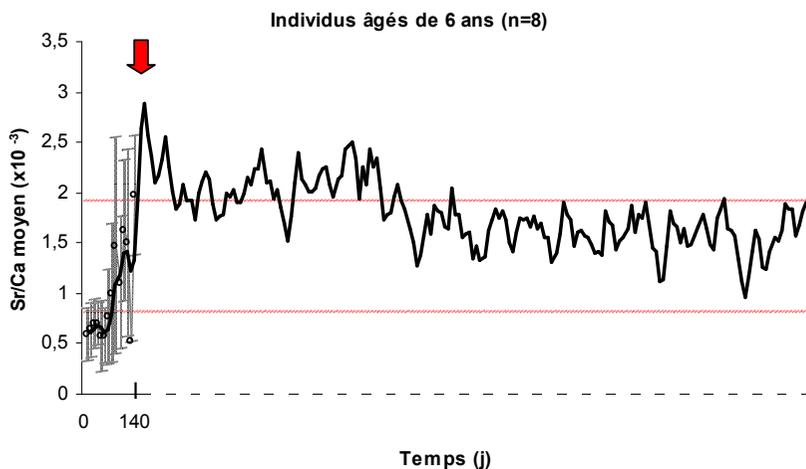
Tab. 18 : Caractérisation des différents compartiments qu'utilisent la grande alose et l'alose feinte au cours de leur vie, à partir des valeurs de Sr/Ca mesurées

	Moyenne	Ecart type	Min.	Max.	N
Grande alose					
Eau douce	0,60	0,32	0,00	1,65	583
Estuaire (bornes exclues)	1,43	0,30	0,82	1,90	35
Après la 1 ^{ère} sortie en mer	1,74	0,50	0,10	3,46	724
Alose feinte					
Eau douce	0,57	0,26	0,00	1,61	297
Estuaire (bornes exclues)	1,25	0,40	0,41	1,96	75
Après la 1 ^{ère} sortie en mer	2,00	0,63	0,31	4,63	1113

Grande alose



a.



c.

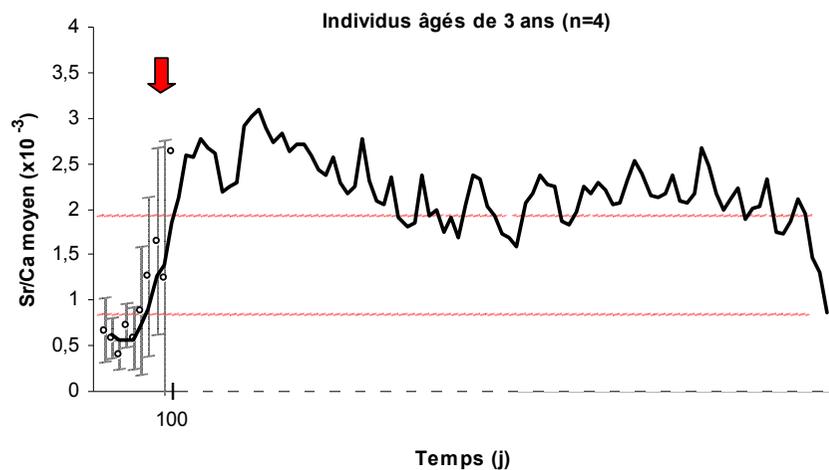
b.

Fig. 48 : Evolution du rapport moyen de Sr/Ca des otolithes de géniteurs de grande alose (a., b., c.) et d'aloise feinte (d., e., f., g.) sur l'ensemble de leur vie, par cohorte.

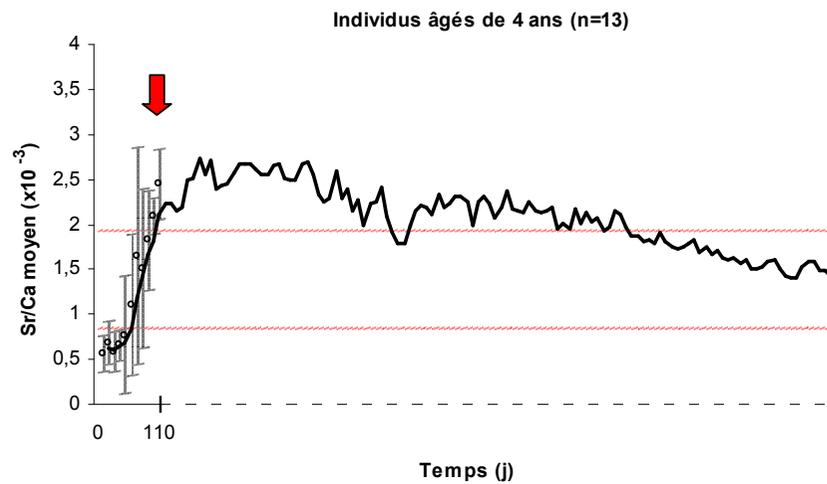
Les valeurs de Sr/Ca sont calculées par période de 10 jours (symboles vides). Un lissage de ces valeurs par calcul des moyennes mobiles sur une période de 31 jours est présenté (courbe en gras).

Les incréments journaliers ont été comptés jusqu'au moment du passage en mer (flèche rouge). Pour cette période, les valeurs de Sr/Ca moyennes sont représentées \pm l'écart type. Au-delà de la sortie en mer, chaque mesure de Sr/Ca est associée à une valeur d'âge estimée en fonction de la distance du point d'analyse par rapport au nucléus. Le trait rouge inférieur indique le seuil de Sr/Ca marquant l'entrée en estuaire ; le trait rouge supérieur indique le seuil de Sr/Ca marquant la sortie en mer .

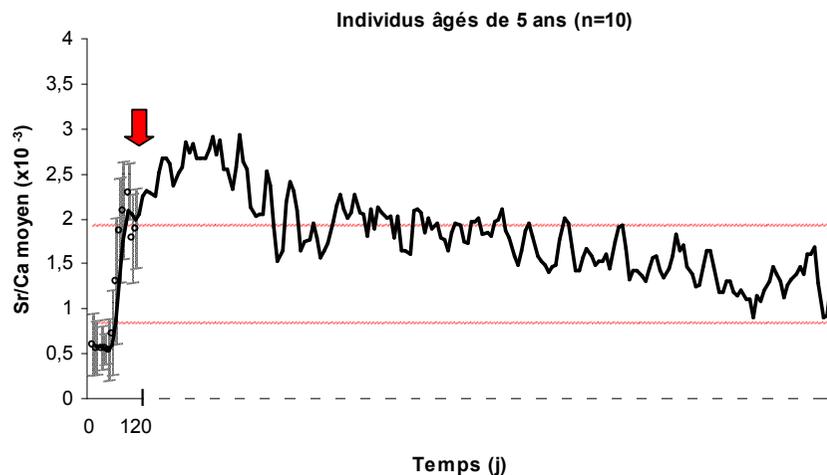
Alose feinte



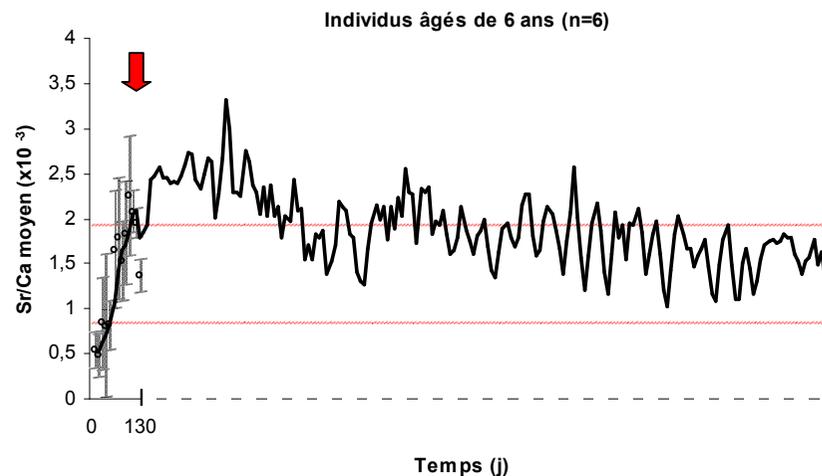
e.



f.



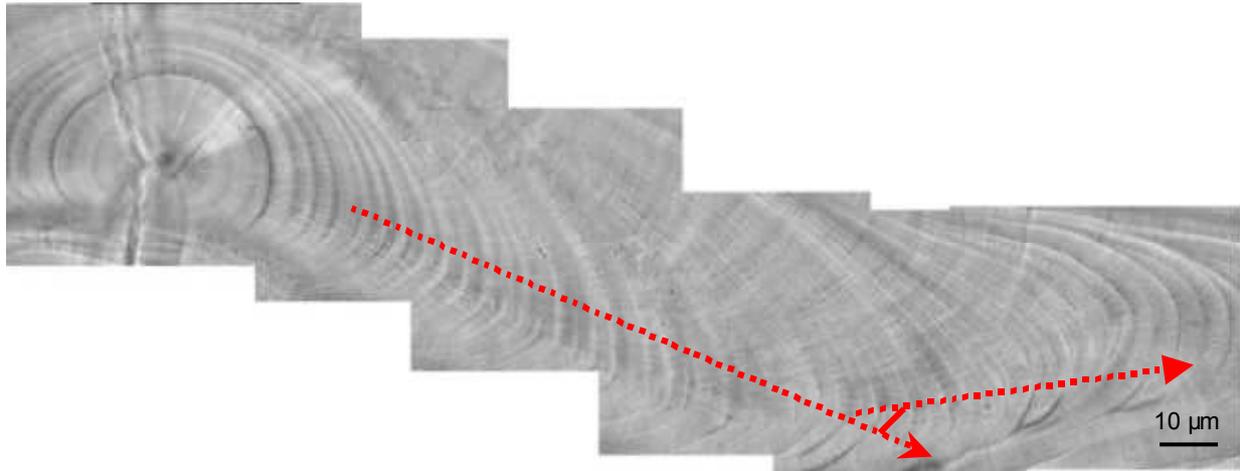
g.



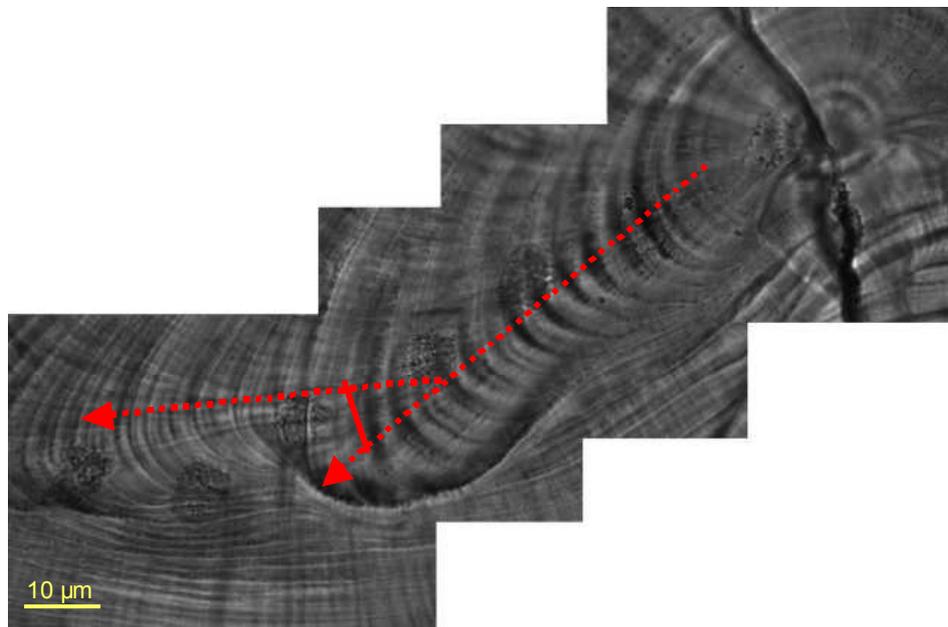
h.

4.3.3.2 Événements marquants dans la vie des individus

Les otolithes de chaque espèce présentent un axe de croissance curvilinéaire. Le premier changement d'axe de croissance est particulièrement notable (Fig. 49a. et b.). Il est situé en moyenne à J25 (± 6) pour la grande alose et J27 (± 6) pour l'aloise feinte. L'angle de changement est généralement plus important pour l'aloise feinte que pour la grande alose (40° en moyenne contre 28°)



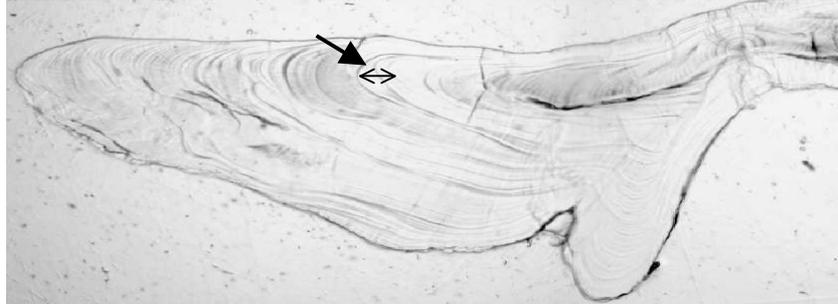
a.



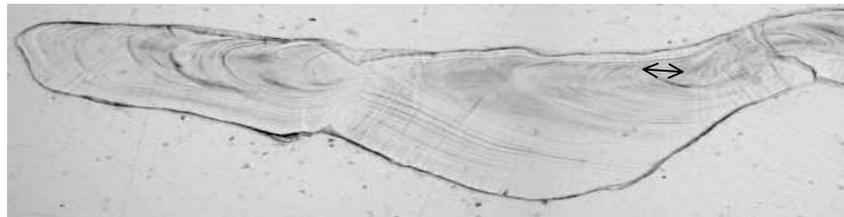
b.

Fig. 49 : Premier changement d'axe de croissance chez la grande alose (a.) et l'aloise feinte (b.). Ici, l'observation est faite sur un géniteur de chaque espèce. Les flèches rouges indiquent le sens de la croissance et le trait rouge, l'angle du changement d'axe.

Les otolithes de grande alose présentent un « check » (une marque supplémentaire qui forme une discontinuité et qui traduit une période de perturbation ou de stress chez le poisson (Campana & Neilson, 1985)) soit à l'entrée en estuaire, au cours de la phase estuarienne ou à la sortie en mer (Fig. 50a.). Au contraire, pour l'alose feinte, aucun check n'est observable au moment des changements de compartiment (Fig. 50b.).



a.



b.

Fig. 50 : Observation d'une discontinuité structurale (flèche noire) au moment de la sortie en mer pour une grande alose (a.). Le séjour en estuaire est indiqué par les doubles flèches. Aucune discontinuité structurale n'est observée chez l'alose feinte (b.). Grossissement x100.

4.3.3.3 Patron de croissance de l'otolithe au cours de la dévalaison

Pour la grande alose, les profils moyens présentés en Fig. 51 sont représentatifs des profils individuels. En eau douce, l'épaisseur des incréments augmente à partir du changement d'axe de croissance, (jusqu'à un facteur x 1,5 pour la cohorte 1998) (Fig. 51). Après une stabilisation sur plusieurs dizaines de jours, l'épaisseur des incréments diminue. Cette diminution intervient au moment où les premiers individus sortent en mer, moment à partir duquel nous avons arrêté l'analyse des incréments. 89% de la croissance de l'otolithe jusqu'au moment du passage en mer est réalisé en eau douce, avec une épaisseur des incréments supérieure à celle de l'estuaire (Tab. 19).

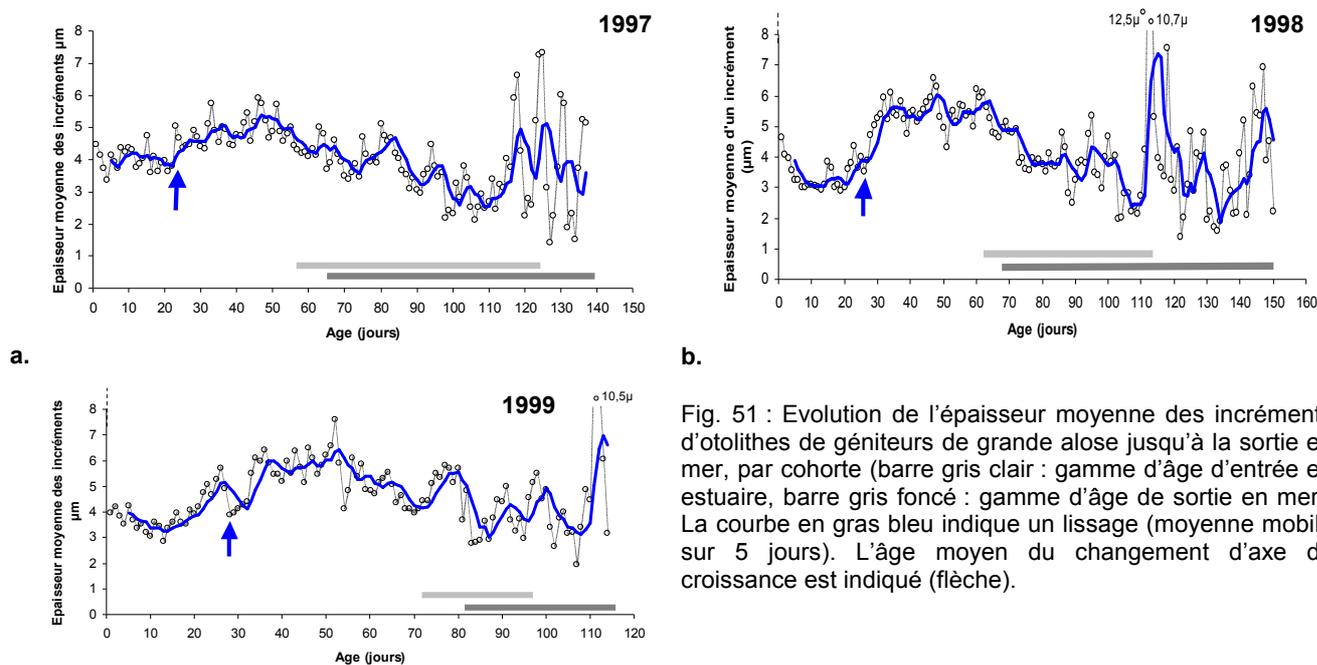


Fig. 51 : Evolution de l'épaisseur moyenne des incréments d'otolithes de géniteurs de grande alose jusqu'à la sortie en mer, par cohorte (barre gris clair : gamme d'âge d'entrée en estuaire, barre gris foncé : gamme d'âge de sortie en mer). La courbe en gras bleu indique un lissage (moyenne mobile sur 5 jours). L'âge moyen du changement d'axe de croissance est indiqué (flèche).

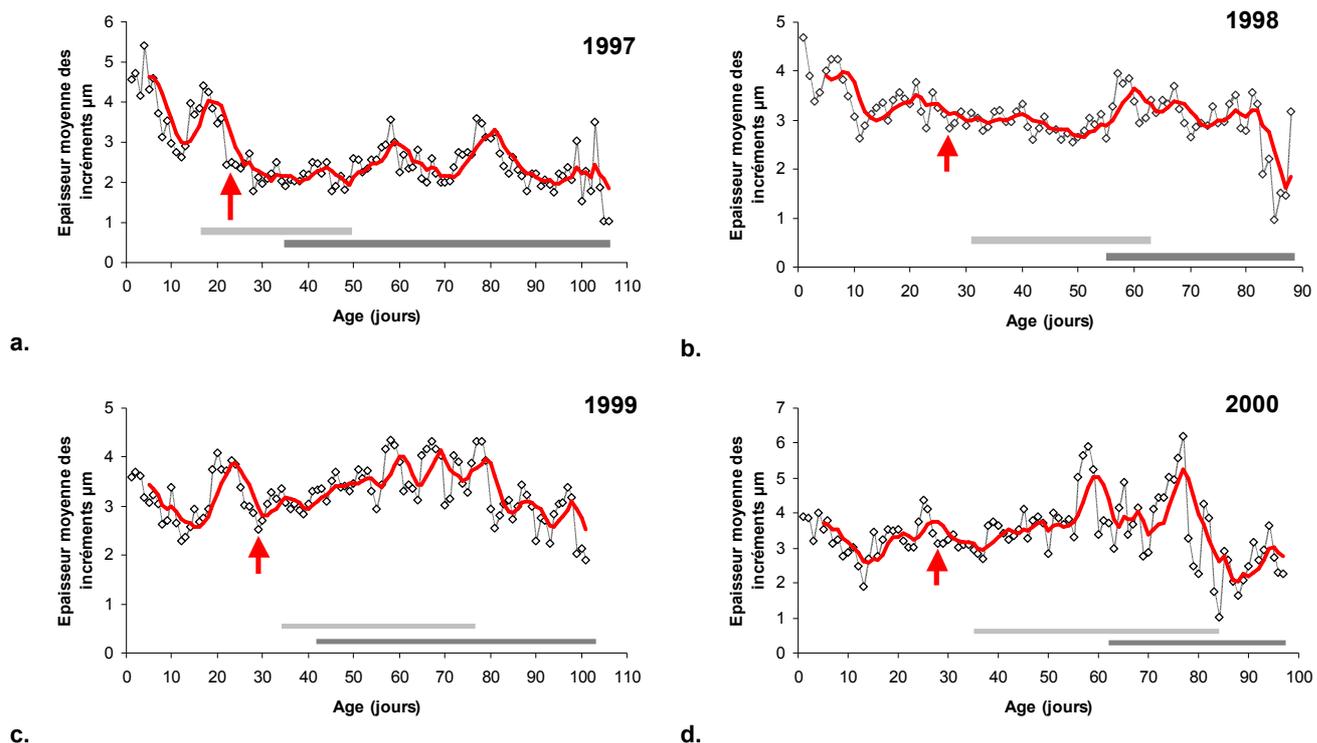


Fig. 52 : Evolution de l'épaisseur moyenne des incréments d'otolithes de géniteurs d'alse feinte jusqu'à la sortie en mer, par cohorte (barre gris clair : gamme d'âge d'entrée en estuaire, barre gris foncé : gamme d'âge de sortie en mer). La courbe en gras rouge indique un lissage (moyenne mobile sur 5 jours). L'âge moyen du changement d'axe de croissance est indiqué (flèche).

Tab. 19 : Epaisseur moyenne des incréments (en μm) pour les compartiments eau douce et estuaire ainsi que le pourcentage de croissance réalisée dans chacun des compartiments jusqu'à la sortie en mer.

	Epaisseur des incréments		% de la croissance	
	Eau douce	Estuaire	En eau douce	En estuaire
Grande alose	4,6 \pm 2,0	3,9 \pm 2,4	89	11
Alose feinte	3,4 \pm 1,4	2,9 \pm 1,4	68	32

Les patrons de croissance de l'otolithe de l'alose feinte diffèrent par rapport à ceux de la grande alose : aucune augmentation notable et stable de l'épaisseur des incréments n'est observée (Fig. 52). Alors que la croissance de l'otolithe se fait essentiellement en eau douce (68%) par rapport à l'estuaire, elle est moindre que pour la grande alose (Tab. 19).

4.3.4 Discussion

4.3.4.1 Interprétation de l'augmentation du Sr/Ca

Comme pour l'alose savoureuse (Limburg, 1995, 2001), nous avons interprété l'augmentation du Sr/Ca comme la sortie en mer des individus.

De brusques changements de rapport Sr/Ca dans l'otolithe peuvent être associés à des changements physiologiques importants. Par exemple, chez l'anguille japonaise et européenne (Arai *et al.*, 1997, 2000) ou la sole *Solea solea* (De Pontual *et al.*, 2000), la transition entre les phases larvaire et juvénile se traduit par une chute rapide et brutale du Sr/Ca. Chez l'alose, cette phase de transition n'est pas très marquée, et elle intervient bien avant l'augmentation du Sr/Ca.

Les profils migratoires des géniteurs indiquent que la valeur de Sr/Ca de l'otolithe marquant la sortie en mer, définie par la validation indirecte, est cohérente. En effet, les valeurs de Sr/Ca sont supérieures à ce seuil (sur une période plus ou moins longue), ce qui implique un séjour des individus dans des zones à caractéristiques encore plus marines que les Pertuis Charentais. En outre, il apparaît également cohérent d'avoir fixé la valeur de Sr/Ca marquant la sortie en mer au même niveau pour les deux espèces, et non à un niveau inférieur pour l'alose feinte.

4.3.4.2 Confrontation des profils Sr/Ca avec les captures en milieu naturel

Remarque sur la représentation des profils Sr/Ca : Au delà de la sortie en mer, un âge arbitraire a été attribué à chaque mesure de Sr/Ca, en fonction de la distance du point d'analyse par rapport au nucléus. Ce type d'approximation présente l'avantage de donner une allure générale du profil représentative de l'ensemble de la vie de l'animal. Cependant, elle induit des artéfacts, particulièrement visible pour les aloses feintes âgées de 6 ans (Fig. 48h.) : les oscillations de Sr/Ca particulièrement marquées vers la fin de la vie des individus ne sont pas représentatives des profils individuels.

Une interprétation globale des profils établis sur toute la vie des individus laisserait croire que chez la grande alose, les individus séjournent en mer un certain temps avant de retourner en estuaire pour y effectuer une bonne partie de leur cycle biologique. Pour l'alose feinte, les individus séjourneraient en mer plus longtemps que la grande alose avant de retourner en estuaire.

L'estuaire de la Gironde est très régulièrement échantillonné : lors des campagnes « TRANSECT » (d'une fréquence mensuelle, ciblées sur les jeunes stades), ou lors de campagnes d'échantillonnage qui ont eu lieu sur l'ensemble de l'estuaire (de la zone oligohaline à polyhaline) destinées à étudier la dévalaison des juvéniles d'esturgeon européen (campagnes « STURAT ») (Rochard *et al.*, 2001) et les réseaux trophiques en estuaire (campagnes « RESTROPH ») (S. Pasquaud, Cemagref, com.pers.), à une fréquence très régulière (pouvant aller jusqu'à deux campagnes par mois).

Pour la grande alose :

En dehors de la période de reproduction, peu de grande alose au stade subadulte ou adulte sont capturées en estuaire. On pourrait donc s'attendre à ce que les profils de Sr/Ca présentent des valeurs au dessus du seuil marquant la sortie en mer tout au long de la vie. La diminution progressive du Sr/Ca observée sur les profils est donc probablement un artéfact lié à l'incorporation du Sr.

Pour l'alose feinte :

Contrairement à la grande alose, les aloses feintes sont rencontrées à toute taille (et donc à tout âge) dans l'estuaire de la Gironde. Les profils de Sr/Ca indiquent qu'après la sortie en mer, les individus passent une bonne partie de leur cycle de vie exclusivement en mer.

Nous pouvons proposer deux hypothèses pour expliquer cette apparente contradiction :

1/ les individus effectuent des va-et-vients entre la mer et l'estuaire. Les retours en estuaire seraient fugaces, d'une durée inférieure à la durée écoulée entre deux points d'analyse, ce qui expliquerait la présence d'individus en estuaire sans que cela soit observé sur les profils.

2/ les individus qui survivent sont ceux qui, une fois sortis en mer, n'effectuent pas de retours ponctuels en estuaire.

Nous penchons plutôt pour la première hypothèse. En effet, la localisation côtière de l'alose feinte (Taverny & Elie, 2001b) facilite les mouvements de va-et-vients entre la mer et l'estuaire. En outre, la validation indirecte du rapport Sr/Ca sur les otolithes d'alose feinte montre des valeurs de Sr/Ca de l'otolithe en estuaire se confondant avec la gamme des valeurs en mer, suggérant ainsi un mélange des deux signaux.

Les profils de Sr/Ca des aloses feintes indiquent que les individus terminent leur cycle biologique exclusivement en estuaire. Au cours des campagnes « STURAT » et « RESTROPH », la densité des individus calculée est inférieure à 1 individu par trait. La remontée migratoire d'alose feinte représente 18t d'individus par an soit de l'ordre de 30 000 individus. Si vraiment 30 000 individus séjournent de façon prolongée dans l'estuaire à la fin de leur cycle biologique, il est clair que la densité des individus capturés lors des différentes campagnes serait supérieure à 1 individu/trait. Comme pour la grande alose, nous suggérons que la diminution progressive du rapport Sr/Ca est un artéfact lié à l'incorporation du Sr.

Une telle diminution du rapport Sr/Ca avec l'âge a été notée sur différentes espèces telles que le « pond smelt » *Hypomesus nipponensis* (Katayama *et al.*, 2000) , le « blue grenadier » *Macruronus novaezelandiae* (Kalish, 1989) ou encore l'alose savoureuse (K. Limburg, Université de Syracuse, Etats-Unis, com.pers. et B. Walther, Woods Hole Oceanographic Institution, Etats-Unis, com.pers.).

Plusieurs facteurs peuvent intervenir dans l'incorporation du Sr dans l'otolithe. L'état de maturité sexuelle est l'un de ses facteurs (Friedland *et al.*, 1998). Chez la grande alose et l'alose feinte, on ne trouve pas d'individus sexuellement matures avant l'âge de 3 ans. Or, la diminution du Sr/Ca peut être observable au bout de quelques mois seulement.

Un changement de régime alimentaire ne peut pas non plus expliquer cette diminution de Sr car, avant même que les individus ne soient sortis en mer, ils adoptent le régime alimentaire qu'ils garderont jusqu'à la fin de leur vie. Certains auteurs ont montré l'influence du taux de croissance sur l'incorporation du Sr (Sadovy & Severin, 1994). Ce paramètre reste à étudier pour les espèces en question.

La température est également un facteur important mais son impact sur l'incorporation du Sr des otolithes est largement controversé. La relation entre l'incorporation du Sr et la température peut être positive (Fowler *et al.*, 1995; Bath *et al.*, 2000), inverse (Radtke *et al.*, 1990; Townsend *et al.*, 1995) ou absente (Kalish, 1989; Chesney *et al.*, 1998; Clarke & Friedland, 2004). Une étude actuellement en cours sur l'alose savoureuse s'attache à comprendre la baisse du Sr/Ca des otolithes au cours du temps par une analyse du rapport Sr/Ca et du rapport isotopique $^{87/86}\text{Sr}$ de l'otolithe. Les premières conclusions privilégient l'hypothèse d'un effet de la température (B. Walther, Woods Hole Oceanographic Institution, Etats-Unis, com.pers.). Il reste à savoir pourquoi certains individus ne présentent pas de déclin du Sr/Ca au cours du temps et pourquoi ce déclin peut intervenir à différents moments de la vie des individus.

Taverny & Elie (2001b) ont mis en évidence une répartition spatiale en mer différente entre les deux espèces : l'alose feinte est plus côtière que la grande alose. En supposant un gradient de Sr/Ca croissant entre le milieu marin côtier et le milieu fortement marin, on aurait pu s'attendre à des rapports Sr/Ca plus élevés pour la grande alose que pour l'alose feinte, ce qui n'est pas le cas. Ces observations suggèrent qu'en milieu marin, l'incorporation du Sr entre les deux espèces est différente. Les mécanismes d'incorporation du Sr dans l'otolithe sont complexes et impliquent le transfert des éléments dans différents compartiments :

Milieu extérieur → Plasma sanguin → Endolymphe → Otolithe (Pontual & Geffen, 2002)

La dernière étape est particulièrement soumise à l'influence des facteurs précédemment cités (Payan *et al.*, 1999). Sako *et al.* (2005) ont montré que deux espèces de Clupéidés *Stolothrissa tanganicae* et *Limnothrissa miodon* sympatriques dans le lac Tanganyika présentent des valeurs de Sr/Ca dans l'otolithe différentes. En outre, le coefficient de distribution du Sr entre l'eau et l'otolithe (indicateur utile de la régulation physiologique de cet élément) peut être différent entre des espèces du même genre (ex. genre *Oncorhynchus*, Zimmerman (2005)).

Ces observations montrent que dans le cas de la grande alose et de l'alose feinte, il faut être particulièrement prudent sur les interprétations des profils Sr/Ca à partir du moment où les individus sortent en mer. Pour interpréter cette partie du cycle biologique, une meilleure compréhension des mécanismes d'incorporation du Sr de ces deux espèces s'impose.

Contrairement aux salmonidés (Kalish, 1990; Bacon *et al.*, 2004) où le rapport Sr/Ca au niveau du nucléus est élevé, en rapport avec la signature marine héritée de la mère (accumulation des réserves vitellines par la mère en milieu marin), les premiers moments de la vie chez les deux espèces d'alose ne sont pas marqués par un rapport Sr/Ca élevé. Nos

résultats rejoignent ceux obtenus sur l'alose savoureuse (Limburg, 1995). On peut penser que ces observations sont à mettre en relation avec le diamètre des œufs (et donc avec la quantité de réserves vitellines), qui varie de 0,72 à 2mm pour la grande alose, les œufs de grande alose étant souvent plus gros que ceux des aloses feintes (Taverny *et al.*, 2000) tandis que pour les Salmonidés, le diamètre des œufs est de 4 à 5 mm (Barnabé, 1991).

4.3.4.3 Les événements marquants de la vie des individus

Le premier changement d'axe de croissance ressemble au phénomène mis en évidence sur les larves de grande alose en milieu expérimental, intervenant un peu plus tard en milieu naturel tout en restant de l'ordre de la vingtaine de jours. Ces observations confirment l'existence d'un événement ontogénique marquant la structure de l'otolithe, que nous avons corrélé au changement de position dans la colonne d'eau (voir 3.3.4.1). Nous pouvons supposer qu'un angle de changement d'axe différent entre les deux espèces traduit un événement plus drastique pour l'alose feinte que pour la grande alose.

En outre, la présence d'un check au moment du changement de compartiment pour la grande alose et son absence pour l'alose feinte laissent penser que les deux espèces ne vivent pas les changements de compartiment de la même manière. Pour l'alose feinte, il ne semble pas suffisamment marquant pour générer une marque sur l'otolithe suggérant que le passage en mer n'est pas perçu comme un changement de compartiment pour cette espèce. Au contraire, pour la grande alose, le changement de compartiment est associé à un événement stressant.

4.4 Modalités du changement de compartiment

4.4.1 Introduction

L'objectif de cette section est de comprendre comment se fait le changement de compartiment pour les deux espèces. Dans ce but, nous avons étudié l'âge à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer (la différence entre les deux marquant la durée du séjour estuarien) ainsi que la taille des individus à ces différents moments. En outre, différents facteurs susceptibles de régir la dévalaison ont été sélectionnés et testés dans cette section, avec pour objectif d'examiner le lien entre ces facteurs et les changements de compartiment des individus. Ces facteurs sont la taille et l'âge des individus, le sexe, l'année de naissance et la rivière de capture.

4.4.2 Matériel et méthodes

Comme indiqué dans la partie 4.3.2, les changements de compartiment sont repérés à l'aide des valeurs de Sr/Ca mesurées le long de l'axe de croissance de l'otolithe. L'âge au changement de compartiment est estimé à partir du nombre d'incréments comptabilisés jusqu'à ce moment. La taille au changement de compartiment est estimée en utilisant une technique de rétrocalcul.

Pour chaque espèce, nous allons tester si la dévalaison dépend de :

- **La taille et de l'âge des individus?**

Ou : les plus jeunes migrants sont-ils de plus grande taille que les migrants plus âgés ? Nous avons arbitrairement choisi d'établir la comparaison à l'âge auquel le premier individu de chaque espèce change de compartiment.

- **Le sexe ?**

Ou : les mâles et les femelles présentent-ils les mêmes caractéristiques migratoires ?

- **L'année de naissance ?**

Ou : les caractéristiques de la dévalaison diffèrent-elles d'une année sur l'autre c'est-à-dire, pour des conditions environnementales différentes ?

- **La rivière de capture ?**

Ou : Les jeunes dévalent-ils de façon différente selon qu'ils proviennent de sites de frayères sur la Dordogne ou sur la Garonne ? Pour que cette question soit pertinente, il faut poser l'hypothèse d'un fort « homing » chez ces espèces (à l'échelle de la rivière d'origine), hypothèse qui reste actuellement à vérifier.

Bon nombre des résultats de cette partie sont présentés sous forme de « boîtes à moustache » (logiciel Systats 10), dont la signification est indiquée en Fig. 53. Les tests statistiques réalisés sont les tests non paramétriques (qui ne reposent pas sur les paramètres des distributions) de Mann et Whitney (cas de comparaisons entre deux échantillons) et de Kruskal Wallis (cas de comparaisons entre plus de deux échantillons) (Scherrer, 1984). En outre, sauf mention contraire, les moyennes dans ce chapitre sont présentées \pm leur écart type.

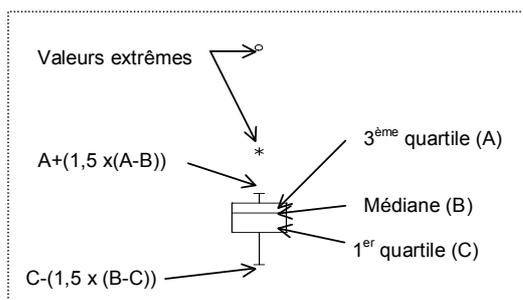


Fig. 53 : Signification des éléments de la « boîte à moustache » (logiciel Systat 10)

4.4.2.1 La dévalaison en fonction de la taille

La taille des individus est comparée pour un âge donné. Estimer une taille à un moment passé de la vie d'un individu implique de recourir au rétrocalcul.

4.4.2.1.1 Principe de rétrocalcul

Le rétrocalcul est défini comme l'estimation de la taille d'un individu à un moment passé, sur la base d'un ensemble de mesures de dimension des pièces calcifiées (otolithe, écaille,...) et de la taille du poisson à un seul instant (généralement celui de la capture) (Francis, 1990).

Le principe de rétrocalcul implique trois hypothèses : *i*) la taille de la marque de croissance est la même que la taille de la pièce calcifiée au moment où cette marque a été formée (cela implique donc qu'il n'y a ni résorption ni dégénération de la pièce calcifiée) *ii*) un rythme de dépôt des marques régulier *iii*) une relation proportionnelle entre la croissance de la pièce calcifiée et la croissance somatique (Francis, 1990; Campana & Jones, 1992; Ombredane & Bagliniere, 1992). Dans le cadre de ce travail, le rétrocalcul a été réalisé à partir de l'otolithe. Les marques de l'otolithe ne changent pas après leur formation, satisfaisant ainsi à la première hypothèse. Pour la seconde, le rythme de dépôt des stries a été validé pour les otolithes de larves de grande alose (voir 3.3). La relation proposée dans

la troisième hypothèse est rarement testée de façon adéquate mais est généralement justifiée sur la base de corrélation empirique entre la taille de l'otolithe et la taille du poisson (Campana, 1990). Dans la recherche d'une taille individuelle de poisson à partir de la taille de l'otolithe, Francis (1990) et Campana & Jones (1992) préconisent de considérer la taille des individus comme la variable dépendante.

Dans cette étude, nous avons travaillé à partir des méthodes dites « proportionnelles », qui tiennent compte des variations individuelles du couple taille de l'otolithe - taille du poisson par rapport à la relation moyenne établie entre ces deux éléments (voir (Campana, 1990; Francis, 1990; Pierce *et al.*, 1996; Sirois *et al.*, 1998; Klumb *et al.*, 1999; Vigliola *et al.*, 2000; Morita & Matsuishi, 2001) pour un aperçu des différentes méthodes existantes). De plus en plus, ces méthodes tentent de tenir compte des effets de la croissance (Reznick *et al.*, 1989; Secor & Dean, 1992) qui peuvent altérer le couplage entre la taille de l'otolithe et la taille des individus.

Parmi les différents modèles de rétrocalcul, nous avons choisi d'utiliser le modèle de Whitney & Carlander (1956) *in* Francis (1990) appelé l'hypothèse de taille du corps proportionnelle (en anglais, BPH : « Body Proportional Hypothesis »). Ce modèle suppose un écart individuel à la moyenne constant tout au long de la vie de l'individu. Par exemple, si, au moment de sa capture, un poisson est 10% plus petit que la moyenne des individus pour une taille d'otolithe donnée, la BPH suppose que ce poisson aura été 10% plus petit que la moyenne des individus pour une taille d'otolithe donnée tout au long de sa vie.

4.4.2.1.2 Mesures effectuées pour le rétrocalcul

Pour les deux espèces, une relation est établie entre la longueur totale des individus par rapport au rayon de l'otolithe. Dans la mesure du possible et de façon à standardiser les mesures, les otolithes gauche ont été traités. Pour certains individus, l'otolithe gauche n'a pu être analysé, d'où l'utilisation de l'otolithe droit.

Les otolithes de chaque individu ont été observés en microscopie optique à l'aide d'un microscope Olympus BX51. Chaque photo d'otolithe a été mesurée (logiciel ImageProPlus®). Les otolithes, présentant en coupe transversale un axe de croissance curvilinéaire, le suivi de cet axe a parfois nécessité plusieurs mesures : une pour les plus jeunes larves, deux pour les larves plus âgées et les juvéniles (Fig. 54), trois pour les subadultes et les adultes (Fig. 55).

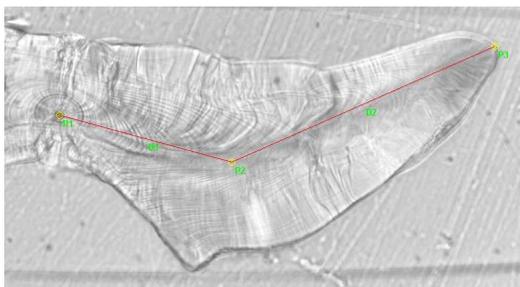


Fig. 54 : Mesure du rayon d'un otolithe de juvénile de grande alose (X200). Deux mesures ont du être effectuées. (Les points jaunes et les caractères verts sur la photo sont des artéfacts d'analyse).

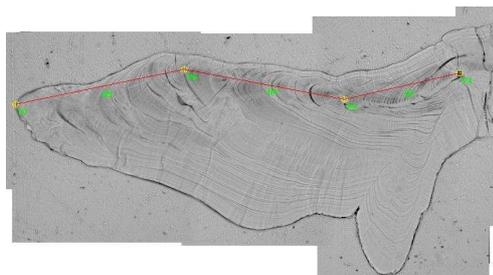


Fig. 55 : Mesure du rayon d'un otolithe de géniteurs d'alse feinte (x200). Trois mesures ont été nécessaires. (Les points jaunes et les caractères verts sont des artéfacts d'analyse).

4.4.2.2 Validité du modèle de rétrocalcul

Pour vérifier que les tailles rétrocalculées sont conformes à la réalité, les tailles des individus à l'entrée et à la sortie de l'estuaire ont été comparées aux valeurs de taille observées en milieu naturel. Les tailles observées en milieu naturel auxquelles nous allons faire référence ici sont issues de différentes sources (Tab. 20).

Tab. 20 : Présentation des lieux et des moments de capture des grandes aloses et des aloses feintes en milieu naturel. Pour la localisation des sites, voir Fig. 17.

Espèce	Stade	Compartiment	Lieu	Date d'observation	Source		
Grande alose	Alosons	Eau douce	Golfech	Fin juillet à fin novembre (1995 à 1997)	Bellariva (1998)		
			Golfech, Tuilières, Picquecos	Fin juillet à mi novembre 2001	Tomás <i>et al.</i> (2005)		
		Estuaire	Golfech, Port Ste Marie	Fin juillet à mi septembre 2002	Buard (2002)		
			CNPEB	Mi août à mi octobre (1985 à 1988)	Taverny (1991)		
	Subadultes et adultes	Mer	Golfe de Gascogne	1986-1989	Taverny & Elie (2001b)		
Alose feinte	Subadultes et adultes	Mer	Pertuis Charentais	Juillet 2003 Septembre 2002 et 2003	Campagnes Cemagref et Ifremer		
			Alosons	Estuaire	En différents points	Juillet à Septembre (1986 à 1988)	Taverny, 1991
			Golfe de Gascogne	1986-1989	(Taverny & Elie, 2001b)		

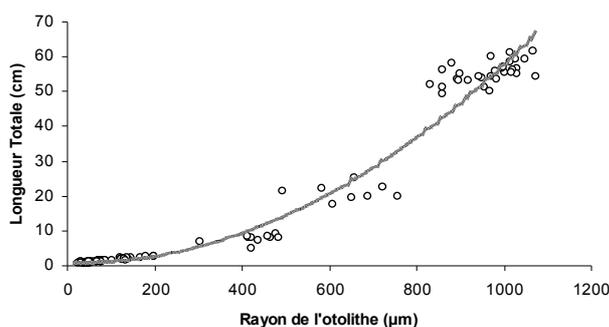
Les caractéristiques d'échantillonnage de ces individus sont décrites dans les différentes sources fournies au Tab. 20, sauf pour les campagnes Ifremer et Cemagref de 2002 et 2003. Pour les campagnes Ifremer, l'engin utilisé était un chalut à perche de 2,9m de largeur, avec un maillage de 20mm. Pour les campagnes Cemagref, il s'agissait d'un chalut deux faces de 13mx3m d'ouverture, 10 mm de maille étirée au cul.

4.4.2.2.1 Modèle de rétrocalcul choisi

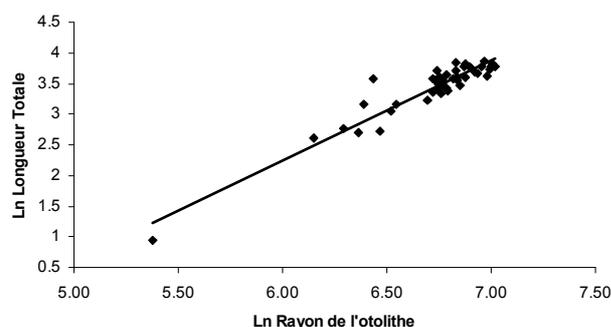
Parmi les différents types de relation testés, la relation taille des individus - rayon de l'otolithe la plus adéquate est allométrique pour les deux espèces : de type quadratique pour la grande alose et de type logarithmique pour l'aloise feinte (Tab. 21). Les droites de régression choisies sont représentées en Fig. 56 a et b.

Tab. 21 : Régressions testées pour représenter la relation longueur totale des individus (Lt) – rayon de l'otolithe (R) pour la grande alose et l'aloise feinte. Ho testée : le coefficient de corrélation =0.

Type de régression	N	Equation	R ²	p
Grande alose				
	105			
Régression linéaire		Lt = 0,0582R - 4,9593	0,93	<0,001
Régression logarithmique		Ln(Lt) = 1.2945 Ln(R) - 5.1933	0,95	<0,001
Régression quadratique		Lt = 6.10⁻⁵R² - 0.0031R + 0.9023	0,97	<0,001
Alose feinte				
	44			
Régression linéaire		Lt = 0,0488 R - 8,6186	0,80	<0,001
Régression logarithmique		Ln Lt = 1,6273 x LnR - 7,5175	0,89	<0,001



a.



b.

Fig. 56 : Régression de la longueur totale des individus sur le rayon des otolithes : types polynomial pour la grande alose (N = 105) (a.) et logarithmique pour l'aloise feinte (N = 44) (b.).

D'après Francis (1990), la formule de rétrocalcul pour chaque espèce sera donc :

$$\text{Pour la grande alose : } Lt_i = \frac{Lt_c(0,9023 - 0,0031R_i + 6.10^{-5} R_i^2)}{(0,9023 - 0,0031R_c + 6.10^{-5} R_c^2)}$$

$$\text{Pour l'alse feinte : } \ln(Lt_i) = 1,6273x \ln\left(\frac{R_i}{R_c}\right) + \ln(Lt_c)$$

avec L_c = Longueur totale à la capture ; L_i = Longueur totale au moment i ; R_c = Rayon de l'otolithe à la capture ; R_i = Rayon de l'otolithe au moment i ; a, b, c et d étant des constantes issues de la régression (taille du poisson) = f(taille de l'otolithe).

4.4.2.2 Estimation du taux de croissance dans les différents compartiments

Les tailles à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer rétrocalculées peuvent être utilisées pour approximer la croissance des individus dans les compartiments « eau douce » et « estuaire ».

Les taux de croissance ont été calculés ainsi :

En estuaire : $(Lt_{S.M} - Lt_{E.E}) / \text{Temps de séjour en estuaire}$

En eau douce : $(Lt_{E.E} - Lt_{\text{éclosion}}) / \text{Temps de séjour en eau douce}$

S.M. signifie sortie en mer et E.E. signifie entrée en estuaire.

10 individus à l'éclosion ont été mesurés. Leur longueur totale moyenne est de 0,86 cm ($\pm 0,40$). Pour l'alse feinte, pour laquelle nous ne disposons d'aucun individu, la taille à l'éclosion est comprise entre 0,4 et 0,9 cm (Arahamian *et al.*, 2003a). Nous avons donc retenu une valeur moyenne à l'éclosion : 0,65 cm.

4.4.3 Résultats

4.4.3.1 Caractérisation de la dévalaison

Pour la grande alose, l'âge à l'entrée en estuaire s'étale de 54 à 124 jours, avec une moyenne de 84 jours (± 15) (Fig. 57a). La sortie en mer se fait en moyenne à l'âge de 97 jours (± 18) avec une gamme d'âge qui s'étend de 63 à 150 jours (Fig. 57c).

Pour l'alse feinte, les individus entrent en estuaire à 46 jours en moyenne (± 17), les extrêmes allant de 7 à 84 jours (Fig. 57a). La gamme d'âge des individus au moment de la sortie en mer est également étendue puisqu'elle va de 34 à 106 jours, avec une moyenne de 71 jours (± 18) (Fig. 57c).

Le temps de séjour en estuaire est d'en moyenne 13 jours (± 6) pour la grande alose et de 25 jours (± 13) pour l'alse feinte (Fig. 57b.). Cette dernière présente une grande

variabilité du temps de séjour en estuaire (de 7 à 57 jours) par rapport à celui de la grande alose (de 4 à 36 jours).

L'âge à l'entrée en estuaire est significativement plus grand pour la grande alose que pour l'alose feinte (test U de Mann et Whitney, $p < 0,001$) (Fig. 57a.). Le séjour en estuaire est significativement plus court pour la grande alose que pour l'alose feinte (test U de Mann et Whitney, $p < 0,001$) (Fig. 57b.) et l'âge à la sortie en mer est significativement plus grand pour la grande alose que pour l'alose feinte (test U de Mann et Whitney, $p < 0,001$) (Fig. 57c.).

La régression entre le temps de séjour en estuaire et l'âge à l'entrée en estuaire (Fig. 58) est significative pour la grande alose (Analyse de variance, $p = 0,031$). Cependant, cette significativité est fortement influencée par la durée de séjour en estuaire d'un individu extrême (36 jours). En excluant cette valeur, la régression n'est plus significative (Analyse de variance, $p = 0,292$). Pour l'alose feinte, cette même régression se situe au seuil de significativité (Analyse de variance, $p = 0,056$).

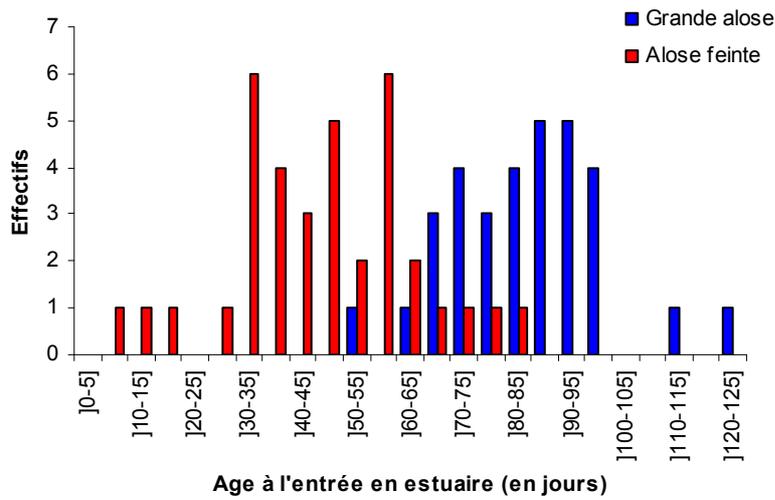
Pour chacune des deux espèces, une entrée en estuaire à un jeune âge n'induit pas une durée du séjour estuarien plus longue. **La durée du séjour estuarien n'est donc pas liée à l'âge auquel les individus entrent en estuaire.**

Pour la grande alose, la taille rétrocalculée des individus à l'entrée de l'estuaire s'étale de 6,1 à 14,4cm avec une moyenne de $9,7\text{cm} \pm 2,3$ (Fig. 59a.). A la sortie en mer, les individus mesurent entre 6,9cm et 18,2cm, la valeur moyenne étant de $12,0\text{cm} \pm 3,1$ (Fig. 59b.).

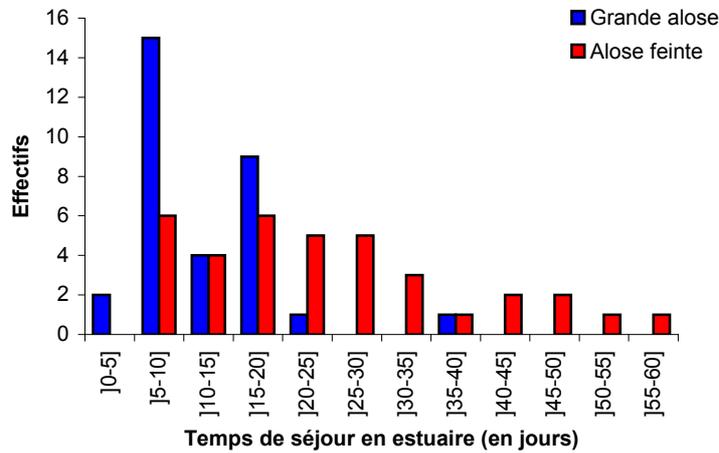
Pour l'alose feinte, la taille rétrocalculée des individus à l'entrée de l'estuaire s'étale de 0,3 à 6,5cm avec une moyenne de $2,6\text{cm} \pm 1,4$ (Fig. 59a.). A la sortie en mer, les individus mesurent entre 1,6cm et 7,6cm, la valeur moyenne étant de $4,4\text{cm} \pm 1,8$ (Fig. 59b.).

D'un point de vue comparatif, la grande alose est significativement plus grande que l'alose feinte à chaque changement de compartiment (entrée en estuaire : test U de Mann et Whitney, $p < 0,001$; sortie en mer : test U de Mann et Whitney, $p < 0,001$).

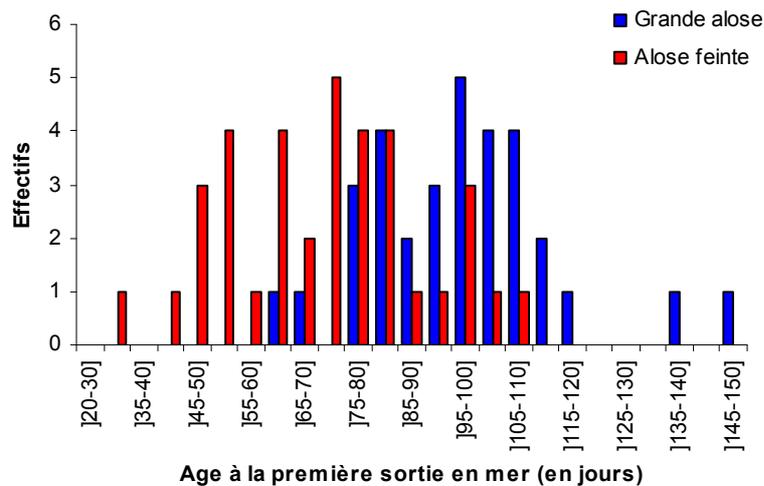
Pour les deux espèces, les taux de croissance calculés varient en fonction du milieu : pour la grande alose, le taux de croissance moyen est de $1,04 (\pm 0,20) \text{mm.j}^{-1}$ en eau douce et de $1,74 (\pm 0,70) \text{mm.j}^{-1}$ en estuaire. Pour l'alose feinte, ces valeurs sont respectivement de $0,38 (\pm 0,23) \text{mm.j}^{-1}$ et de $0,69 (\pm 0,24) \text{mm.j}^{-1}$ (Fig. 60).



a.



b.



c.

Fig. 57 : Age à l'entrée en estuaire (a.), temps de séjour en estuaire (b.) et âge à la première sortie en mer (c.), estimés rétrospectivement à partir des géniteurs de grande alose (N=32) et d'aloise feinte (N=36), toutes années de naissance confondues.

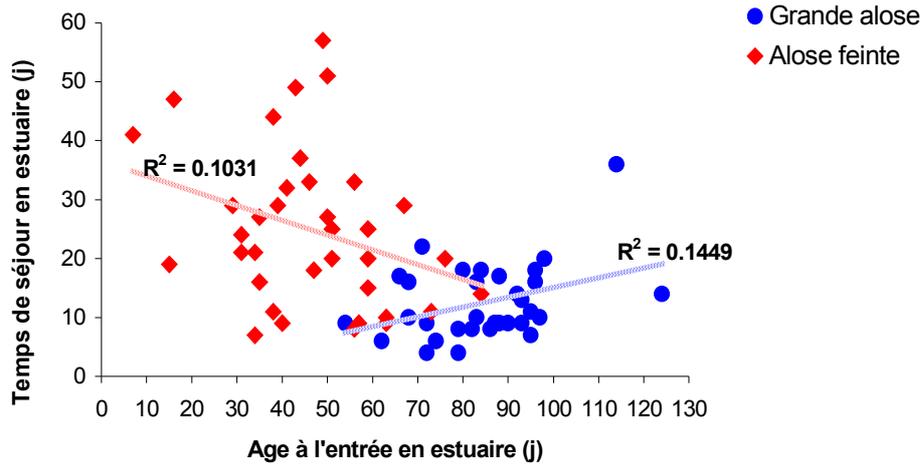


Fig. 58 : Evolution du temps de séjour en estuaire en fonction de l'âge à l'entrée en estuaire, à partir des géniteurs de grande alose (N=32) et d'alose feinte (N=36), toutes années de naissance confondues.

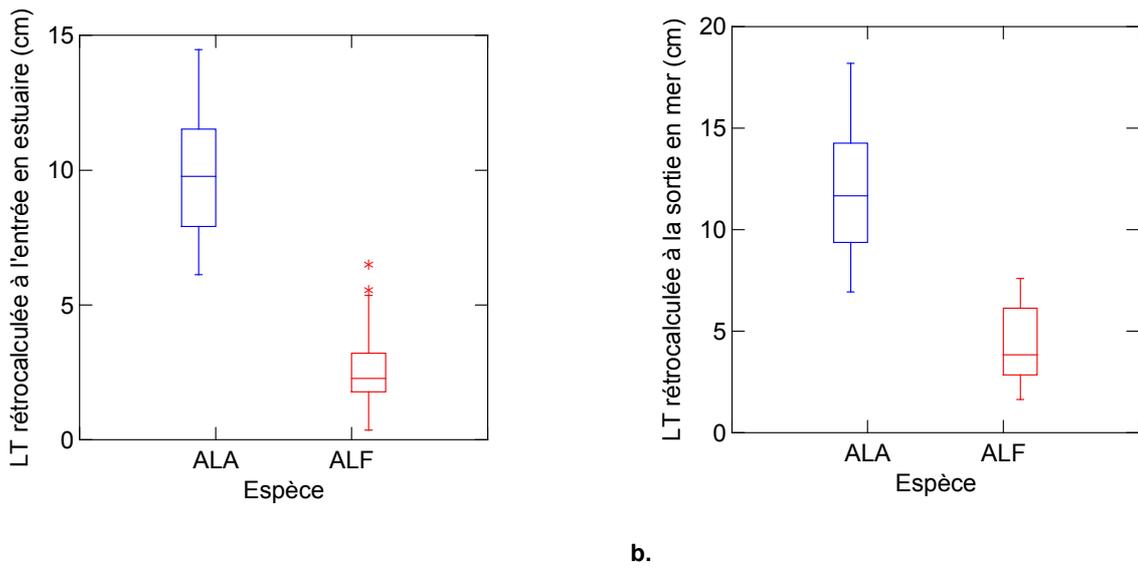


Fig. 59 : Longueur totale rétrocalculée (cm) à l'entrée en estuaire (a.) et à la sortie en mer (b.), à partir des géniteurs de grande alose (notée ALA, N=29) et d'alose feinte (notée ALF, N=33).

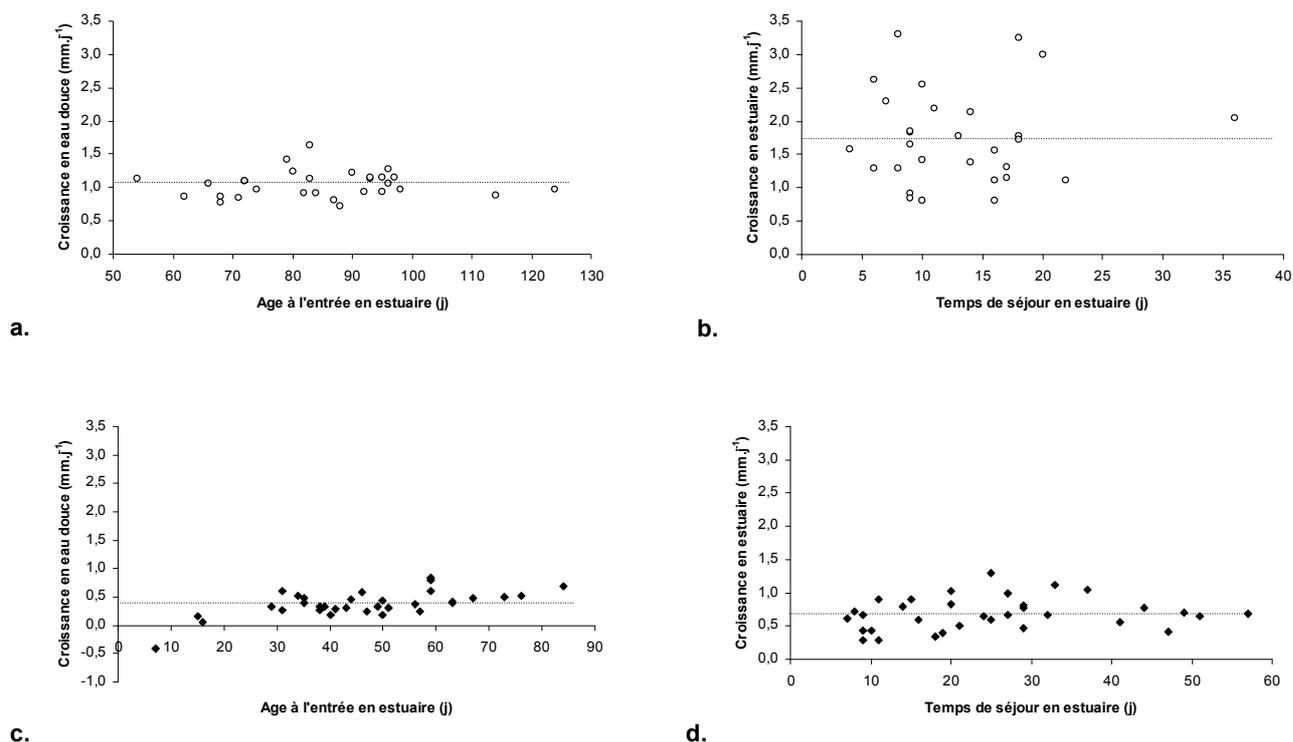


Fig. 60 : Croissances individuelles calculées rétrospectivement en eau douce et en estuaire pour la grande alose (N=29) (a. et b.) et pour l'alse feinte (N=33) (c. et d.). La barre indique la valeur moyenne.

4.4.3.2 Influence de la taille et de l'âge

Pour chaque espèce et au plus jeune âge d'entrée en estuaire (54 jours pour la grande alose et 7 jours pour l'alse feinte), la taille rétrocalculée des individus est comparée entre deux groupes : un premier groupe constitué des individus dont l'âge au changement de compartiment est inférieur ou égal à l'âge médian du changement de compartiment (que l'on notera « jeunes ») et un second groupe constitué des individus dont l'âge au changement de compartiment est supérieur à l'âge médian du changement de compartiment (que l'on notera « plus âgés »).

Suivant ce raisonnement, la taille des individus au plus jeune âge de sortie en mer (63 jours pour la grande alose et 34 jours pour l'alse feinte) est également étudiée.

Pour la grande alose :

A 54 jours, les tailles rétrocalculées du groupe «jeunes » ne sont pas significativement différentes des tailles rétrocalculées du groupe « plus âgés » (test U de Mann et Whitney, $p=0,066$) (Fig. 61.a.). A 63 jours, les tailles rétrocalculées entre ces deux groupes sont significativement différentes (test U de Mann et Whitney, $p=0,006$) (Fig. 61.b.), les plus

jeunes migrants étant de plus grande taille que les migrants plus âgés. La longueur totale moyenne est respectivement de $6,8\text{cm} \pm 1,6$ et de $5,2\text{cm} \pm 1,3$.

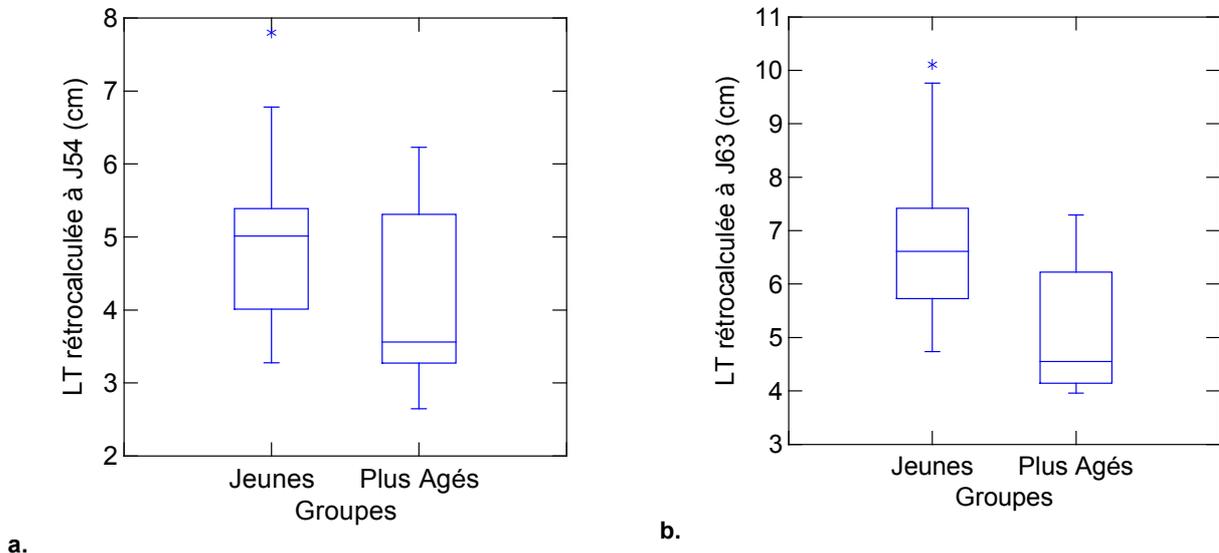


Fig. 61 : Comparaison de la longueur totale LT rétrocalculée (en cm) entre les individus « jeunes » et « plus âgés », à partir des géniteurs de grande alose. Cas a., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu entre en estuaire (« jeunes » : N=15 ; « plus âgés » : N=14). Cas b., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu sort en mer (« jeunes » : N=16 ; « plus âgés » : N=13).

Ainsi, pour la grande alose, l'entrée en estuaire n'est pas taille-dépendante mais, la sortie en mer l'est.

Pour l'aloise feinte :

A 7 jours, les tailles rétrocalculées du groupe des jeunes migrants sont significativement différentes des tailles rétrocalculées du groupe des migrants plus âgés (test U de Mann et Whitney, $p=0,017$) (Fig. 62a.), les plus jeunes migrants étant de plus grande taille que les migrants plus âgés. A 34 jours, les tailles rétrocalculées entre ces deux groupes ne sont pas significativement différentes (test U de Mann et Whitney, $p=0,232$) (Fig. 62b.).

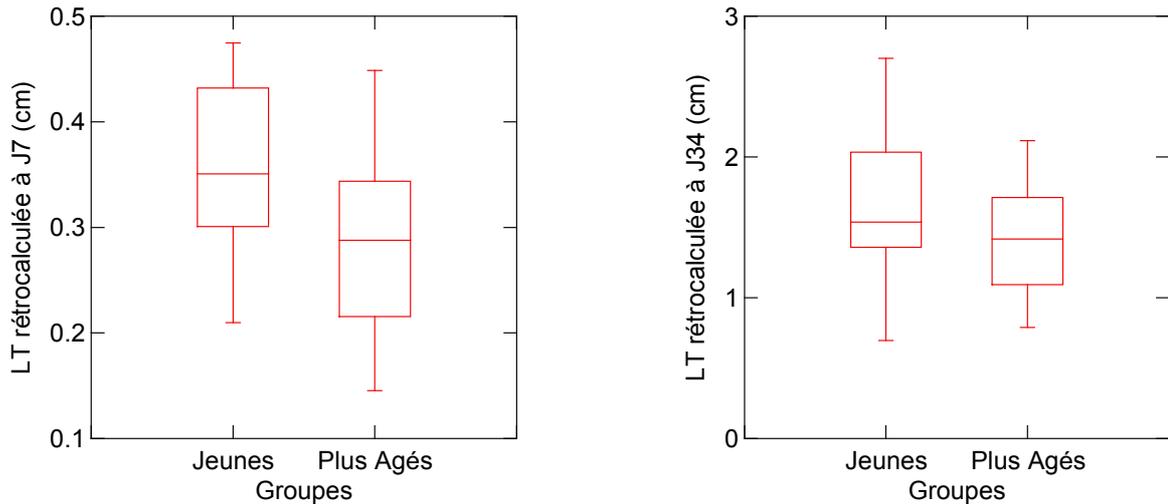


Fig. 62 : Comparaison de la longueur totale LT rétrocalculée (en cm) entre les individus « jeunes » et « plus âgés », à partir des géniteurs d'aloise feinte. Cas a., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu entre en estuaire (« jeunes » : N=17 ; « plus âgés » : N=16). Cas b., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu sort en mer (« jeunes » : N=18 ; « plus âgés » : N=15).

Ainsi, pour l'aloise feinte, l'entrée en estuaire est taille-dépendante mais pas la sortie en mer.

En ce qui concerne l'âge des individus, une gamme d'âge préférentiel pour le changement de milieu semble se dessiner (Fig. 57a. et c.) : l'entrée en estuaire a lieu à un âge compris entre 65 et 100 jours pour 87,5 % des grandes aloses et entre 30 et 60 jours pour 72,2% des aloses feintes (Fig. 57a. et c.). En l'absence d'information sur le moment du changement de milieu, il nous est impossible de pousser plus avant les résultats concernant l'influence de l'âge sur la dévalaison des individus. En effet, prenons le cas par exemple de deux individus d'une même espèce, l'un âgé au moment de la sortie en mer de 100 jours et l'autre de 60 jours. Ces deux individus peuvent très bien avoir changé de compartiment en même temps. Tout dépend de la date de naissance des individus, information que notre approche ne nous permet pas d'avoir directement.

Toutefois, une estimation de la variabilité des facteurs taille et âge donne une idée de l'importance relative de ces facteurs dans le changement de compartiment des individus. A l'entrée en estuaire et à la sortie en mer, chacune des deux espèces présente un coefficient de variation (le rapport entre l'écart type et la moyenne sur l'ensemble des individus de chaque espèce) sur l'âge inférieur à celui sur la taille (Tab. 22). Ces résultats suggèrent une influence de l'âge des individus sur la dévalaison.

Tab. 22 : Coefficient de variation (rapport entre l'écart type et la moyenne) des facteurs âge et taille à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer, pour la grande alose et l'aloise feinte.

	Coefficient de variation	
	Grande alose	Aloise feinte
Entrée en estuaire		
Age	0,17	0,36
Taille	0,23	0,54
Sortie en mer		
Age	0,19	0,25
Taille	0,26	0,42

4.4.3.3 Influence du sexe

Pour la grande alose, l'âge à l'entrée en estuaire, le temps de séjour en estuaire ainsi que l'âge à la sortie en mer ne diffèrent pas significativement en fonction du sexe (Tab. 23a.). La taille rétrocalculée à l'entrée en estuaire est en moyenne de 9 cm pour les deux sexes et n'est pas significativement différente (Tab. 23b.). La taille rétrocalculée à la sortie de l'estuaire est en moyenne de 12 cm et n'est pas non plus significativement différente selon le sexe (Tab. 23b.).

Pour l'aloise feinte, les mêmes conclusions peuvent être tirées : l'âge à l'entrée en estuaire, le temps de séjour en estuaire et l'âge à la sortie en mer ne sont pas significativement différents entre les mâles et les femelles (Tab. 23a.), ni les tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer (Tab. 23b.).

Tab. 23 : Comparaison (en jours) de l'âge à l'entrée en estuaire, du temps de séjour en estuaire et de l'âge à la sortie en mer (a) et des tailles associées en cm (b) entre les mâles et les femelles, pour chaque espèce. Test de Mann et Whitney, au seuil de significativité de 0,05, N : effectifs.

a.						b.					
	Sexe	Moyenne	Ecart-type	N	p		Sexe	Moyenne	Ecart-type	N	p
Age à l'entrée en estuaire (en jours)						Taille à l'entrée en estuaire (en cm)					
Grande alose	F	86	15	16	0,763	Grande alose	F	9,9	2,2	14	0,407
	M	84	15	16			M	9,5	2,4	15	
Aloise feinte	F	45	12	18	0,692	Aloise feinte	F	2,5	1,1	16	0,913
	M	48	21	18			M	2,8	1,7	17	
Temps de séjour en estuaire (en jours)						Taille à la sortie en mer (en jours)					
Grande alose	F	11	4	16	0,218	Grande alose	F	11,8	2,5	14	0,895
	M	14	8	16			M	12,2	3,7	15	
Aloise feinte	F	28	15	18	0,296	Aloise feinte	F	4,4	1,8	16	0,885
	M	22	11	18			M	4,4	2,0	17	
Age à la sortie en mer (en jours)											
Grande alose	F	97	17	16	0,985						
	M	98	20	16							
Aloise feinte	F	73	16	18	0,788						
	M	70	20	18							

4.4.3.4 Influence des conditions environnementales

L'impact des conditions environnementales est vue au travers d'une analyse des caractéristiques de la migration en fonction des différentes cohortes, c'est-à-dire des années de naissance et donc de dévalaison.

Pour rappel, les effectifs associés à chaque cohorte sont indiqués dans le Tab. 17.

Pour la grande alose :

L'âge à l'entrée en estuaire n'est pas significativement différent selon les cohortes (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,281$) (Fig. 63a.), ni le temps de séjour en estuaire (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,684$) (Fig. 63c), ni l'âge à la sortie en mer (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,549$) (Fig. 63e.). En outre, les écart-types sont faibles pour l'âge à l'entrée en estuaire (ils sont compris entre 10 et 22 jours) et pour l'âge à la sortie en mer (compris entre 12 et 23 jours) et très faibles pour le temps de séjour en estuaire (entre 4 et 9 jours).

Les tailles rétrocalculées à l'entrée (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,177$) et à la sortie de l'estuaire (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,188$) ne sont pas significativement différentes selon les cohortes (Fig. 64a. et c.).

Pour l'aloise feinte :

Une différence significative dans l'âge à l'entrée en estuaire a été détectée en prenant en compte l'ensemble des cohortes (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,03$) (Fig. 63b.). Une comparaison des cohortes deux à deux indique que l'âge à l'entrée en estuaire des individus nés en 1997 est significativement plus jeune que celui des autres cohortes (test de Kruskal Wallis, $p < 0,033$ pour chaque comparaison). Aucune différence significative dans le temps de séjour en estuaire (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,162$) et l'âge à la première sortie en mer (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,696$) selon les cohortes n'a été détectée, probablement en relation avec la forte variabilité de ces paramètres pour certaines années (cohortes 1997 et 1999 surtout). Les écart-types sont compris entre 8 et 17 jours pour le temps de séjour en estuaire et entre 9 et 27 jours pour l'âge à la sortie en mer.

La représentation graphique proposée en Fig. 63b et d. suggère une compensation d'un jeune âge à l'entrée en estuaire par un temps de séjour en estuaire plus long et *vice versa*. Pourtant, ce phénomène, étudié lors de l'analyse de la régression linéaire entre ces deux paramètres (Fig. 58), a été écarté. Un possible « effet cohorte » n'est pas à exclure (une cohorte 1997 atypique par rapport aux autres).

Les tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire ne sont pas significativement différentes entre les cohortes 1998, 1999, 2000. Les individus de la cohorte 1997 présentent une plus

petite taille à l'entrée en estuaire (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,05$ pour chaque comparaison) (Fig. 64b.). Les tailles à la sortie en mer ne sont pas significativement différentes en fonction des cohortes (test de Kruskal-Wallis, $p = 0,402$) (Fig. 64d.).

Ainsi, quelle que soit l'année de naissance, les âges à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer chez la grande alose ne sont pas significativement différents. En outre, une très faible variabilité caractérise le temps de séjour en estuaire. Les changements de compartiment se font à une taille comparable d'une année sur l'autre.

Chez l'alose feinte, l'âge à l'entrée en estuaire, l'âge à la sortie en mer et le temps de séjour en estuaire, bien que pas toujours significativement différents, sont variables au sein d'une même année et entre les différentes années de naissance. Les changements de compartiment se font à une taille comparable d'une année sur l'autre, excepté pour l'entrée en estuaire en 1997.

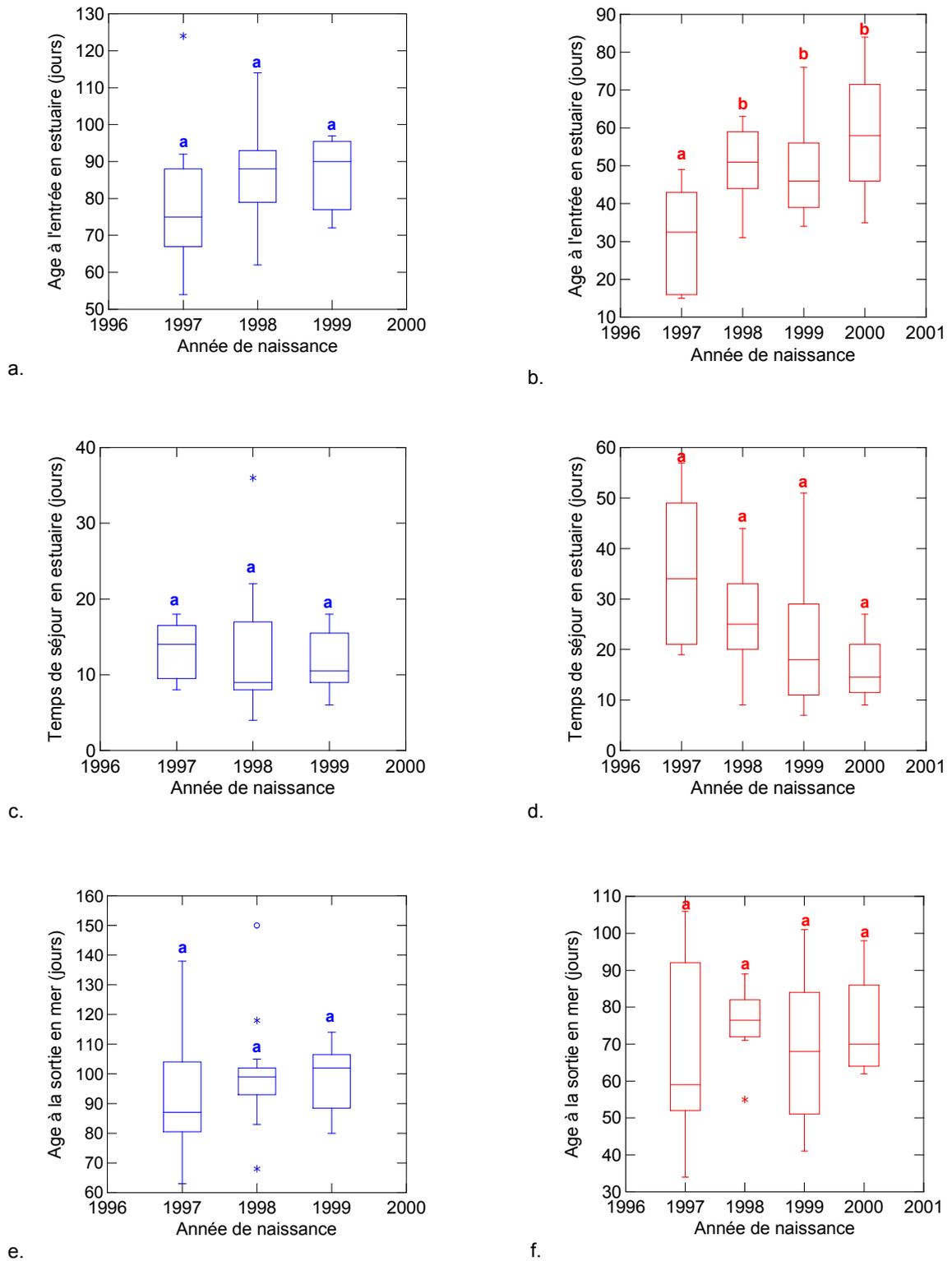


Fig. 63 : Estimation rétrospective de l'âge à l'entrée en estuaire, du temps de séjour en estuaire et de l'âge à la sortie en mer à partir de géniteurs de grande alose (N = 29) (a., c., e.) et de géniteurs d'aloise feinte (N = 33) (b., d., f.) en fonction de l'année de naissance. Sur les figures, les lettres différentes renvoient à des différences significatives entre les cohortes.

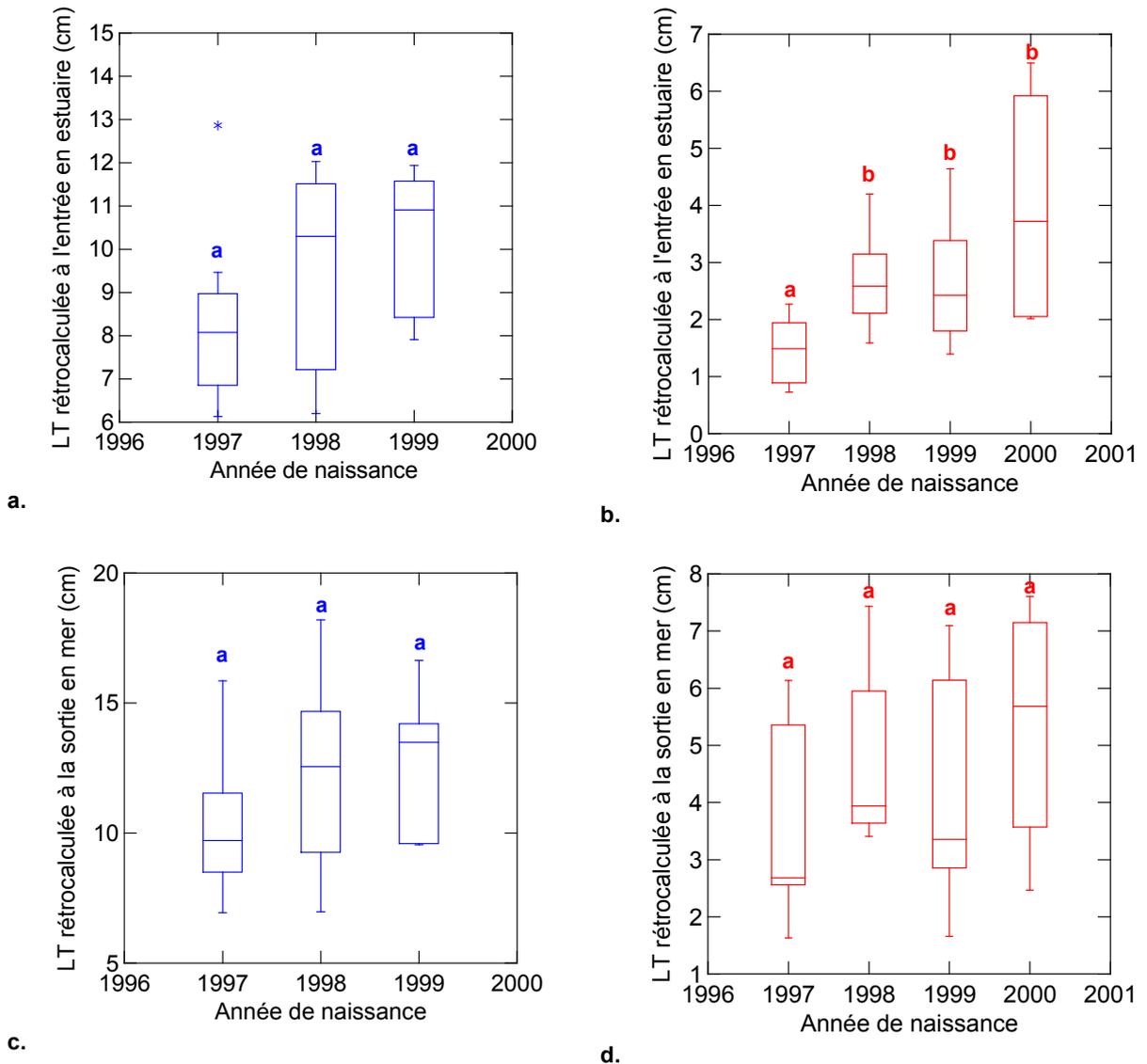


Fig. 64 : Longueur totale rétrocalculée (cm) à l'entrée et à la sortie de l'estuaire pour les grandes aloses (N = 29) (a. et c.) et pour les aloses feintes (N = 33) (b. et d.), en fonction de l'année de naissance.

D'un point de vue comparatif :

A années de dévalaison identiques, et donc à conditions environnementales similaires, les grandes aloses entrent en estuaire à un âge plus avancé que les aloses feintes (test U de Mann et Whitney, $p < 0,001$ pour les trois années) (Fig. 65a.). Les grandes aloses restent significativement moins longtemps en estuaire que les aloses feintes (test U de Mann et Whitney, année 1997 : $p = 0,001$, année 1998 : $p = 0,004$) excepté pour la cohorte 1999 où aucune différence significative n'est détectée (test U de Mann et Whitney, $p = 0,109$) (Fig. 65b.). Enfin, les grandes aloses sortent en mer significativement plus tardivement que les aloses feintes pour les cohortes 1998 et 1999 (test U de Mann et Whitney, année 1998 : $p = 0,001$; année 1999, $p = 0,003$). Pour la cohorte 1997, aucune différence significative n'est

détectée (test U de Mann et Whitney, $p=0,120$) (Fig. 65c.). En outre, pour chaque année, l'aloise feinte présente généralement une plus grande variabilité que la grande alose.

Les différences de caractéristiques migratoires mises en évidence en prenant en compte l'ensemble des cohortes pour les deux espèces (Fig. 57) sont retrouvées lors de l'analyse par cohortes, sauf quelques exceptions où une différence significative n'est pas observée.

Ainsi, les différences de caractéristiques migratoires entre les deux espèces sont généralisables quelle que soit l'année de dévalaison.

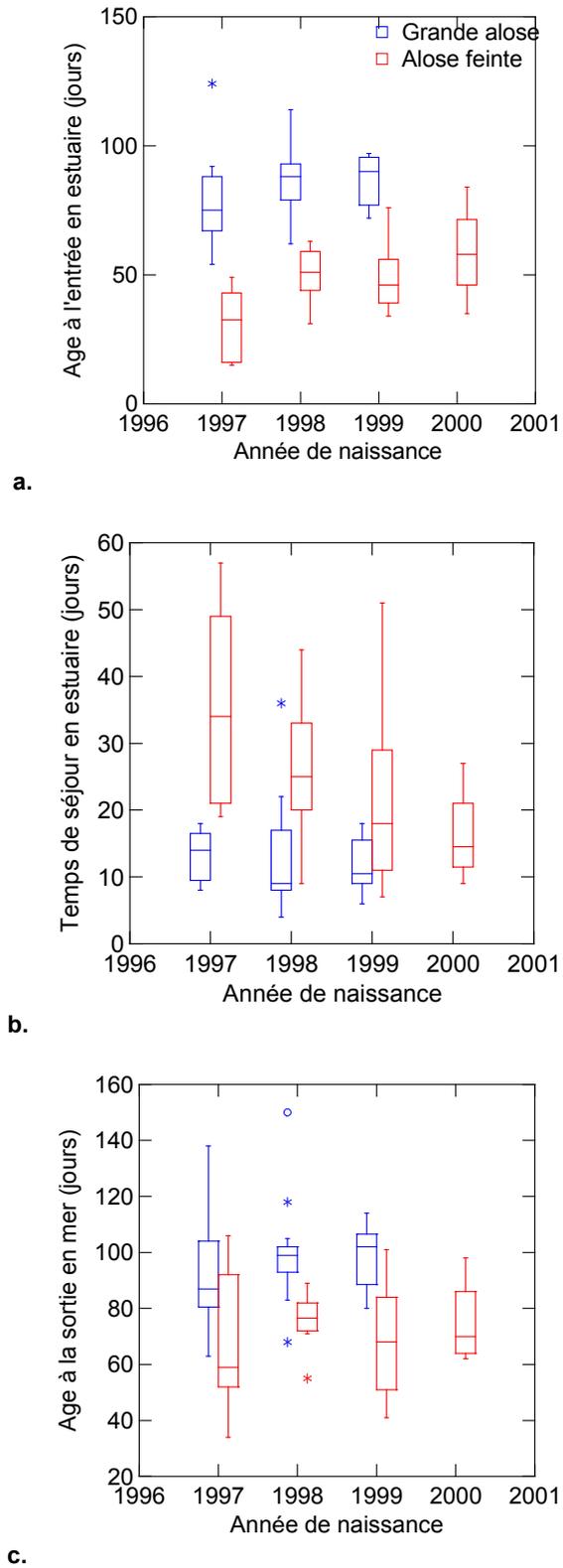


Fig. 65 : Variabilité inter-spécifique de l'âge à l'entrée en estuaire (a.), du temps de séjour en estuaire (b.) et de l'âge à la sortie en mer (c.) à année de naissance égale, chez la grande alose (N = 32, figurée en bleu) et l'aloise feinte (N = 36, figurée en rouge).

4.4.3.5 Influence de la rivière de capture

Pour la grande alose :

L'âge à l'entrée en estuaire, le temps de séjour en estuaire et l'âge à la sortie en mer ne sont pas significativement différents entre les captures réalisées en Dordogne et en Garonne (Tab. 24a.). La même conclusion est déduite de l'analyse des tailles à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer (Tab. 24b.).

Pour l'alse feinte :

L'âge à l'entrée en estuaire, le temps de séjour en estuaire ne sont pas significativement différents entre les captures réalisées en Dordogne et en Garonne (Tab. 24a.). Par contre, les aloses feintes capturées en Dordogne sont sorties en mer significativement plus tard que celles capturées en Garonne (Tab. 24a.). Aucune différence significative dans les tailles à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer n'a été détectée (Tab. 24b.).

Tab. 24 : Comparaison (en jours) de l'âge à l'entrée en estuaire, du temps de séjour en estuaire et de l'âge à la sortie en mer (a) et des tailles associées en cm (b) entre des géniteurs capturés en Dordogne (Dor) et Garonne (Gar), pour chaque espèce. Test de Mann et Whitney, au seuil de significativité de 0,05, N : effectifs.

a.						b.					
	Fleuve	Moyenne	Ecart-type	N	p		Fleuve	Moyenne	Ecart-type	N	p
Age à l'entrée en estuaire (en jours)						Taille à l'entrée en estuaire (en cm)					
Grande alose	Dor	85	12	17	0,748	Grande alose	Dor	9,9	2,4	15	0,631
	Gar	84	17	15		Grande alose	Gar	9,5	2,2	14	
Alose feinte	Dor	51	16	19	0,053	Alose feinte	Dor	2,9	1,5	18	0,181
	Gar	41	16	17		Alose feinte	Gar	2,3	1,3	15	
Temps de séjour en estuaire (en jours)						Taille à la sortie en mer (en cm)					
Grande alose	Dor	13	7	17	0,940	Grande alose	Dor	12,3	3,2	15	0,512
	Gar	12	5	15		Grande alose	Gar	11,7	3,2	14	
Alose feinte	Dor	25	13	19	0,751	Alose feinte	Dor	4,8	1,9	18	0,219
	Gar	24	14	17		Alose feinte	Gar	4,0	1,7	15	
Age à la sortie en mer (en jours)											
Grande alose	Dor	98	17	17	0,806						
	Gar	96	19	15		Alose feinte	Dor	77	18	19	0,035
Alose feinte	Dor	77	18	19		Grande alose	Gar	96	19	15	
	Gar	65	16	17		Alose feinte	Gar	65	16	17	

Ainsi, les caractéristiques de dévalaison ne diffèrent pas selon les fleuves de captures Garonne ou Dordogne, excepté pour l'âge à la sortie en mer pour l'alse feinte.

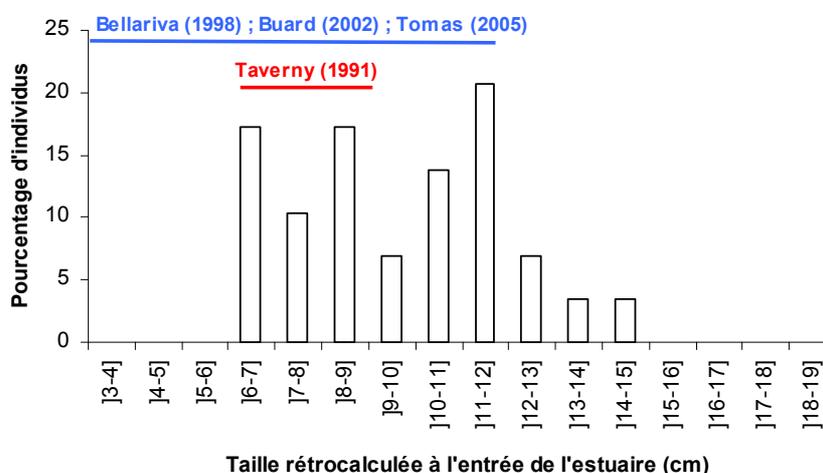
4.4.3.6 Validité du modèle de rétrocalcul

Pour estimer la validité de la méthode de rétrocalcul, les tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer sont comparées aux tailles observées en milieu naturel.

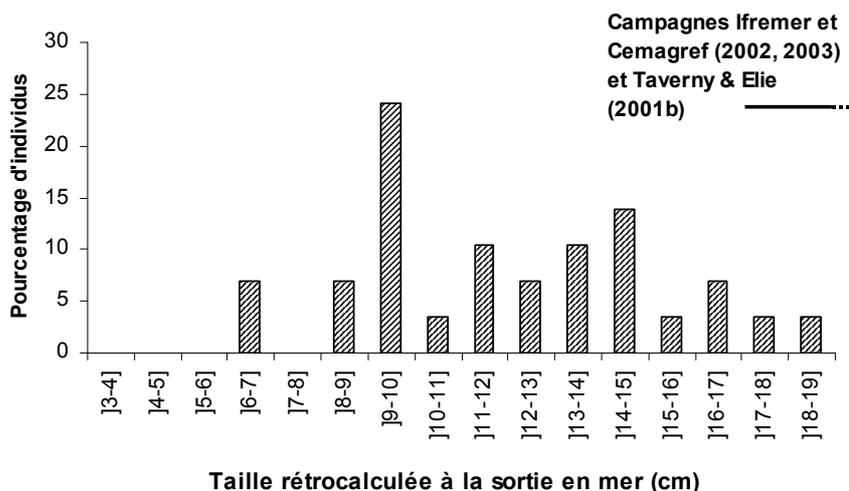
4.4.3.6.1 Cas de la grande alose

Les tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire s'étalent de 6,1 à 14,4 cm, la valeur moyenne étant de 9,7 cm ($\pm 2,3$ cm) (Fig. 66a.), ce qui est conforme aux observations de Taverny (1991), pour laquelle les premières grandes aloses dévalant en estuaire (Août-Septembre) présentent une longueur totale comprise entre 6 et 9 cm. La présence d'individus en eau douce jusqu'au mois d'octobre ou novembre (Bellariva, 1998; Buard, 2002; Tomás *et al.*, 2005) suggère que l'entrée en estuaire peut se faire également à ces mois-là, soit à une taille de plus de 10 cm (Fig. 66a.). Même si la taille maximale rétrocalculée à l'entrée en estuaire (14,4 cm) semble légèrement surestimée, la taille rétrocalculée pour l'entrée en estuaire de la grande alose est en accord avec les observations faites en milieu naturel.

Les tailles rétrocalculées à la sortie en mer sont comprises entre 6,9 cm et 18,2 cm, avec une valeur moyenne de 12,0 cm ($\pm 3,1$)(Fig. 66b.). En comparant les gammes de tailles observées sur les individus capturés dans les Pertuis Charentais (Campagnes Ifremer et Cemagref) ou dans le Golfe de Gascogne (Taverny & Elie, 2001b) dont les tailles minimales observées sont respectivement de 17,5 cm et 17,1 cm, nos valeurs semblent sous-estimées.



a.

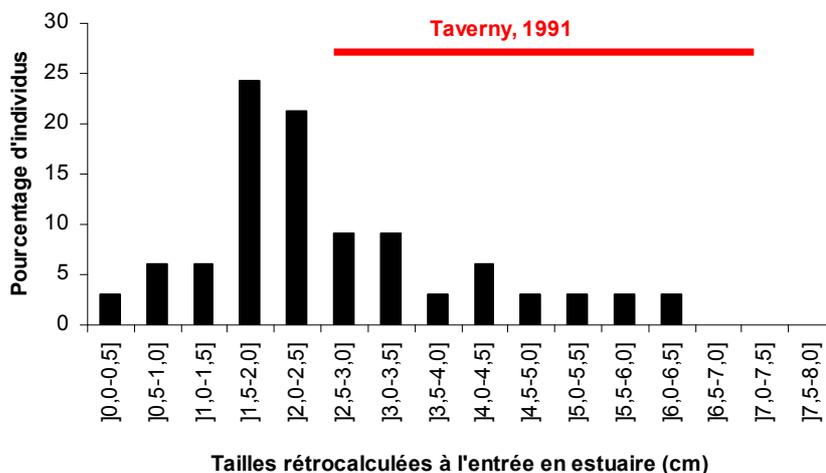


b.

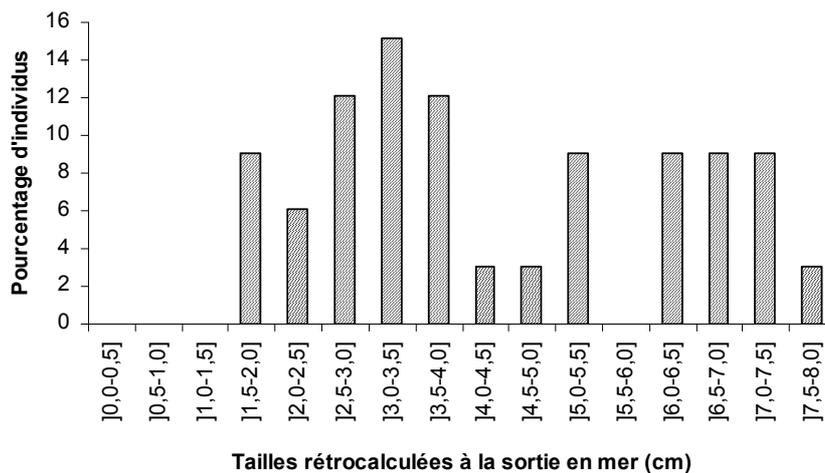
Fig. 66 : Tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire (a.) et à la sortie en mer (b.) à partir de géniteurs de grande alose (N=29), toutes années de naissance confondues. Les traits pleins correspondent aux gammes de tailles observées en milieu naturel : en bleu, pour les observations en eau douce, en rouge pour l'estuaire et en noir pour la mer.

4.4.3.6.2 Cas de l'alose feinte

D'après le modèle de rétrocalcul, l'entrée en estuaire de l'alose feinte se ferait à une taille comprise entre 0,3 et 6,5 cm (valeur moyenne : 2,6 cm ± 1,4) (Fig. 67a.). Les longueurs totales observées en milieu estuarien pour les premiers individus dévalant entre les mois de juillet et septembre sont comprises entre 2,5 et 7,0 cm (Taverny, 1991), mettant ainsi en évidence une sous-estimation des tailles rétrocalculées pour les individus entrant en estuaire. En effet, 60,6% des tailles rétrocalculées sont inférieures à la valeur minimale observée en milieu naturel (Fig. 67a.).



a.



b.

Fig. 67 : Tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire (a.) et à la sortie en mer (b.) à partir de géniteurs d'alse feinte (N=33). Le trait plein rouge correspond aux gammes de tailles observées en milieu naturel estuarien. Les tailles minimales observées en mer sont largement supérieures à la gamme de taille présentée pour la sortie en mer (b.)

La sortie en mer se ferait à une taille comprise entre 1,6 et 7,6 cm (valeur moyenne de 4,4 cm \pm 1,8) (Fig. 67b.), mettant en évidence là encore une sous estimation des tailles. D'une part les plus petits individus à la sortie en mer auraient une taille inférieure à la taille minimale observée en milieu naturel (2,5 cm) et d'autre part, parce qu'en milieu marin, les tailles minimales observées sont de 18,5 cm dans les Pertuis Charentais (campagnes Ifremer et Cemagref) et de 20,1 cm dans le Golfe de Gascogne (Taverny & Elie, 2001b).

4.4.4 Discussion

Même si l'approche rétrospective à partir de géniteurs est soumise à différentes sources d'incertitude (en particulier au niveau de l'estimation d'âge et des tailles rétrocalculées), elle présente le gros avantage, par rapport à un suivi en temps réel de la dévalaison des individus, d'offrir une vision globale et continue de la dévalaison.

4.4.4.1 Le rétrocalcul : validité des tailles rétrocalculées et de la croissance

En ce qui concerne l'entrée en estuaire, les tailles rétrocalculées chez la grande alose sont cohérentes avec les observations en milieu naturel de Taverny (1991) et d'études ultérieures (Bellariva, 1998; Buard, 2002; Tomás *et al.*, 2005). Au contraire, pour l'alse

feinte, les tailles rétrocalculées ont tendance à être sous-estimées. Pour la sortie en estuaire, les tailles rétrocalculées sont probablement sous-estimées pour les deux espèces.

Cette réussite en demi-teinte de la méthode de rétrocalcul est imputable à des difficultés liées au mode de croissance des otolithes (points 1 et 2) et à la qualité des échantillonnages réalisés (points 3 et 4)

(1) L'une des difficultés du rétrocalcul consiste à sélectionner le meilleur axe de mesure : l'angle entre l'axe de mesure et les incréments doit être le même pour chaque incrément. La recommandation usuelle est de suivre préférentiellement un axe de mesure linéaire (Campana, 1992). Or, les otolithes d'aloses en coupe transversale présentent une morphologie complexe, avec un axe de croissance curvilinéaire sur le côté ventral de l'otolithe, côté à partir duquel la validation d'âge a été réalisée. Cette croissance curvilinéaire induit des erreurs dans le rétrocalcul (Campana, 1990).

En outre, l'axe de mesure doit être standardisé quel que soit le stade étudié. Dans le cas des otolithes d'alose, la direction de l'axe de croissance varie avec l'âge des individus. Il devient alors important de pouvoir être sûr que l'axe de mesure choisi pour un stade donné est le même que pour un stade antérieur (Campana, 1992). Certains auteurs (Bach & Chauvelon, 1991; Secor & Dean, 1992; Meekan *et al.*, 1998) préconisent de s'affranchir des problèmes liés à la standardisation de l'axe de lecture en travaillant plutôt à partir de la mesure de l'aire de l'otolithe. L'applicabilité de cette méthode dans notre cas semble tout de même relative. Le problème de la standardisation de l'axe de mesure serait remplacé par la difficulté de construire un modèle à partir de contours.

(2) Le principe de rétrocalcul repose sur la proportionnalité supposée constante entre la croissance somatique et la croissance de l'otolithe. Nos résultats indiquent que, sur le long terme, il existe une corrélation significative entre la taille de l'otolithe et la taille des individus. Cependant, sous l'effet de différents facteurs, cette proportionnalité peut ne pas être valable sur l'ensemble de la vie des individus. Plusieurs études ont montré l'influence du taux de croissance somatique (généralement lié à la disponibilité des ressources trophiques) sur la relation croissance de l'otolithe – croissance de l'individu. L'otolithe, en cas de croissance somatique lente ou nulle, peut continuer à grandir. C'est ainsi que, pour une taille donnée, les individus à croissance somatique lente ou nulle présentent des otolithes de taille relativement plus grande que les individus à croissance somatique plus rapide (Reznick *et al.*, 1989; Secor & Dean, 1989; Baumann *et al.*, 2005). Il a été avancé que la croissance de l'otolithe est finalement plus liée au métabolisme individuel qu'à la croissance somatique (Mosegaard *et al.*, 1988; Wright, 1991; Yamamoto *et al.*, 1998). D'autres travaux ont également montré que la taille relative des otolithes dépend de la température (Mosegaard

et al., 1988; Otterlei *et al.*, 2002). En outre, les changements ontogéniques peuvent également influencer sur la relation taille de l'otolithe – taille de l'individu (Wright *et al.*, 1990) .

(3) L'établissement d'une relation taille de l'otolithe – taille des individus exacte requiert une bonne représentativité des classes d'âge avec un effectif suffisant (Smale & Taylor, 1987). Dans notre cas et pour chacune des deux espèces, les effectifs méritent d'être renforcés, surtout pour les stades juvéniles et subadultes pour les deux espèces et pour la phase larvaire dans le cas de l'alose feinte. On peut penser que la prise en compte de la phase larvaire chez l'alose feinte aurait conduit à un autre type de relation que logarithmique ; peut être une relation de type quadratique, comme pour la grande alose ou d'autres espèces de Clupéidés (Moksness & Wespestad, 1989; Moksness & Fossum, 1992; Pavlov *et al.*, 2000).

A partir de la régression quadratique proposée pour la grande alose et du rayon moyen à l'éclosion, la longueur totale calculée à l'éclosion est de 0,86 cm, soit du même ordre de grandeur que ce qui a pu être mesuré sur les individus à l'éclosion avant congélation (de 0,78 à 0,91cm). Pour l'alose feinte, une vérification de la longueur totale à l'éclosion n'a pu être réalisée en l'absence d'informations sur le rayon de l'otolithe à l'éclosion. Cependant, l'ordonnée à l'origine calculée à partir des régressions est très incohérente ($5,5 \cdot 10^{-4}$ cm).

(4) Il semble que la sous-estimation des tailles rétrocalculées à la sortie de l'estuaire soit un artéfact lié à un biais dans l'échantillonnage des individus en milieu naturel.

Dans la littérature, les tailles des plus jeunes individus dans le golfe de Gascogne concernent des grandes aloses de deux ans, avec des tailles comprises entre 17,1 et 31,0 cm et des aloses feintes de 3 ans dont la taille est comprise entre 20,1 et 39,7 cm (Taverny & Elie, 2001b).

Les campagnes d'échantillonnage réalisées en 2002 et 2003 dans les Pertuis Charentais n'ont pas permis de compléter ce jeu de données par des individus plus jeunes. L'année 2003, très peu d'alosons ont dévalé en estuaire (23 individus capturés sur 420 prélèvements). Etant donné les faibles effectifs impliqués dans la dévalaison en 2003, il apparaît que l'échantillonnage dans les Pertuis Charentais de jeunes de l'année était compromis. En outre, la période d'échantillonnage pour ces campagnes arrive un peu tôt par rapport à la période de dévalaison des individus (Taverny, 1991; Martin Vandembulcke, 1999), surtout pour la grande alose. Enfin, en supposant que nos tailles rétrocalculées soient correctes, les maillages des engins utilisés ne permettent pas de capturer des individus de moins de 10 cm. Dans ce cas, il est impossible de vérifier le rétrocalcul des tailles par rapport à la réalité pour l'alose feinte. Des échantillonnages avec du matériel plus adéquat

(comme les haveneaux) doivent donc être envisagés de façon à échantillonner des individus de petite taille.

Il est donc difficile de statuer précisément sur la conformité des tailles rétrocalculées à la sortie en mer par rapport à ce qui peut être observé en milieu naturel. On peut tout de même suggérer que pour l'alose feinte, la taille rétrocalculée à la sortie en mer est sous-estimée, tout comme la taille à l'entrée de l'estuaire. Pour la grande alose, nous allons considérer que les tailles rétrocalculées à la sortie en mer sont du même ordre de grandeur qu'en milieu naturel, sachant qu'une méthode de pêche mieux adaptée doit être envisagée pour confirmer notre affirmation.

L'analyse de la croissance en eau douce et en estuaire révèle que, pour les deux espèces la croissance des individus est plus forte en estuaire qu'en eau douce, allant à l'encontre de nos observations à partir du patron de croissance des otolithes (Tab. 19).

L'estimation rétrospective de la croissance est entachée de deux types d'erreur (Rice, 1987) :

- Une erreur sur les tailles à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer (discutée ci-dessus).
- Une erreur sur l'intervalle de temps entre les deux moments choisis pour estimer la croissance. Plus l'intervalle de temps est court, plus l'erreur sur l'intervalle de temps est importante, risquant ainsi de donner des valeurs de croissance erronées (Bradford & Geen, 1987).

Les courtes durées associées au séjour estuarien induisent des biais significatifs dans l'estimation de la croissance en estuaire. Pour la grande alose, la croissance rétrocalculée en estuaire est très probablement surestimée.

Le calcul de la croissance des individus par rétrocalcul ne donne pas de résultats vraiment concluants.

4.4.4.2 Bilan de la dévalaison

On note un décalage important entre les données issues de l'analyse populationnelle (Taverny, 1991) et celles issues de l'analyse rétrospective individuelle, avec dans le premier cas des durées de séjour dans les différents compartiments supérieures à nos estimations, surtout pour le temps de séjour en estuaire. Nos résultats sont du même ordre de grandeur que ceux mis en évidence par Limburg (2001) sur l'alose savoureuse où l'âge à la sortie en mer se situe essentiellement à 57 et 119 jours.

Parmi les facteurs « internes » testés, le facteur taille est important dans la dévalaison des individus, rejoignant les observations faites sur d'autres espèces telles que l'alose savoureuse (Limburg, 1996) et l'alose tyran (Deegan, 1990) chez les Clupéidés, ou l'omble chevalier (Svenning *et al.*, 1992), la truite et le saumon atlantique (Økland *et al.*, 1993) chez les Salmonidés. Même si la valeur absolue des tailles rétrocalculées pour l'alose feinte est à mettre en doute, l'ordre de grandeur de ces valeurs est représentatif. Les mesures d'otolithe ont été réalisées suivant le même protocole pour chaque otolithe. Ainsi, les différences de taille observées entre les groupes de jeunes migrants et de migrants plus âgés pour l'alose feinte ne sont pas remises en cause. Au delà des aspects méthodologiques et des incertitudes liées au rétrocalcul, la sortie en mer pour l'alose feinte est soit dépendante d'autres facteurs que la taille, soit ne nécessite pas pour cette espèce l'atteinte d'une taille minimale avant le changement de milieu.

Jusqu'à maintenant, l'hypothèse d'une dévalaison des alosons en fonction de la taille a été suggérée pour l'alose feinte par Aprahamian (1988) et Taverny (1991) et pour la grande alose par Cassou-Leins & Cassou-Leins (1981). D'autres travaux, ceux de Taverny (1991) et Bellariva (1998), n'ont pas conclu à une taille dépendance de la dévalaison des juvéniles de grande alose, probablement à cause de l'absence d'information concernant l'âge des individus.

Parmi les différents facteurs invoqués pour expliquer l'importance de la taille des individus dans la migration (voir 1.1.4 pour une revue), l'adaptation à la salinité semble peu pertinente chez l'alose. D'après Leguen *et al.* (2006), des individus âgés de 18 jours (soit à une taille moyenne de 1,5cm) peuvent supporter des salinités de 25‰ correspondant à une salinité estuarienne. Pourtant, les différentes campagnes de pêche menées dans l'estuaire de la Gironde n'ont jamais mis en évidence de grande alose de si petite taille. Des observations comparables ont été réalisées sur l'alose savoureuse : même si les individus âgés d'environ un mois sont capables de supporter des salinités marines (Zydlewski & McCormick, 1997), des individus de cet âge ne sont pas rencontrés dans la partie aval de l'estuaire de l'Hudson (Limburg, 1996).

Limburg (1996) a montré, par un suivi intensif de la dévalaison des juvéniles d'alose savoureuse dans l'Hudson que, pour un moment donné, les individus en amont étaient généralement plus jeunes et de plus petite taille que les individus en aval, mettant ainsi en évidence une dévalaison des juvéniles aussi bien taille que âge-dépendante. Dans notre cas, la variabilité de l'âge relativement faible indique que les changements de compartiment se font sur une gamme d'âge restreinte mais, notre approche ne nous permet pas d'aller plus loin dans l'étude d'une hypothèse d'âge-dépendance à la dévalaison.

Les caractéristiques de dévalaison étudiées ici ne diffèrent pas en fonction du sexe, quelle que soit l'espèce. Ces résultats impliquent que pour la grande alose et l'alose feinte, les différences de croissance entre les mâles et les femelles observées au stade adulte ne sont pas encore détectables au stade juvénile. Les différences se creusent donc en milieu marin.

4.4.4.3 Importance des différents compartiments dans la dévalaison

L'âge à l'entrée en estuaire donne le temps que les individus ont passé en eau douce. En considérant les vitesses de courant en eau douce (de l'ordre de $0,5\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ pour la Dordogne et $1\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ pour la Garonne (Elie, 1997)) et en supposant aucun obstacle à la dévalaison, les individus mettraient deux jours au plus avant d'atteindre l'estuaire. En outre, si on suppose un homing fort pour les deux espèces, les géniteurs capturés en Garonne ou en Dordogne ont dévalé sur ces mêmes fleuves à l'état de juvéniles. Aucune différence significative de temps de séjour en eau douce n'a été observée quel que soit le fleuve d'origine alors que les caractéristiques hydrodynamiques des deux fleuves diffèrent (notamment les débits). Les jeunes aloses restent donc en eau douce de façon « volontaire » et ne présentent pas un comportement de dévalaison passif. Pour la grande alose, le séjour en eau douce peut être relié à une exploitation maximale de ce compartiment, le pourcentage relatif de la croissance de l'otolithe qui y est réalisé (jusqu'au moment de la sortie en mer) impliquant des conditions de vie favorables aux individus. De plus, l'entrée en estuaire n'est pas régie par l'atteinte d'une taille minimale. Pour l'alose feinte, ce compartiment ne revêt pas la même importance. Le pourcentage relatif de croissance de l'otolithe réalisé y est moindre que pour la grande alose et l'entrée en estuaire est taille-dépendante, ce qui suggère que les individus quittent ce milieu dès qu'ils ont les capacités d'en changer. Il faut noter que, pour cette espèce, la moindre durée du séjour en eau douce pour les individus de la cohorte 1997 peut être mise

en relation avec une diminution des températures en eau douce de 23° à 15°C au cours de la deuxième quinzaine du mois de juin 1997 (Données MIGADO), qui aurait initié une dévalaison plus précoce des individus.

La différence de temps de séjour en eau douce entre les deux espèces est également en relation avec la position des sites de frayères, plus amont pour la grande alose que pour l'alose feinte (Fig. 12). Pour la grande alose, se pose le problème des barrages érigés sur les cours d'eau. Alors que bon nombre de dispositifs de franchissement ont été mis en place pour les migrations d'individus vers l'amont, très peu facilitent la dévalaison des juvéniles (Croze & Larinier, 1999; Larinier & Travade, 1999).

En estuaire, le milieu est également vu différemment entre les deux espèces. Nous avons observé chez la grande alose une faible variabilité du temps de séjour en estuaire quelle que soit l'année de dévalaison, suggérant une contrainte particulière sur ce compartiment. Pour l'alose feinte, les variabilités de temps de séjour en estuaire impliquent qu'une telle contrainte n'existe pas.

4.4.4.4 Dévalaison et contrainte interne chez la grande alose

Au cours des années de dévalaison étudiées ici, les juvéniles de grande alose entrent en estuaire à différents âges (allant de 54 à 124 jours pour les extrêmes). Pourtant, quelle que soit l'année de dévalaison (donc, pour des conditions environnementales différentes), le temps de séjour en estuaire pour la grande alose est peu variable et est de 13 jours en moyenne. Cela suggère une contrainte sur la durée de la migration en estuaire interne aux individus.

D'autres espèces présentent des caractéristiques de dévalaison qui dépendent à la fois des caractéristiques environnementales et internes aux individus. Par exemple, chez le saumon atlantique, il existe une fenêtre physiologique au cours de laquelle les individus sont aptes à passer en mer. Au-delà de cette fenêtre, les individus perdent leur capacité de tolérance à la salinité (McCormick *et al.*, 1998). L'importance de l'état physiologique à la dévalaison sur la survie des individus est également mise en évidence par la corrélation entre le pourcentage de retour et la condition physiologique d'individus issus d'élevage au moment du lâcher (Beckman *et al.*, 1999). Chez l'alose savoureuse, Zydlewski *et al.* (2003) montrent expérimentalement qu'une sortie en mer tardive dans la saison (début novembre) implique une perturbation osmotique beaucoup plus importante et donc, plus difficile à gérer pour les individus, qu'une sortie en mer plus tôt dans la saison.

Pour la grande alose, l'interprétation de la contrainte interne est sujette à discussion. Comme pour le saumon atlantique ou les travaux de Zydlewski *et al.* (2003) sur l'alose savoureuse, on peut penser à une contrainte physiologique qui resterait à clarifier. En outre, cette durée en estuaire rappelle la périodicité du phénomène de marée (14-15 jours). On peut se demander si les grandes aloses présentent un comportement particulier vis-à-vis du cycle tidal ou non. Cela mériterait de s'intéresser au comportement de nage des aloses par rapport aux courants.

4.4.4.5 Dévalaison et « fenêtre environnementale optimale »

4.4.4.5.1 Mise en évidence d'une période de présence favorable en estuaire

Les caractéristiques de dévalaison mises en évidence de façon rétrospective permettent de définir une période de présence en estuaire théoriquement favorable à la survie des individus et à leur retour quelques années plus tard au stade géniteur.

Les bornes inférieures et supérieures d'entrée en estuaire sont définies par l'âge moyen à l'entrée en estuaire (\pm deux fois l'écart type) pour des individus nés au début et à la fin de la période de reproduction. A ces bornes, est ajouté le temps de séjour en estuaire moyen (\pm deux fois l'écart type) permettant ainsi de définir les bornes inférieures et supérieures de sortie en mer. En combinant les informations sur la période d'entrée en estuaire et celle de sortie en mer, une période de présence théorique en estuaire peut être définie (Fig. 68a. et b.).

Pour la grande alose, la période de présence théorique en estuaire va de début juillet à fin décembre (Fig. 68a.). Pour l'alose feinte, cette période s'étend de mi-mai à mi-novembre (Fig. 68b.).

Les suivis d'alosons en estuaire au cours de différentes années d'échantillonnage (Taverny, 1991; Castelnaud *et al.*, 1998; Castelnaud *et al.*, 1999; Martin Vandembulcke, 1999; Castelnaud *et al.*, 2000; Castelnaud *et al.*, 2001a) indiquent la présence de juvéniles en dehors de cette fenêtre théorique. Ces alosons présentent donc des caractéristiques migratoires différentes de celles trouvées par analyse rétrospective. On peut avancer que les tactiques de ces individus n'ont pas été favorables à leur survie.

Une alternative serait de dire que les individus présents en estuaire au-delà de la fenêtre théorique sont des individus qui ont effectué une première sortie en mer et sont retournés en estuaire juste après. Sachant que le phénomène de retour en estuaire est limité pour la

grande alose, nous ne retiendrons pas cette alternative pour cette espèce. Pour l'alose feinte, la question de savoir quel pourcentage de juvéniles effectue des retours en estuaire reste à élucider. Nous retiendrons deux cas : *i)* si les individus observés en estuaire en dehors de la période de présence théorique sont des individus qui effectuent des retours en estuaire, on ne peut pas parler de tactique défavorable *ii)* si ce sont des individus qui sont restés en estuaire, il s'agit de tactique non favorable à leur survie.

Pour la grande alose, on peut noter le pic d'abondance en estuaire de la cohorte 1987, situé en dehors de la fenêtre environnementale théorique, suggérant ainsi un retour moindre des individus 5 ans plus tard à l'état de géniteurs. L'abondance de juvéniles de la cohorte 1987 n'est que légèrement inférieure à l'abondance moyenne calculée sur la période 1979-1996 (abondance moyenne : $2,65 \pm 2,16$ millions de juvéniles ; abondance de la cohorte 1987 : 2,32 (Martin Vandembulcke, 1999)). Effectivement, l'évolution des captures totales de géniteurs indique une baisse des effectifs sur la période 1992-1993 (Fig. 69).

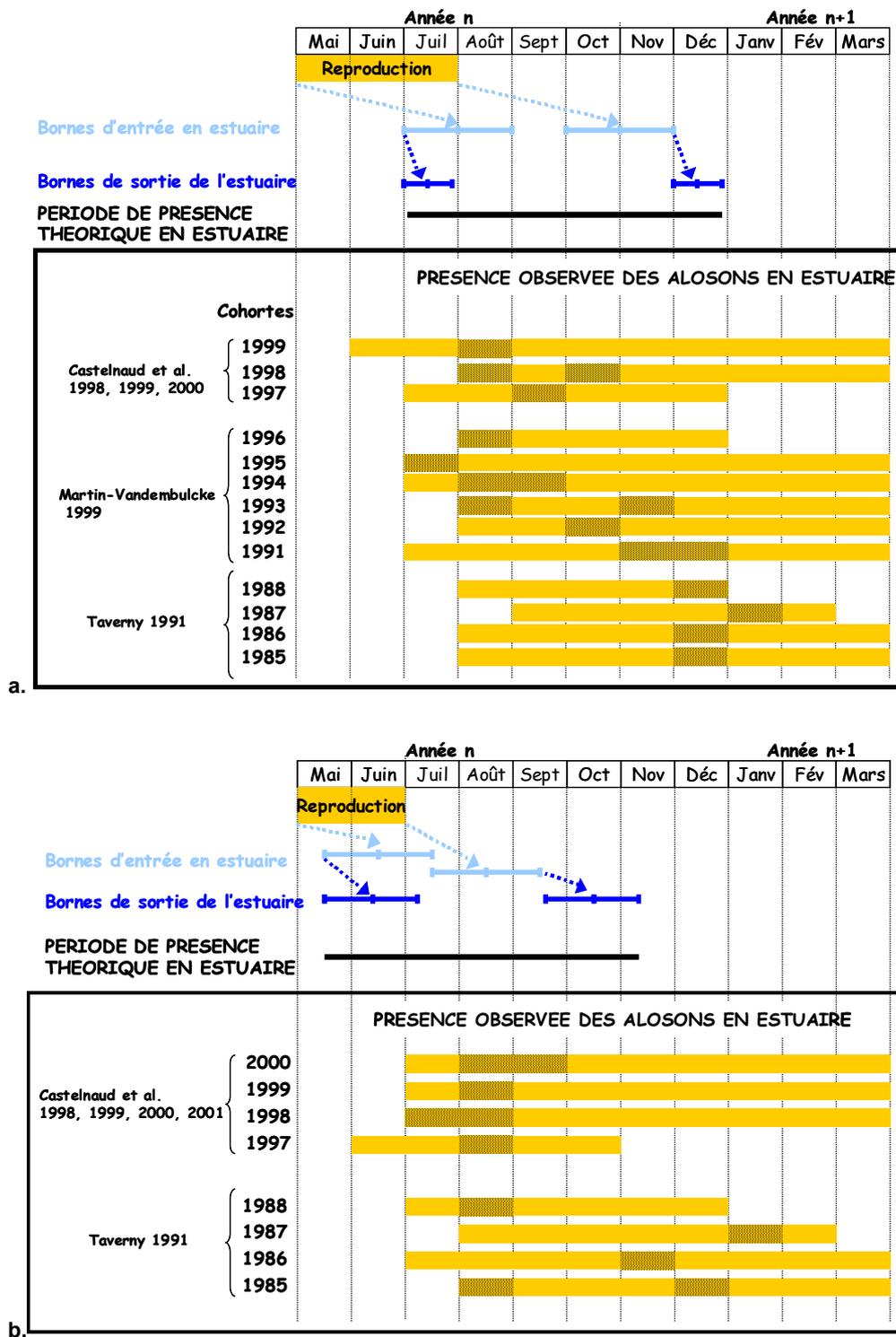


Fig. 68 : Présence en estuaire théoriquement favorable et présence observée des alosons chez la grande alose (a.) et l'aloise feinte (b.). Voir texte pour commentaires.

Barres horizontales bleues = moyenne de l'âge à l'entrée en estuaire ou du temps de séjour en estuaire $\pm 2x$ l'écart type. Présence observée des alosons, quelle que soit leur densité (rectangle orange) ; Absence d'alosons (rectangle blanc) ; Pointillés noirs (pics d'abondance observés).

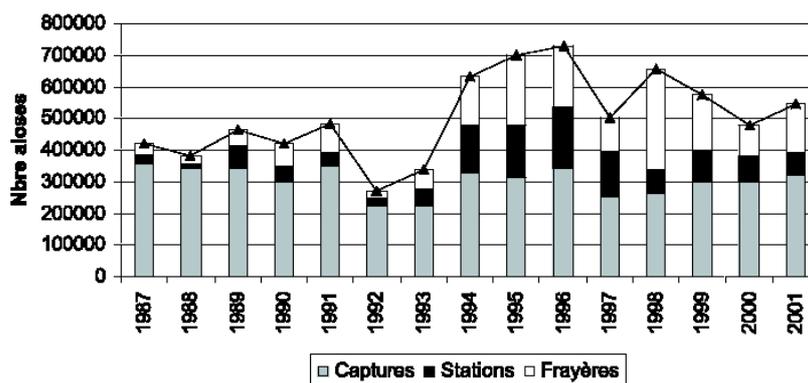


Fig. 69 : Nombre total de géniteurs d'alse vraie sur le bassin de la Garonne de 1987 à 2001 (tiré de Chanseau *et al.*, 2005).

4.4.4.5.2 La « Fenêtre environnementale Optimale » chez la grande alose et l'alse feinte

La période de présence en estuaire théoriquement favorable rappelle la notion de « fenêtre environnementale optimale » (« optimal environmental window ») définie par Cury & Roy (1989) comme le moment où les facteurs limitants du recrutement sont minimisés. La fenêtre environnementale optimale peut être reliée à différents facteurs tels que la structuration physique de la colonne d'eau (Cury & Roy, 1989; Gargett, 1997), la période de disponibilité des ressources trophiques (Sirois & Dodson, 2000) ou les capacités physiologiques des individus (Zydlewski *et al.*, 2003).

Dans le cadre de ce travail, la fenêtre environnementale de présence en estuaire favorable est relativement large. Nous disposons de l'âge des individus et de la durée du séjour dans les compartiments mais, d'aucune information concernant le moment de ces changements. Il est fort probable qu'au sein de cette fenêtre environnementale, il y ait des moments plus ou moins favorables. Plusieurs travaux ont déjà mis en évidence que, pour une année donnée, les différentes micro cohortes expérimentent un environnement différent, se traduisant par une survie et une croissance différentes (Deegan, 1990; Limburg *et al.*, 1997; Limburg *et al.*, 1999; Sirois & Dodson, 2000). Par exemple, chez l'alse savoureuse, les individus issus des premiers et des derniers événements de reproduction survivent moins à l'état adulte. Les premiers sont peu avantagés par rapport aux conditions abiotiques (température) tandis que pour les derniers, les plus forts risques de prédation ont été avancés (Limburg, 2001). Chez les larves de bar d'Amérique *Morone saxatilis*, les cohortes concomitantes au bloom zooplanctonique sont préférentiellement recrutées au stade juvénile par rapport aux cohortes pré- et post-bloom (Limburg *et al.*, 1999).

Dans l'estuaire de la Gironde, les aloses ont des compétiteurs potentiels, les sprats et les anchois notamment. Ces derniers présentent des densités maximales importantes sur la période de juillet à octobre (Fig. 70). Jusqu'à maintenant, le comportement des aloses vis-à-vis de compétiteurs n'a jamais été étudié. La prédation est également un élément à prendre en compte. Un travail actuellement en cours montre que les bars *Dicentrarchus labrax* et *D. punctatus*, le maigre *Argyrosomus regius* et le merlan *Merlangius merlangus* sont des prédateurs vis-à-vis des aloses (S. Pasquaud, Cemagref, com.pers.). En outre, lors de la période de présence des aloses en estuaire, la composition zooplanctonique n'est pas la même (David *et al.*, 2005). Avant le mois de juillet, la richesse spécifique est moindre avec une dominance du copépode *Eurythemora affinis*. Au-delà de juillet, la richesse spécifique est plus importante. En fin d'année, les abondances de zooplancton atteignent les plus faibles niveaux (Fig. 71). Enfin, la température et la salinité présentent des fluctuations saisonnières qui peuvent affecter la survie des individus (Fig. 72). D'un point de vue physiologique, il est possible que les migrants tardifs soient défavorisés. De par leurs travaux, Zydlewski *et al.* (2003) s'interrogent sur le possible impact des fortes perturbations osmotiques sur la survie des jeunes aloses en mer qui sortent en mer plus tardivement dans la saison. Un phénomène comparable est observé chez les Salmonidés où un retard à la dévalaison trop important affecte la survie des individus (Whalen *et al.*, 1999).

Pour améliorer la délimitation de notre fenêtre environnementale, il est intéressant de coupler l'approche populationnelle à celle utilisée dans le cadre de ce travail. Les captures d'alosons en cours de dévalaison permettent de caractériser les individus (en terme d'âge par analyse de la microstructure de l'otolithe, et de taille) à différents moments et différents niveaux de l'estuaire. Comparer ces caractéristiques à celles des individus de la même année de dévalaison qui survivent (les géniteurs) doit nous donner une meilleure délimitation de la fenêtre environnementale.

Les juvéniles dévalants collectés lors du suivi aux abords du CNPEB sont systématiquement conservés. Une caractérisation en terme d'âge (microstructure) et de taille des juvéniles capturés en estuaire au cours des années 1997 à 2000 suivie d'une comparaison de ces caractéristiques à celles issues de l'analyse des géniteurs permettra d'affiner notre fenêtre environnementale optimale de présence en estuaire.

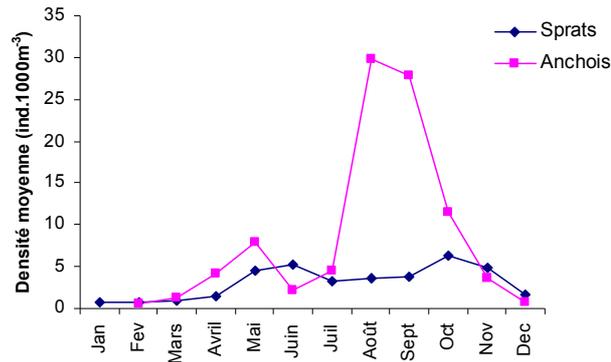


Fig. 70 : Densités moyennes mensuelles (effectifs.1000m⁻³) d'anchois et de sprats, issues des suivis de la faune circulant aux abords du CPNEB, entre 1991 et 2005.

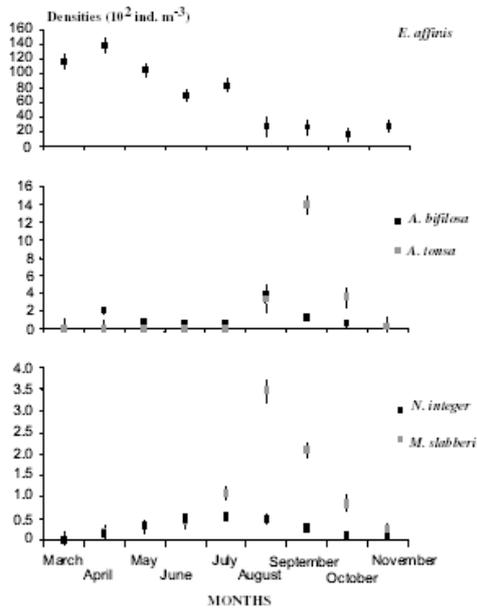


Fig. 71 : Densité moyenne mensuelle sur 18 années d'observation (1984 à 2001) des espèces de zooplancton de l'estuaire de la Gironde (10² ind m⁻³) : les copépodes *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* et *A. tonsa* et les mysidacés *Neomysis integer* et *Mesopodopsis slabberi*. Les barres verticales correspondent à l'écart type. Tiré de David *et al.*, 2005 .

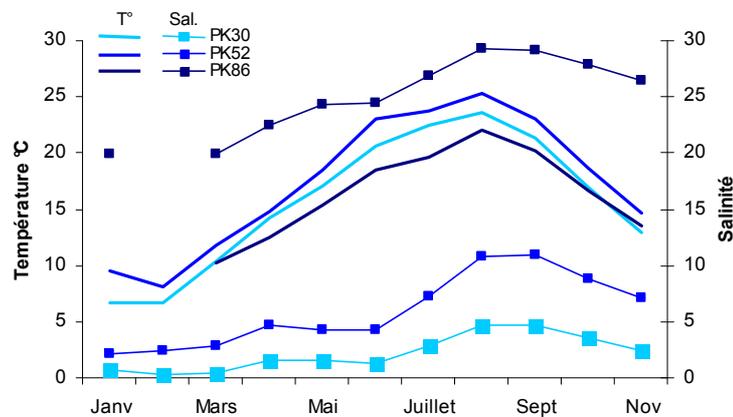


Fig. 72 : Evolution de la température et de la salinité à différents niveaux de l'estuaire de la Gironde (PK30, PK52, PK 86). Source : Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, station de Bordeaux.

CHAPITRE 5.
TRAITS D'HISTOIRE DE VIE
ET
IMPACTS DE L'ENVIRONNEMENT

Dans le chapitre précédent, nous avons mis en évidence des caractéristiques de dévalaison différentes entre la grande alose et l'alose feinte, un autre trait qui souligne la distinction entre les deux espèces. Dès lors, l'une des questions qui se pose est, en considérant l'ensemble de ces traits spécifiques distincts, comment ces deux espèces sympatriques dans l'estuaire de la Gironde sont-elles affectées par la qualité de leur environnement ?

L'une des façons de répondre à cette question est de mesurer la concentration en polluants que les organismes aquatiques peuvent accumuler. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés au mercure (Hg), un métal lourd capable de s'accumuler le long des réseaux trophiques, générant aussi bien des problèmes de qualité d'eau que de santé humaine.

Dans ce chapitre, présenté sous forme d'une publication soumise à la revue « Hydrobiologia », nous nous sommes intéressés à la différence de concentration en Hg de la grande alose et de l'alose feinte dans l'estuaire de la Gironde, dont les eaux présentent une concentration en Hg plus importante que celle du milieu côtier adjacent. Les analyses réalisées sur une partie des géniteurs échantillonnés dans le cadre de cette thèse indiquent une différence de contamination bien marquée entre les deux espèces. Pour exemple, la concentration en Hg du muscle est de $1,21 \pm 0,07 \mu\text{g g}^{-1}$ pour l'alose feinte et de $0,22 \pm 0,02 \mu\text{g g}^{-1}$ pour la grande alose.

Les traits spécifiques observés chez l'alose feinte rendent cette espèce plus exposée au mercure que la grande alose. En effet, l'alose feinte présente un niveau trophique plus élevé et une croissance moindre que la grande alose. Bien que non testé dans le cadre de ce travail, le caractère itéropare de l'alose feinte est en faveur d'une contamination plus importante pour cette espèce. L'analyse de la dévalaison à partir des otolithes a permis d'écarter l'hypothèse d'un niveau de contamination lié à la durée du séjour estuarien associé à la dévalaison, ce séjour étant beaucoup trop court pour avoir un impact. En revanche, la durée du séjour estuarien sur l'ensemble du cycle de vie peut expliquer la différence de contamination entre les deux espèces, sachant que l'alose feinte est plus inféodée au milieu estuarien que la grande alose.

Mercury contamination and life history traits of allis shad and twaite shad in the Gironde estuary (South West France).

Aude Lochet ^{1,*}, Regine Maury-Brachet ², Claire Poirier ², Javier Tomás ³, Michel Lahaye ⁴, Miran Aprahamian ⁵ & Eric Rochard ¹

¹*Cemagref, Groupement de Bordeaux, 50 avenue de Verdun, Estuarine ecosystems and Diadromous fish research unit, 33612 Cestas Cedex, France*

²*Laboratoire d'Ecophysiologie et Ecotoxicologie des Systèmes Aquatiques (LEESA), UMR CNRS 5805, Université Bordeaux 1, Place du Docteur Peyneau, 33120 Arcachon, France*

³*Departamento de Recursos Naturales, CSIC/UIB-Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, Miguel Marqués 21, 07190 Esporles, Illes Balears, Spain*

⁴*Institut de Chimie de la Matière Condensée de Bordeaux (CNRS), CeCaMA, 87 avenue du Docteur Schweitzer, 33608 Pessac cedex, France*

⁵*Environmental Agency, National Fisheries Technical team, Richard Fairclough House, Knutsford Road, Warrington WA 4 1HG, UK*

(* Author for correspondence: E-mail : aude.lochet@bordeaux.cemagref.fr)

Key words: Allis shad, twaite shad, mercury, Sr:Ca, life traits, estuary

Abstract

Mercury concentration [Hg] was assessed in 20 adult allis shad *Alosa alosa* (53cm to 62cm) and 20 adult twaite shad *Alosa fallax* (35cm to 48cm) collected during their spawning migration in the Dordogne and the Garonne rivers (France). [Hg] was measured in the gills, dorsal muscle, liver and kidney. Twaite shad exhibited a higher [Hg] than allis shad: mean [Hg] in the muscle was $1.21 (\pm 0.07) \mu\text{g g}^{-1}$ (dw) for twaite shad compared with $0.22 (\pm 0.02) \mu\text{g g}^{-1}$ (dw) for allis shad. [Hg] in twaite shad liver and kidney could reach the safety limit set by the WHO.

In order to understand such differences, we investigated some life history traits of the two species: trophic status, growth rate, age, spawning history. Because the estuary is more contaminated than coastal areas, time spent in the estuary as a juvenile was also considered. Migratory history was performed using otolith Sr:Ca ratio.

Both species showed marked differences in trophic status and growth rate, in favor of a higher [Hg] for twaite shad. Estuarine residence time before seaward migration was much shorter than expected and was not related to [Hg]. However, it is highly probable that the ability of twaite shad to re-enter the estuary during its life cycle acts on [Hg]. The influence of age was rejected. Although not demonstrated in this study, spawning history seems to be an interesting factor to explain the differences in [Hg] between the two species.

Introduction

Mercury (Hg) can come from either natural or anthropogenic sources (Pfeiffer et al., 1993; Jackson, 1997). It is of increasing concern in aquatic environmental quality (Slemr & Langer, 1992) as well as human health (Frery et al., 2001; Cordier et al., 2002; Zahir et al., 2005) as it bioaccumulates in the trophic food web, mainly through the methylmercury form (Boudou & Ribeyre, 1997; Power et al., 2002). Hg concentration [Hg] in fish depends on the complex interaction between numerous abiotic and biotic factors such as age and size of fish (Mol et al., 2001; Roulet & Maury-Brachet, 2001), trophic position (Power et al., 2002; Ikingura & Akagi, 2003) and the movements of individuals in water bodies of different quality (Riget et al., 2000).

The Gironde estuary is the largest estuary in Western Europe covering 635 km² at high tide (Salomon, 2002) and is second in terms of fish species richness (Lobry et al., 2003). [Hg] in the Gironde estuary is higher than in the adjacent coastal area (Cossa & Noël, 1987). There is no known local point source of mercury. Although total estimated quantities of Hg are relatively low in comparison to other European estuaries, methylation rates are higher in relation to the abundance of the particulate phase, the underoxygenation of the water column during the summer period and the long water residence time in this estuary (Tseng et al., 2001).

Few studies have dealt with Hg contamination in fish from estuaries (Collings et al., 1996; Kehrig et al., 2002; Baeyens et al., 2003). In a first study carried out in the Gironde estuary, twaite shad *Alosa fallax* (Lacepede, 1803) exhibited the highest total [Hg] of the eight fish species under study (Durrieu et al., 2005b). For this species, [Hg] in muscle was $1.35 \pm 0.34 \mu\text{g g}^{-1}$ on the dry weight basis (d.w.), approximately half the safety limit set by the World Health Organization (WHO, 1990). In the Gironde estuary, twaite shad live in sympatry with allis shad *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758). Despite a large commercial fishery for allis shad (Castelnaud et al., 2001), the level of Hg contamination of allis shad is unknown. Both species are anadromous but they differ in many life history traits such as age and size at maturity, iteroparity rate and feeding habits (Aprahamian et al., 2003; Baglinière et al., 2003). They also differ in the estuarine residence time of juveniles before seaward migration. Allis shad juveniles are supposed to stay in the estuary from three to six months after hatching while twaite shad juveniles can remain in estuary for nearly two years (Taverny, 1991). Regarding the difference in estuarine residence time before seaward migration between both species, it could be hypothesized that Hg level in fish is function of the estuarine residence time before seaward migration. However, Martin Vandembulcke (1999) showed evidence that estuarine residence time before seaward migration was shorter than Taverny's estimation. Therefore, it is important to better characterize estuarine residence time before seaward migration in order to test our hypothesis. So far, estuarine residence time has been

assessed by juvenile sampling at different times. In this study, we used an alternative approach which consists in deducing information on juvenile migratory history from a retrospective analysis. Although early life occurs in river, the river phase is not considered in this study as it is a short time phase, that only affects young stages (except spawners).

In this study, we examine the level of [Hg] in allis shad and twaite shad from the Gironde estuary and investigate its relationship with certain life history traits specifically age, growth rate, spawning history, residency time of the juveniles in the estuary before seaward migration and trophic status (through a literature survey).

Material and methods

Sampling

The Gironde estuary (south of France) is the result of the confluence of the Garonne and Dordogne rivers. Twenty mature allis shad and 20 mature twaite shad were sampled in the Dordogne and Garonne rivers (Fig.1). They were caught during their spawning migration, between 23 April and 5 May 2003 for allis shad and from 12 May to 26 May 2003 for twaite shad (Table 1), by commercial fishermen using a trammel net (stretched mesh: 110mm). Total length, fresh body mass and sex were recorded for each individual. Scales were taken for estimation of age and spawning history. Sagittal otoliths were extracted for microchemical analysis in order to estimate estuarine residence time before seaward migration. Samples of gill arch, liver, kidney and skeletal muscle from the dorsal surface were taken using stainless steel scalpels and plastic instruments, to minimize mercury contamination. Samples were frozen (-20°C) until analysis for mercury concentration.

Metal determination

Total mercury concentration was measured by flameless atomic absorption spectrometry. Analysis was carried out automatically after drying organ samples by thermal decomposition at 750°C, under an oxygen flow (AMA 254, Prague, Czech Republic). The detection limit was 0.01 ngHg. The validity of the analytical method was checked during each series of measurements against the same three standard biological reference materials.

Metal concentration in the different organs is expressed in terms of dry weight (48h at 45°C).

Life history traits

Age estimation and spawning history were determined from scales according to Baglinière et al. (2001). A literature survey was conducted to determine trophic status for both species.

The juvenile estuarine phase before seaward migration was identified from otoliths of the adults sampled in this study. As strontium (Sr) relative to calcium (Ca) ratio is positively related to water salinity in many river/estuarine systems (Limburg, 1995; Secor et al., 1995; Daverat et al., 2005), juvenile migratory history was reconstructed by measuring Sr:Ca ratio along transects on the otolith. These transects correspond to different time in the life of the fish (Kafemann et al., 2000; Limburg, 2001). In order to test our hypothesis, such analysis require (1) to identify juvenile estuarine phase in the otolith and (2) to estimate the time spent during this phase.

(1) In order to identify juvenile estuarine phase in the otolith, young of the year (n=10) were collected in the Garonne river and Sr:Ca ratios in their otoliths were analysed. Individuals were sampled upstream from dams, which ensure us that the otoliths presented freshwater Sr:Ca ratios. Mean + standard deviation was used to define the maximal freshwater Sr:Ca ratio on the otolith (0.8×10^{-3} , expressed as weight percentage). Subadults (n=19) were sampled in the offshore area. As we did not know for how long these fish had been in this area, Sr:Ca ratio at the periphery of the otoliths was used. The minimal seawater Sr:Ca ratio on the otolith was mean - standard deviation (1.9×10^{-3}). So, for both species, the estuarine phase ranged from 0.8×10^{-3} to 1.9×10^{-3} (Lochet, 2006) (2) In order to estimate the time spent during this phase, daily growth increments were validated using hatchery-reared allis shad larvae of known age (from 2 to 55 days old). Accuracy and precision increased with age. From 30 days old, mean coefficient of variation (Chang, 1982) in age reading was 4.6% (± 0.6 Standard Error S.E.). Mean accuracy was 3.9 days (± 1.4) (Lochet, 2006).

In this study, sagittal otoliths were extracted and cleaned. For each fish one sagitta was embedded sulcus side-down in Araldite resin and a transverse section prepared. The "migratory history" of Sr:Ca ratio was obtained with a wavelength dispersive spectroscopic microprobe that measured elemental concentration on the ventral axis of the otolith every 20 microns. Microprobe analysis was carried out with a CAMECA SX-100 microprobe. The operating parameters were: accelerating voltage, 15 keV; current, 20nA; electron beam diameter, 8 microns. SrFCL (Sr) and andradite (Ca) standards were used for calibrations. Precision on Sr:Ca was between 2 and 3% for both species. Daily growth increments were counted under transmitted light at x1000 magnification. The residence time in the estuary before seaward migration was the number of microincrements between the last freshwater Sr:Ca ratio value and the first seawater Sr:Ca ratio value.

Statistical analysis

The relations between [Hg] and fish size, age, number of spawning events were performed using a Mann-Whitney test (Systat 10©). The level of significance was 0.05. For both species, the relation between [Hg] and fish size was tested by comparing [Hg] between

two groups : a “small” one (total length lower than the median size of the sample, n=10) and a “large” one (total length higher than the median size of the sample, n=10). The regression of [Hg] on estuarine residence time was tested using an analysis of variance (Systat 10©).

Results

Biometric, age and spawning characteristics

Total length ranged from 53 to 62cm for allis shad and from 35 to 48cm for twaite shad. Fresh body mass ranged from 1479 to 2403g for allis shad and from 305 to 953g for twaite shad (Table 1). Allis shad were significantly larger in terms of both length and mass when compared with twaite shad (Mann-Whitney test, $p < 0.001$). For both species, females were significantly larger than males (Mann-Whitney test, $p < 0.001$) (Table 1). Ages ranged from 4 to 6 years for allis shad and from 3 to 6 years for twaite shad (Fig. 2). Age was not significantly different between species (test Mann-Whitney, $p = 0.92$) or between sex within the same species (test Mann-Whitney, $p > 0.70$). Growth rate expressed as total length at age is greater for allis shad than twaite shad (Fig.2). For both species, the regression of total length on age was not significant (Analysis of variance, $p = 0.78$ and 0.13 for allis shad and twaite shad respectively). Allis shad were virgin fish spawning for the first time while some of the twaite shad showed evidence of previous spawning with up to two spawning marks on their scales indicating reproduction in 2001 and 2002: 11.1%, 72.2% and 16.7% with respectively zero, one and two spawning marks on their scales.

Estuarine residence time before seaward migration

The “migratory history “ could be assessed on 19 allis shad and 19 twaite shad. Twaite shad spend significantly more time in the estuary than allis shad (Mann-Whitney test, $p < 0.001$): median value was 10 days for allis shad and 24 days for twaite shad (Fig. 3).

Mercury contamination

For allis shad, [Hg] in the gill arch, kidney, liver and muscle was not significantly different between the Garonne and Dordogne rivers (Mann-Whitney test, $p > 0.30$). Similar for twaite shad with the exception of muscle ($[Hg]_{\text{Dordogne}} > [Hg]_{\text{Garonne}}$, Mann-Whitney test, $p = 0.03$). Data from the Garonne and the Dordogne rivers were pooled.

For each organ, twaite shad were significantly more contaminated than allis shad (Mann-Whitney test, $p < 0.001$) (Table 2). [Hg] in liver and kidney for some twaite shad reached or were above the safety limit defined by the WHO.

For allis shad, there was no significant difference in [Hg] between the sexes (Mann-Whitney test, $p > 0.174$) with the exception of liver for which males were more contaminated

than females (Mann-Whitney test, $p < 0.01$). For twaite shad, females were significantly more contaminated than males (Mann-Whitney test, $p < 0.01$), except for liver for which there was no significant difference between the sexes (Mann-Whitney test, $p = 0.36$).

As both species exhibit a strong relation between mass and length ($R^2 = 0.80$ and 0.90 for allis shad and twaite shad respectively; Analysis of variance, $p < 0.001$), only the relation between [Hg] and length was shown. For allis shad, [Hg] was not significantly different between smaller and larger fish, except for liver, for which smaller individuals were more contaminated than larger ones (Table 3). For twaite shad, [Hg] was higher in larger individuals than smaller ones (Table 3) except for liver which did not exhibit a significant difference.

[Hg] was not significantly different between allis shad of different ages (Mann-Whitney test, $p > 0.20$, for each organ). For twaite shad, fish of different age exhibited significant differences only in two cases: [Hg]_{muscle} was higher in 5 year old fish than in 6 year old ones (Mann-Whitney test, $p = 0.01$) and [Hg]_{liver} was lower in 6 year old fish (Mann-Whitney test, $p < 0.03$). No relation was found according to the number of spawning events (Mann-Whitney test, $p > 0.09$ for each organ).

For both species, the regression of [Hg] on estuarine residence time before seaward migration was not significant (analysis of variance, $p > 0.22$ for each organ).

Discussion

This study provides the first comparison of Hg contamination between allis shad and twaite shad. It reveals marked differences in [Hg] between these two related sympatric *Alosa* species with twaite shad being significantly more contaminated than allis shad. The age range and biometric characteristics of the allis and twaite shad obtained in this study are similar to those reported by Taverny (1991) and Martin Vandembulke (1999) for *Alosa* spp. from the Gironde-Dordogne-Garonne system. Our results on twaite shad are consistent with an accumulation of Hg as fish get larger (Baeyens et al., 2003; Agusa et al., 2004). It is also reinforced by the lower [Hg] in smaller twaite shads collected by Durrieu et al. (2005b) (e.g. [Hg]_{muscle} of $0.4 \mu\text{g g}^{-1}$ for a 30 cm LT fish). The narrower length range in allis shad probably explains the absence of Hg accumulation as a function of length. No clear trend between [Hg] and age was reported here. The non significant relation between total length and age for both species indicates that older fish are not always larger and vice-versa. Extending sampling to younger fish seems to be necessary to test Hg accumulation through age.

It is known that mercury is accumulated by fish via two pathways: directly from the water through the gills and from their diet. Experimental and bioenergetic-based models show the most important uptake route is from diet rather than from water (Hall et al., 1997; Harris & Bodaly, 1998). Mercury (especially the methylmercury form) accumulates through the food

web (Boudou & Ribeyre, 1997; Watras et al., 1998; Simon & Boudou, 2001). For example, Durrieu et al. (2005a) showed marked biomagnification in French Guiana fish: [Hg] in muscle from piscivorous species was 715 times higher than [Hg] from herbivorous species. Allis shad and twaite shad show marked differences in their diet, especially at the subadult and adult stages (Table 4). Allis shad is mainly planktivorous whereas twaite shad is more piscivorous (Taverny & Elie, 2001; Maitland & Lyle, 2005; Cemagref source, unpublished data). Growth rate is also another important controlling factor of [Hg] in fishes. This phenomenon is well illustrated for normal and dwarf Artic Charr (*Salvelinus alpinus*) in a Northern Sweden lake (Hammar et al., 1993) or on walleye (*Sander vitreus*) from different Eastern Canadian lakes (Simoneau et al., 2005). These studies reported that fast growing fish produce more tissues than slow growing ones, leading to an effect of “dilution” of the pollutants by the tissue. The different growth rate between allis shad and twaite shad is in favor of a higher [Hg] for the latter species. The absence of significant difference in age structure between the two species supports the idea that age is not an important factor explaining the difference in the level of contamination between the two species.

Spawning is rarely cited as a factor influencing [Hg]. However, it could act in at least two ways. First, spawning events are costly in terms of energy. It implies that fish will have to compensate metabolic needs by feeding extensively (Aprahamian, 1989; Trudel et al., 2000). Second, Niimi (1983) reported a 6 to 22% increase in [Hg] following the deposition of eggs in different species. This increase was related to differences in relative [Hg] between fish and eggs and to the body weight loss associated with spawning. Higher [Hg] can be expected in an iteroparous species (twaite shad) than a semelparous one (allis shad). A significant accumulation of Hg through multispawners probably depends on the number of spawnings performed during the life cycle. In the Gironde estuary, twaite shad rarely spawn more than three times. In the Severn estuary, they spawn until 7 times (Aprahamian et al., 2003) and exhibit a moderate but significant correlation between [Hg] and the number of spawning events (Aprahamian, Environmental agency, UK, pers.com.).

According to the short estuarine residence time before seaward migration estimated from Sr:Ca analysis, its influence on [Hg] is rejected. However, it is suggested that the estuarine residence time in the estuary for the whole life cycle could act on [Hg] difference. Indeed, twaite shad have a more local and coastal distribution at sea than allis shad (Taverny & Elie, 2001b) and they are also able to re-enter the estuary (the most contaminated area) after seaward migration (Taverny, 1991). Twaite shad of various sizes (from juveniles to subadults) are frequently caught in the Gironde estuary (Cemagref unpubl.), which is consistent with movements between the estuary and the sea (Taverny, 1991). Allis shad are rarely caught during these research trawls suggesting no such local movements between the estuary and the sea. The discrepancy in the juvenile estuarine residence time between

Taverny's study and ours mainly relies on the use of different approaches. (Taverny, 1991) sampled juveniles in the estuary, at different moments. Such an approach reflects the population pattern of seaward migration but not individual patterns and it is highly dependent on the frequency of sampling. The Sr:Ca ratio approach is an individual tracking that mainly depends on our ability to interpret properly otolith information (Campana & Thorrold, 2001). Our experiments to identify the estuarine phase on the otolith and to validate daily growth increments make the Sr:Ca ratio approach reliable. The same kind of discrepancy was found for *Alosa sapidissima* (Wilson, 1811) seaward migration. Seaward migration was considered to be a late-season phenomenon based on capture of juveniles (e.g. O'Leary & Kynard, 1986). Individual tracking using otoliths revealed that seaward migration begins as early as June (Limburg, 1995; Limburg, 1996).

Conclusion

Compared to allis shad, twaite shad exhibit higher trophic level, lower growth rate, abilities to spawn several times and to re-enter the contaminated area. All of these traits are in favour of a higher [Hg] for twaite shad. Regarding to the literature, trophic status is probably the strongest factor but, unless experimental investigations, it is not possible to determine the relative importance of each factor.

So far, no health concerns have been reported from eating allis shad or twaite shad. Even if twaite shad is more contaminated than allis shad, the level of contamination in muscle does not reach the safety limit set by the WHO. However, because of mercury bioaccumulation, excessive consumption is not suitable, particularly for twaite shad.

Acknowledgements

We thank Stephanie Pasquaud (Cemagref) to provide us data on shad prey in the Gironde estuary, Stephanie Bourrachot and Frank Poulain for stomach content analysis, Marina Daubas for age reading. Three referees provided comments that improved the manuscript.

References

- Agusa, T., T. Kunito, S. Tanabe, M. Pourkazemi & D. G. Aubrey, 2004. Concentrations of trace elements in muscle of sturgeons in the Caspian Sea. *Marine Pollution Bulletin* 49: 789-800.
- Aprahamian, M. W., 1989. The diet of juvenile and adult twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède) from the rivers Severn and Wye (Britain). *Hydrobiologia* 179: 173-182.
- Aprahamian, M. W., J. L. Bagliniere, M. R. Sabatie, P. Alexandrino, R. Thiel & C. D. Aprahamian, 2003. Biology, status, and conservation of the anadromous Atlantic twaite shad *Alosa fallax fallax*. In Limburg, K. E. & J. R. Waldman (eds.), *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland: 103-124.
- Baeyens, W., M. Leermakers, T. Papina, A. Saprykin, N. Brion, J. Noyen, M. De Gieter, M. Elskens & L. Goeyens, 2003. Bioconcentration and biomagnification of mercury and methylmercury in

- North Sea and Scheldt estuary fish. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 45: 498-508.
- Baglinière, J. L., M. R. Sabatié, M. W. Aprahamian, P. J. Alexandrino, C. D. Aprahamian, C. A. Assis, J. J. Cassou-Leins, M. Le Corre, C. Mennesson-Boisneau, D. Martin-Vandembulcke, E. Rochard & C. Teixeira, 2001. Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez les aloses (*Alosa* sp.) de la façade Atlantique-Est et de la Méditerranée-Ouest. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 357/360: 485-530.
- Baglinière, J. L., M. R. Sabatié, E. Rochard, P. Alexandrino & M. W. Aprahamian, 2003. The allis shad *Alosa alosa* : biology, ecology, range and status of populations. In Limburg, K. E. & J. R. Waldman (eds.), *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland: 85-102.
- Boudou, A. & F. Ribeyre, 1997. Mercury in the food web: accumulation and transfert mechanisms. In Sigel, A. & H. Sigel (eds.), *Metal ions in biological systems*. Mercury and its effects on environment and biology. Marcel Dekker, New York: 289-319.
- Campana, S. E. & S. R. Thorrold, 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 30-38.
- Cassou-Leins, F. & J. J. Cassou-Leins, 1981. Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'aloise *Alosa alosa* L. Ph.D. thesis, Institut National Polytechnique, Toulouse.
- Castelnaud, G., E. Rochard & Y. Le Gat, 2001. Analyse de la tendance de l'abondance de l'aloise *Alosa alosa* en Gironde à partir de l'estimation d'indicateurs halieutiques sur la période 1977-1998. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 362/363: 989-1015.
- Chang, W. Y. B., 1982. A statistical method for evaluating the reproductibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 1208-1210.
- Collings, S. E., M. S. Johnson & R. T. Leah, 1996. Metal contamination of angler-caught fish from the Mersey Estuary. *Marine Environmental Research* 41: 281-297.
- Cordier, S., M. Garel, L. Mandereau, H. Morcel, P. Doineau, S. Gosme-Seguret, D. Josse, R. White & C. Amiel-Tison, 2002. Neurodevelopmental Investigations among Methylmercury-Exposed Children in French Guiana. *Environmental Research* 89: 1-11.
- Cossa, D. & J. Noël, 1987. Concentrations of mercury in near shore surface waters of the bay of Biscay and in the Gironde estuary. *Marine Chemistry* 20: 389-396.
- Daverat, F., J. Tomas, M. Lahaye, M. Palmer & P. Elie, 2005. Tracking continental habitat shifts of eels using Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Marine and Freshwater Research* 56: 619-627.
- Durrieu, G., R. Maury-Brachet & A. Boudou, 2005a. Goldmining and mercury contamination of the piscivorous fish *Hoplias aimara* in French Guiana (Amazon basin). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 60: 315-323.
- Durrieu, G., R. Maury-Brachet, M. Girardin, E. Rochard & A. Boudou, 2005b. Contamination by heavy metals (Cd, Zn, Cu, and Hg) of eight fish species in the Gironde estuary (France). *Estuaries* 28: 581-591.
- Frery, N., R. Maury-Brachet, E. Maillot, M. Deheeger, B. Merone & A. Boudou, 2001. Goldmining activities and mercury contamination of native amerindian communities in French Guiana: key role of fish in dietary uptake. *Environmental Health Perspectives* 109: 1-5.
- Hall, B. D., R. A. Bodaly, R. J. P. Fudge, J. W. M. Rudd & D. M. Rosenberg, 1997. Food as the dominant pathway of methylmercury uptake by fish. *Water, Air, and Soil Pollution* 100: 13-24.
- Hammar, J., P. Larsson & M. Klavins, 1993. Accumulation of persistent pollutants in normal and dwarfed Artic charr (*Salvelinus alpinus* sp. complex). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 2574-2580.
- Harris, R. C. & R. A. Bodaly, 1998. Temperature, growth and dietary effects on fish mercury dynamics in two Ontario lakes. *Biogeochemistry* 40: 175-187.
- Ikingura, J. R. & H. Akagi, 2003. Total mercury and methylmercury levels in fish from hydroelectric reservoirs in Tanzania. *The Science of The Total Environment* 304: 355-368.
- Jackson, T. A., 1997. Long-range atmospheric transport of mercury to ecosystems, and the importance of antropogenic emissions - A critical review and evaluation of published evidence. *Environment Review* 5: 99-120.
- Kafemann, R., S. Adlerstein & R. Neukamm, 2000. Variation in otolith strontium and calcium ratios as an indicator of life-history strategies of freshwater fish species within a brackish water system. *Fisheries Research* 46: 313-325.

- Kehrig, H. A., M. Costa, I. Moreira & O. Malm, 2002. Total and methylmercury in a Brazilian estuary, Rio de Janeiro. *Marine Pollution Bulletin* 44: 1018-1023.
- Limburg, K. E., 1995. Otolith strontium traces environmental history of subyearling American shad *Alosa sapidissima*. *Marine Ecology Progress Series* 119: 25-35.
- Limburg, K. E., 1996. Modelling the ecological constraints on growth and movement of juvenile American shad (*Alosa sapidissima*) in the Hudson River Estuary. *Estuaries* 19: 794-813.
- Limburg, K. E., 2001. Through the gauntlet again : demographic restructuring of American shad by migration. *Ecology* 82: 1584-1596.
- Lobry, J., L. Mourand, E. Rochard & P. Elie, 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages : a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources* 16: 47-58.
- Lochet, A., 2006. Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes chez la grande alose *Alosa alosa* et l'aloise feinte *Alosa fallax* : apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes. Ph.D. thesis, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- Maitland, P. S. & A. A. Lyle, 2005. Ecology of Allis Shad *Alosa alosa* and Twaite Shad *Alosa fallax* in the Solway Firth, Scotland. *Hydrobiologia* 534: 205-221.
- Martin Vandembulcke, D., 1999. Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde-Dordogne-Garonne (France) : analyse et prévision par modélisation. Ph.D. thesis, INP-ENSAT, Toulouse.
- Mol, J. H., J. S. Ramlal, C. Lietar & M. Verloo, 2001. Mercury contamination in freshwater, estuarine, and marine fishes in relation to small-scale gold mining in Suriname, South America. *Environmental Research Section A* 86: 183-197.
- Niimi, A. J., 1983. Biological and toxicological effects of environmental contaminants in fish and their eggs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 306-312.
- Oesmann, S. & R. Thiel, 2001. Feeding of juvenile twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède, 1803) in the Elbe estuary. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 362/363: 785-800.
- O'Leary, J. A. & B. Kynard, 1986. Behavior, length and sex ratio of seaward migrating juvenile American shad and blueback herring in the Connecticut River. *Transactions of the American Fisheries Society* 115: 529-536.
- Pfeiffer, W. C., L. D. Lacerda, W. Salomons & O. Malm, 1993. Environmental fate of mercury from gold-mining in the Brazilian Amazonia. *Environmental Review* 1: 26-37.
- Power, M., G. M. Klein, K. R. R. A. Guiguer & K. H. Kwan, 2002. Mercury accumulation in the fish community of a sub-Arctic lake in relation to trophic position and carbon sources. *Journal of Applied Ecology* 39: 819-830.
- Riget, F., G. Asmund & P. Aastrup, 2000. Mercury in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) populations from Greenland. *The Science of The Total Environment* 245: 161-172.
- Roulet, M. & R. Maury-Brachet, 2001. Le mercure dans les organismes aquatiques amazoniens (Annexe 4). In IRD (ed.), *Le mercure en Amazonie*. Paris: 204-271.
- Sabatié, R., 1993. Recherches sur l'écologie et la biologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa* Linné, 1758 et *Alosa fallax* Lacépède, 1803) : exploitation et taxonomie des populations atlantiques, bioécologie des aloses de l'Ouest Sebou. Ph.D. thesis, Université de Bretagne Occidentale, Brest.
- Salomon, J. N., 2002. L'inondation dans la basse vallée de la Garonne et l'estuaire de la Gironde lors de la "tempête du siècle" (27-28 décembre 1999). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* 2: 127-134.
- Secor, D. H., A. Henderson-Arzapalo & P. M. Piccoli, 1995. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 192: 15-33.
- Simon, O. & A. Boudou, 2001. Direct and trophic contamination of the herbivorous carp *Ctenopharyngodon idella* by inorganic mercury and methylmercury. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 50: 48-59.
- Simoneau, M., M. Lucotte, S. Garceau & D. Laliberté, 2005. Fish growth rates modulate mercury concentrations in walleye (*Sander vitreus*) from eastern Canadian lakes. *Environmental Research* 98: 73-82.
- Slemr, F. & E. Langer, 1992. Increase in global atmospheric concentrations of mercury inferred from measurements over the Atlantic Ocean. *Nature* 355: 434-437.
- Taverny, C., 1991. 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 et écologie. Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines. Ph.D. thesis, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.

- Taverny, C. & P. Elie, 2001a. Régime alimentaire de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 362-363: 837-852.
- Taverny, C. & P. Elie, 2001b. Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 362/363: 801-821.
- Trudel, M., A. Tremblay, R. Schetagne & J. B. Rasmussen, 2000. Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 414-428.
- Tseng, C. M., D. Amouroux, G. Abril, E. Tessier, H. Etcheber & O. F. Donard, 2001. Speciation of mercury in a fluid mud profile of a highly turbid macrotidal estuary (Gironde, France). Environmental Science and Technology 35: 2627-2633.
- Watras, C. J., R. C. Back, S. Halvorsen, R. J. M. Hudson, K. A. Morrison & S. P. Wente, 1998. Bioaccumulation of mercury in pelagic freshwater food webs. The Science of The Total Environment 219: 183-208.
- Zahir, F., S. J. Rizwi, S. K. Haq & R. H. Khan, 2005. Low dose mercury toxicity and human health. Environmental Toxicology and Pharmacology 20: 351-360.

Table 1. Total length TL (cm) and fresh body weight M (g) of adult allis shad and twaite shad sampled. Data represent mean (min-max). Biometrics of both species coming from other studies in the Gironde estuary are also presented.

Species	Sex	n	Our study		Other studies	
			TL	M	TL*	M*
Allis shad	Female	10	59 (56-62)	2224 (2008-2403)	57	2015
	Male	10	55 (53-57)	1593 (1479-1758)	52	1510
	Total	20	57 (53-62)	1908 (1479-2403)		
Twaite shad	Female	10	44 (42-48)	723 (505-953)	44	726
	Male	10	36 (35-38)	342 (305-396)	38	411
	Total	20	40 (35-48)	532 (305-953)		

*Data come from Martin-Vandembulcke (1999) for allis shad and Taverny (1991) for twaite shad.

Table 2. [Hg] in gills, muscle, liver and kidney, for mature allis shad (n=20) and twaite shad (n=20) (SE means Standard Error).

	Allis shad				Twaite shad			
	Mean	SE	Min	Max	Mean	SE	Min	Max
Gills ⁽¹⁾	0.05	0.00	0.04	0.07	0.35	0.03	0.14	0.58
Muscle ⁽¹⁾	0.22	0.02	0.13	0.44	1.21	0.07	0.60	1.65
Liver ⁽¹⁾	1.27	0.10	0.61	2.06	2.19	0.15	1.23	3.70
Kidney ⁽¹⁾	1.18	0.11	0.50	2.41	2.00	0.17	0.85	4.23

⁽¹⁾The safety limit defined by the World Health Organization is $2.5 \mu\text{g g}^{-1}$ (dw)

Table 3. Mean [Hg] (\pm standard error) in smaller (n=10) and larger (n=10) individuals, for both species. In each case, a Mann-Whitney test was performed. Significant differences are indicated by the symbol *.

	Allis shad			Twaite shad		
	Small	Large	p	Small	Large	p
Gills	0.06 \pm 0.00	0.05 \pm 0.00	0.65	0.24 \pm 0.02	0.45 \pm 0.03	<0.001*
Muscle	0.19 \pm 0.02	0.25 \pm 0.03	0.13	1.03 \pm 0.08	1.40 \pm 0.07	<0.01*
Liver	1.53 \pm 0.12	1.02 \pm 0.11	0.01*	2.09 \pm 0.24	2.30 \pm 0.19	0.36
Kidney	1.13 \pm 0.12	1.22 \pm 0.18	0.93	1.56 \pm 0.15	2.44 \pm 0.25	<0.01*

Table 4. Diet of allis shad *A. alosa* and twaite shad *A. fallax* at different stages and in different locations. ++ indicates predominant food items cited by the authors and + indicates prey of lesser importance.

	Larvae and juveniles in river		Juveniles in estuary		Subadults and adults at sea	
	Allis shad ^{1,2}	Twaite shad ^{3,4}	Allis shad ^{4,5}	Twaite shad ^{3,6,7}	Allis shad ^{2,8,9}	Twaite shad ^{2,8,9}
Prey items						
Insects (Ephemeroptera, Diptera, Trichoptera)	++	++	++			
Malacostraca						+
Mysids			++	++	+	
Amphipods			++	++		
Isopods			++	+		
Decapoda					++	
Euphausiids					++	+
Copepod			++	++	++	
Cladocera (e.g. Daphnias)	++			+	++	
Fish (mainly anchovy and sprat)				++	+	++
Polychete worms					++	

¹Cassou-Leins & Cassou-Leins (1989) ; ²Cemagref, unpublished data ; ³Arahamian (1989) ; ⁴Sabatié (1993); ⁵Taverny (1991) ; ⁶Oesmann & Thiel (2001) ; ⁷Pasquaud, Cemagref, pers.com. ; ⁸ Taverny & Elie (2001a); ⁹Maitland & Lyle (2005).

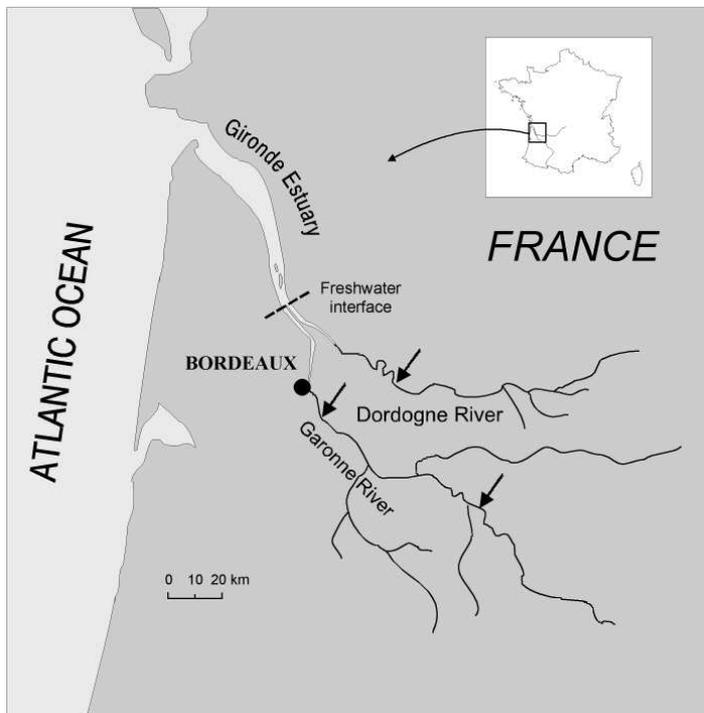


Figure 1. Locations of adult allis shad and twaite shad sampling in the Dordogne and the Garonne rivers (Gironde watershed, France) indicated by the arrows.

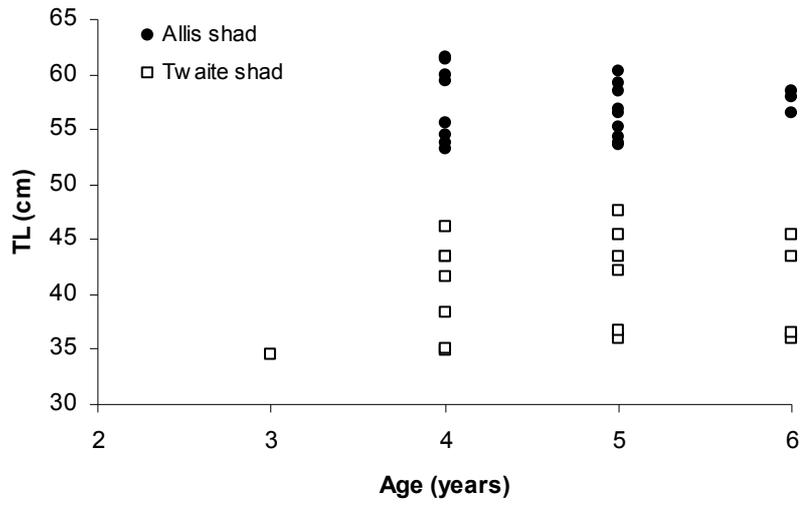


Figure 2. Growth shown as total length (TL) by age of allis shad (filled circle) and twaite shad (empty square).

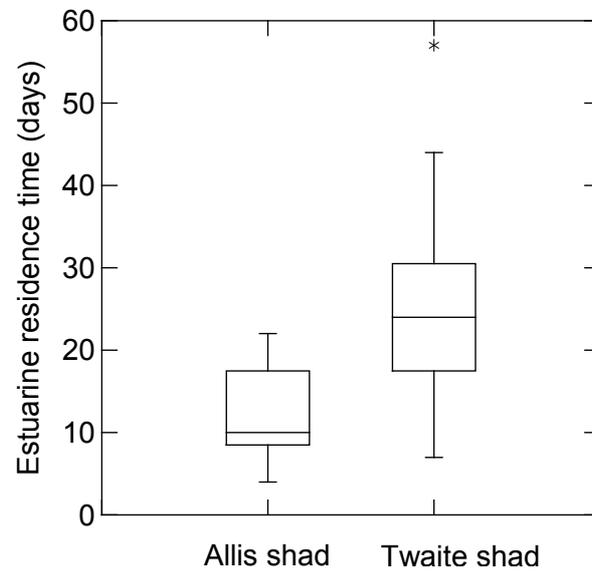


Figure 3. Time spent in the Gironde estuary (in days) before juvenile seaward migration, for both species. The length of each box plot shows the range within which the central 50% of the valeurs fall, with the box edges at the first and third quartiles. The whiskers show the range of values that fall within $1.5 \times (\text{median} - 1^{\text{st}} \text{ quartile})$ and $1.5 \times (3^{\text{rd}} \text{ quartile} - \text{median})$.

CHAPITRE 6.
DISCUSSION GENERALE ET
CONCLUSION

Par rapport aux deux hypothèses énoncées en introduction quant à la dévalaison des juvéniles de grande alose et d'alose feinte, nous avons montré qu'une troisième était à retenir. La durée du séjour estuarien est beaucoup plus courte que les estimations avancées par Taverny (1991), ce qui a conduit à rejeter l'hypothèse de stabulation estuarienne. Pour la grande alose, nous avons montré la faible variabilité du temps de séjour en estuaire, ce qui va à l'encontre de l'hétérogénéité des temps de séjour proposée par Martin Vandembulcke (1999). Compte tenu de la faible durée du séjour estuarien, le rôle trophique de l'estuaire pour expliquer cette durée est donc limitée.

En outre, cette étude a mis clairement en évidence une utilisation du milieu différente entre ces deux espèces sympatriques dans l'estuaire de la Gironde. Ces nouvelles informations viennent en complément d'autres éléments qui marquaient déjà une utilisation différente du milieu par les deux espèces (par exemple, le préférendum pour la surface plus marqué pour la grande alose que pour l'alose feinte (Castelnaud *et al.*, 2000)).

Pour la grande alose, plusieurs éléments notables ont été mis en évidence :

- ✓ La taille au changement de compartiment (une entrée en estuaire non taille-dépendante et une sortie en mer taille-dépendante)
- ✓ L'importance des différents compartiments (un compartiment eau douce dans lequel le séjour est plus long que dans le compartiment estuarien)
- ✓ La présence d'un check sur les otolithes au moment du changement de compartiment et la mise en évidence à partir d'otolithes de subadultes d'un signal de Sr/Ca distinct entre la mer et l'estuaire
- ✓ La présence en estuaire des individus limitée au stade juvénile

Pour l'alose feinte, les éléments notables sont :

- ✓ La taille au changement de compartiment (une entrée en estuaire taille-dépendante et une sortie en mer non taille-dépendante)
- ✓ L'importance des différents compartiments (un temps de séjour en eau douce plus long qu'en estuaire mais, plus court que celui de la grande alose)
- ✓ L'absence d'un check au moment du changement de compartiment et la mise en évidence à partir d'otolithes de subadultes d'un signal de Sr/Ca mélangé entre la mer et l'estuaire
- ✓ La présence en estuaire d'individus de toute taille (et donc, de tout âge)

Ces différents éléments nous permettent de proposer un nouveau scénario de dévalaison des individus, qui amène à reconsidérer les habitats essentiels pour ces deux espèces. Pour la grande alose, dont les sites de frayère sont situés en eau douce, en amont de la zone de

marée dynamique, les juvéniles utilisent au maximum les habitats essentiels situés en eau douce. Ensuite, ils effectuent une migration rapide en estuaire pour atteindre les habitats essentiels situés en mer, plus au large que ceux de l'aloise feinte. Ils y restent jusqu'à maturité sexuelle (Fig. 73).

Pour l'aloise feinte, dont les sites de frayères sont plus aval que ceux de la grande alose, les juvéniles quittent les habitats essentiels d'eau douce dès qu'ils en ont les capacités. Ils gagnent leurs habitats essentiels de croissance qui vont leur permettre d'atteindre la maturité sexuelle. A la différence de la grande alose, ces habitats sont marins côtiers et estuariens. L'aloise feinte présente deux types de mouvement : la migration qui permet aux individus de passer d'un habitat essentiel à un autre et des déplacements d'individus au sein de l'habitat essentiel estuarien-côtier. Le temps de séjour en estuaire des juvéniles avant la sortie en mer que nous avons étudié dans ce travail est en fait la résultante de ces deux types de mouvement (Fig. 73).

Du fait de la position des habitats de croissance de l'aloise feinte entre deux compartiments, nous avons pu mettre en évidence des déplacements d'individus au sein de cet habitat estuarien-côtier. Il reste maintenant à étudier les déplacements au sein de l'habitat essentiel d'eau douce pour l'aloise feinte et au sein des habitats essentiels de la grande alose (Fig. 73).

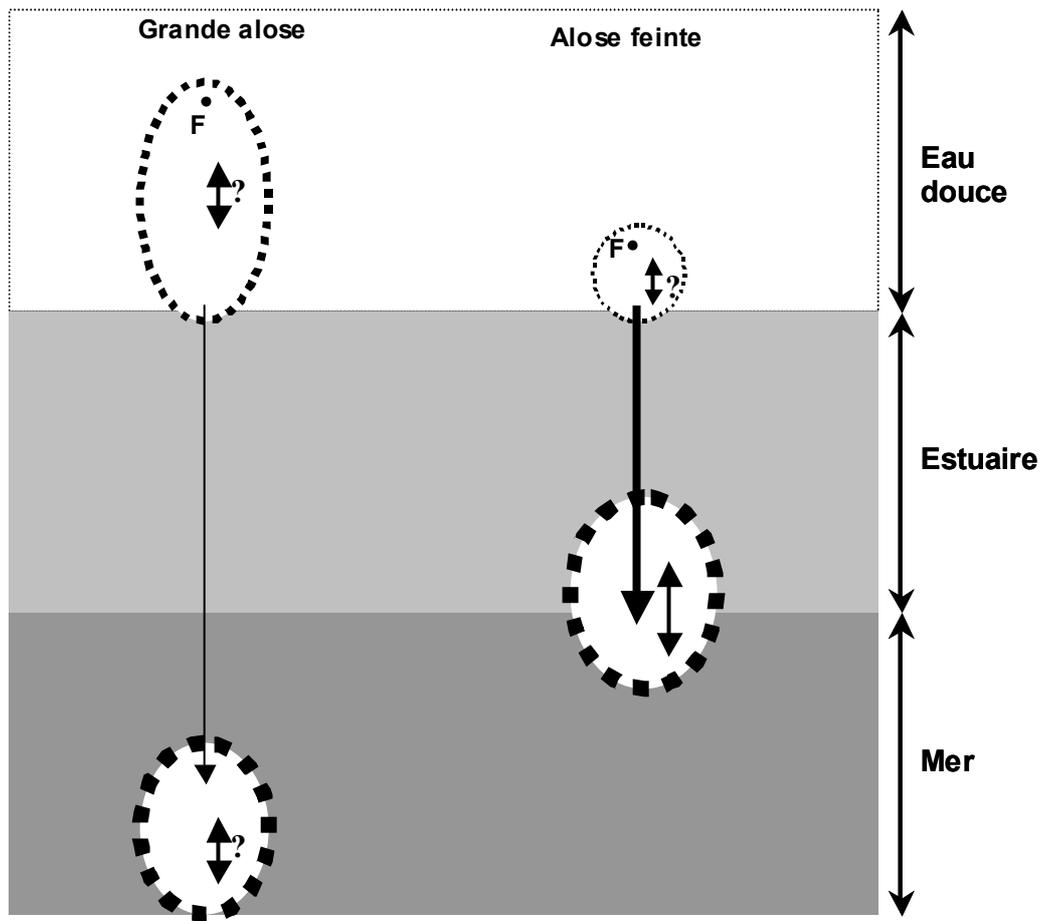


Fig. 73 : Scénario de dévalaison des grandes aloses et des aloses feintes dans l'estuaire de la Gironde. Pour la grande alose, le temps de séjour estuarien correspond à la migration^a des individus. Pour l'aloise feinte, il correspond à la migration et aux déplacements^b des individus.

F. Position relative des sites de frayères

 Habitats essentiels associés aux différents compartiments de salinité (étendue arbitrairement fixée)
L'épaisseur des contours est proportionnelle au temps passé dans ces habitats

 Passage du compartiment « eau douce » au compartiment « mer »
L'épaisseur est proportionnelle à la durée du séjour estuarien avant la 1^{ère} sortie en mer

 Déplacement des individus au sein d'un même habitat essentiel

 Déplacements qui restent à étudier...

^a « Migration » au sens proposé au chapitre 1 c'est-à-dire le mouvement des individus d'un habitat essentiel à un autre.

^b « Déplacement » au sens proposé au chapitre 1 c'est-à-dire le mouvement des individus au sein d'un même habitat essentiel.

Différents points restent maintenant à éclaircir :

Pour la grande alose, l'estuaire est utilisé comme un corridor, au sens d'élément du milieu qui joue un rôle dans le flux des individus au sein du paysage. Si l'estuaire n'avait qu'un rôle de transit des individus, on peut se demander pourquoi le temps de séjour en estuaire est en moyenne de 13 jours et non de moins. Ces résultats suggèrent un rôle autre de l'estuaire dans la dévalaison des individus, qu'il reste à définir.

Pour l'alose feinte, deux points majeurs doivent être soulignés. Nos travaux indiquent que l'habitat essentiel de croissance pour l'alose feinte n'est pas uniquement côtier mais est également estuarien. Il reste donc à délimiter la limite amont de cet habitat en estuaire. Même si les aloses sont sensibles aux manipulations, on peut tout de même envisager des suivis télémétriques, notamment à l'aide de marques à mémoire, qui enregistrent les conditions du milieu (ex. Godø & Michalsen, 2000).

En outre, dans le cadre de ce travail, nous n'avons pas pu trancher de façon définitive sur la possibilité que certaines aloses feintes restent en mer alors que les autres effectuent des déplacements entre la mer et l'estuaire. Pour certaines espèces comme pour le bar rayé ou la truite commune, les individus d'une même population peuvent adopter des caractéristiques migratoires différentes, qui les différencient en groupes appelés « contingents » (Secor, 1999; Zlokovitz *et al.*, 2003; Cucherousset *et al.*, 2005). Dans cette étude, l'analyse du rapport Sr/Ca n'a pas apporté de réponse à cette question, la détection de ces déplacements sur l'otolithe étant fortement soumise à la durée de ceux-ci. Là encore, il semble qu'un suivi télémétrique puisse apporter des éléments de réponse.

Sous les conditions actuelles, les tactiques de dévalaison mises en évidence dans le cadre de ce travail sont les « gagnantes ». Dans le contexte du changement climatique (Drinkwater, 2005), on peut s'interroger sur les capacités des deux espèces à s'adapter aux nouvelles conditions du milieu. Pour une année donnée, nos résultats montrent des caractéristiques de dévalaison généralement plus variables pour l'alose feinte que pour la grande alose, ce qui suggère une plus grande plasticité de l'alose feinte par rapport à la grande alose, rejoignant ainsi les résultats de la génétique (Alexandrino & Boisneau, 2000).

De plus, il serait intéressant d'étendre l'approche rétrospective de la dévalaison à d'autres bassins versants de façon à voir si les tactiques gagnantes sont comparables ou non. Cela permettrait également de mieux comprendre l'importance des contraintes internes aux individus ou des caractéristiques externes sur la durée du séjour estuarien chez la grande alose.

Enfin, les résultats de ce travail donnent de nouvelles pistes pour la gestion de la grande alose. Martin Vandembulcke (1999) a établi un modèle de population de la grande alose de la Gironde, grâce auquel le nombre de géniteurs susceptibles de revenir est estimé à partir du nombre de juvéniles. Taverny (1991) approximait le nombre total de juvéniles d'une cohorte à partir du maximum d'individus capturés en estuaire. Martin Vandembulcke (1999) a amélioré cette estimation en sommant l'ensemble des pics de migration détectés pour une cohorte donnée. Dans le cadre de ce travail, nous avons mis en évidence que seuls les juvéniles qui adoptent les tactiques gagnantes survivent jusqu'au stade géniteur. Ce travail permet déjà de réviser le modèle en intégrant le nouveau patron de dévalaison et en incluant une fenêtre environnementale. Mieux définir la fenêtre environnementale associée à la dévalaison doit permettre de faire une meilleure approximation du nombre de juvéniles à considérer dans le modèle.

BIBLIOGRAPHIE

- Acolas, M.L., Veron, V., Jourdan, H., Bégout, M.L., Sabatié, M.R., & Baglinière, J.L. (2006) 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**, 476-484.
- Ahrenholz, D.W., Fitzhugh, G.R., Rice, J.A., Nixon, S.W., & Pritchard, W.C. (1995) Confidence of otolith ageing through the juvenile stage for Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Fishery Bulletin*, **93**, 209-216.
- Ahrenholz, D.W., Squires, D.D., Rice, J.A., Nixon, S.W., & Fitzhugh, G.R. (2000) Periodicity of increment formation in otoliths of overwintering postlarval and prejuvenile Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Fishery Bulletin*, **98**, 421-426.
- Alexandrino, P., Ferrand, N., & Rocha, J. (1996) Genetic polymorphism of a haemoglobin chain and adenosine deaminase in European shads: evidence for the existence of two distinct genetic entities with natural hybridization. *Journal of Fish Biology*, **48**, 447-456.
- Alexandrino, P. & Boisneau, P. (2000). Diversité génétique. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)* (ed Cemagref-Inra), pp. 179-275, Paris.
- Alshuth, S. (1988) Daily growth increments on otoliths of laboratory-reared sprat *Sprattus sprattus* L., larvae. *Meeresforsch*, **32**, 23-29.
- Anonyme (1979). Etude halieutique de l'estuaire de la Gironde. CTGREF div. ALA Bordeaux, 189 p.
- Aprahamian, M.W. (1988) The biology of the twaite shad, *Alosa fallax fallax* (Lacépède), in the Severn estuary. *Journal of Fish Biology*, **33**, 141-152.
- Aprahamian, M.W. (1989) The diet of juvenile and adult twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède) from the rivers Severn and Wye (Britain). *Hydrobiologia*, **179**, 173-182.
- Aprahamian, M.W. & Aprahamian, C.D. (1990) Status of the genus *Alosa* in the British Isles; past and present. *Journal of Fish Biology*, **37(Supplement A)**, 257-258.
- Aprahamian, M.W. & Aprahamian, C.D. (2001) The influence of water temperature and flow on year class strength of twaite shad (*Alosa fallax fallax*) from the River Severn, England. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 953-972.
- Aprahamian, M.W., Aprahamian, C.D., Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., & Alexandrino, P. (2003a). *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp. Literature review and bibliography. R&D Technical report, 349 p.
- Aprahamian, M.W., Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., Alexandrino, P., Thiel, R., & Aprahamian, C.D. (2003b). Biology, status, and conservation of the anadromous Atlantic twaite shad *Alosa fallax fallax*. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (eds K.E. Limburg & J.R. Waldman), Vol. 35, pp. 103-124. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Arai, T., Otake, T., & Tsukamoto, K. (1997) Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series*, **161**, 17-22.
- Arai, T., Otake, T., & Tsukamoto, K. (2000) Timing of metamorphosis and larval segregation of the Atlantic eels *Anguilla rostrata* and *A. anguilla*, as revealed by otolith microstructure and microchemistry. *Marine Biology*, **137**, 39-45.
- Arneri, E., Colella, S., & Giannetti, G. (2001) Age determination and growth of turbot and brill in the Adriatic Sea: reversal of the seasonal pattern of otolith zone formation. *Journal of Applied Ichthyology*, **17**, 256-261.
- Assis, C.A. (1990) Threats to the survival of anadromous fishes in the River Tagus, Portugal. *Journal of Fish Biology*, **37 (part A)**, 225-226.
- Bach, P. & Chauvelon, P. (1991). Rétrocalcul en otolithométrie sans contrainte de standardisation de l'axe de lecture. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés* (eds

- J.L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand & F. Meunier), pp. 129-138. ORSTOM-INRA, Paris.
- Bacon, C.R., Weber, P.K., Larsen, K.A., Reisenbichler, R., Fitzpatrick, J.A., & Wooden, J.L. (2004) Migration and rearing histories of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) determined by ion microprobe Sr isotope and Sr/Ca transects of otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 2425-2439.
- Baglinière, J.L. (2000). Le genre *Alosa* sp. In *Les aloses Alosa alosa et Alosa fallax spp* (ed Cemagref-Inra), pp. 3-30, Paris.
- Baglinière, J.L. & Elie, P. (2000) *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)*. Ecobiologie et variabilité des populations., Cemagref - INRA edn., Paris, 275 p.
- Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., Aprahamian, M.W., Alexandrino, P.J., Aprahamian, C.D., Assis, C.A., Cassou-Leins, J.J., Le Corre, M., Mennesson-Boisneau, C., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E., & Teixeira, C. (2001) Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez les aloses (*Alosa* sp.) de la façade Atlantique-Est et de la Méditerranée-Ouest. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **357/360**, 485-530.
- Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., Rochard, E., Alexandrino, P., & Aprahamian, M.W. (2003). The allis shad *Alosa alosa* : biology, ecology, range and status of populations. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (eds K.E. Limburg & J.R. Waldman), Vol. 35, pp. 85-102. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Bailey, K.M. & Stehr, C.L. (1988) The effects of feeding periodicity and ration on the rate of increment formation in otoliths of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **122**, 147-161.
- Bailey, K.M. & Houde, H.D. (1989) Predation on eggs and larvae of marine fishes and recruitment problem. *Advances in Marine Biology*, **25**, 1-83.
- Barnabé, G. (1991) *Bases biologiques et écologiques de l'aquaculture* Lavoisier-Tec&Doc, Paris, 500 p.
- Bath, G.E., Thorrold, S.R., Jones, C.M., Campana, S.E., McLaren, J.W., & Lam, J.W.H. (2000) Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **64**, 1705-1714.
- Baumann, H., Peck, M.A., & Herrmann, J. (2005) Short-term decoupling of otolith and somatic growth induced by food level changes in postlarval Baltic sprat, *Sprattus sprattus*. *Marine and Freshwater Research*, **56**, 539-547.
- Beamish, R.J. & Mac Farlane, G.A. (1983) The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Transactions of the American Fisheries Society*, **112**, 735-743.
- Beckman, B.R., Dickhoff, W.W., & Zaugg, W.S. (1999) Growth, smoltification and smolt-to-adult return of spring chinook salmon from hatcheries on the Deschutes River, Oregon. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**, 1125-1150.
- Beguer, M. (2005). Analyse de l'importance relative du régime thermique et des caractéristiques des bassins versants dans la distribution des assemblages de poissons migrateurs amphihalins de l'Europe de l'Ouest. Mémoire de Master 2. Université de Bordeaux 1, Bordeaux, 33 p.
- Belaud, A., Carrette, A., Cassou-Leins, F., & Cassou-Leins, J.J. (2001) Spawning site selection by atlantic shad (*Alosa alosa* L.) in the middle Garonne stream. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 869-880.
- Bellariva, G. (1998) Contribution à l'étude du déroulement de la migration et de la reproduction de la grande alose (*Alosa alosa* L.) en Garonne. Etude prospective de la dévalaison des juvéniles. Thèse de doctorat, Université de Toulouse, 114 p.

- Bentzen, P., Leggett, W.C., & Brown, G.G. (1993) Genetic relationships among the shads (*Alosa*) revealed by mitochondrial DNA analysis. *Journal of Fish Biology*, **43**, 909-901.
- Berggren, T.J. & Filardo, M.J. (1993) An analysis of variables influencing the migration of juvenile salmonids in the Columbia river basin. *North American Journal of Fisheries Management*, **13**, 48-63.
- Bohlin, T., Dellefors, C., & Faremo, U. (1996) Date of smolt migration depends on body-size but not age in wild sea-run brown trout. *Journal of Fish Biology*, **49**, 157-164.
- Boigontier, B. & Mounié, D. (1984) Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune bento-démersale et pélagique en Gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire: le Blayais (Gironde). Thèse de doctorat, ENSAT, Toulouse, 491 p.
- Boisneau, P., Mennesson-Boisneau, C., & Baglinière, J.L. (1990) Description d'une frayère et comportement de reproduction de la grande alose (*Alosa alosa* L.) dans le cours supérieur de la Loire. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **316**, 15-23.
- Boisneau, P., Mennesson-Boisneau, C., & Guyomard, R. (1992) Electrophoretic identity between allis shad, *Alosa alosa* (L) and tacits shads, *Alosa fallax* (Lacépède). *Journal of Fish Biology*, **40**, 731-738.
- Borelli, G., Guibolini, M.E., Mayer-Gostan, N., Priouzeau, F., De Pontual, H., Allemand, D., Puverel, S., Tambutte, E., & Payan, P. (2003) Daily variations of endolymph composition: relationship with the otolith calcification process in trout. *The Journal of Experimental Biology*, **206**, 2685-2692.
- Boudou, A. (2002). Approche intégrée de la contamination des réseaux trophiques dans l'estuaire de la Gironde. In *Rapport final LITEAU Gironde : rôle de la dynamique des masses d'eau et des sédiments fins dans les transferts chimiques et biologiques dans l'estuaire* (ed P. Castaing), pp. 162-250.
- Bradford, M.J. & Geen, G.H. (1987). Size and growth of juvenile chinook salmon back-calculated from otolith growth increments. In *Age and growth of fish* (eds R.C. Summerfelt & E.H. Gordon), pp. 453-461. Iowa state university press/Ames.
- Brophy, D., Danilowicz, B.S., & Jeffries, T.E. (2003) The detection of elements in larval otoliths from Atlantic herring using laser ablation ICP-MS. *Journal of Fish Biology*, **63**, 990-1007.
- Brosse, L. (2003) Caractérisation des habitats des juvéniles d'esturgeon européen, *Acipenser sturio*, dans l'estuaire de la Gironde : relations trophiques, hiérarchisation et vulnérabilité des habitats. Thèse de doctorat, Université de Toulouse III, 258 p.
- Buard, C. (2002). Ecologie des jeunes stades de grande alose (*Alosa alosa*) au cours de leur dévalaison. Techniques d'échantillonnage et étude particulière sur le site de Golfech. Rapport de DESS Exploitation des ressources vivantes côtières, Caen, 56 p.
- Budzinski, H., Goursolle, R., & Lemenach, K. (2002). Etude de la contamination des réseaux trophiques estuariens en PCB : application à l'estuaire de la Gironde. In *Rapport final LITEAU Gironde : rôle de la dynamique des masses d'eau et des sédiments fins dans les transferts chimiques et biologiques dans l'estuaire* (ed P. Castaing), pp. 245-250.
- Burel, F. & Baudry, J. (2000) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications* Tec & Doc, Paris, 359 p.
- Cadotte, M.W. & Fukami, T. (2005) Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecology Letters*, **8**, 548-557.
- Caillart, B. & Morize, E. (1989) Etude du rythme de dépôt des microstries sur les otolithes d'un Serranidé tropical, *Epinephelus microdon* (Bleeker), à l'aide d'un marqueur fluorescent : l'oxytétracycline. *Aquatic Living Resources*, **2**, 255-261.

- Campana, S.E. (1983) Feeding periodicity and the production of daily growth increments in otoliths of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and starry flounder (*Platichthys stellatus*). *Canadian Journal of Zoology*, **61**, 1591-1597.
- Campana, S.E. (1984) Microstructural growth patterns in the otoliths of larval and juvenile starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 1507-1512.
- Campana, S.E. & Neilson, J.D. (1985) Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 1014-1032.
- Campana, S.E., Gagné, J.A., & Munro, J. (1987) Otolith microstructure of larval herring (*Clupea harengus*) : image or reality? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **44**, 1922-1929.
- Campana, S.E. (1990) How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**, 2219-2227.
- Campana, S.E. & Moksness, E. (1991) Accuracy and precision of age and hatch date estimates from otolith microstructure examination. *ICES Journal of Marine Science*, **48**, 303-316.
- Campana, S.E. (1992). Measurement and interpretation of the microstructure of fish otoliths. In *Otolith microstructure examination and analysis* (eds D.K. Stevenson & C. S.E.), Vol. 117, pp. 59-71. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Campana, S.E. & Jones, C. (1992). Analysis of otolith microstructure data. In *Otolith microstructure examination and analysis* (eds D.K. Stevenson & C. S.E.), Vol. 117, pp. 73-100. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Campana, S.E., Fowler, A.J., & Jones, C.M. (1994) Otolith elemental fingerprinting for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser-ablation ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 1942-1950.
- Campana, S.E., Gagné, J.A., & McLaren, J.W. (1995) Elemental fingerprinting of fish otoliths using ID-ICPMS. *Marine Ecology Progress Series*, **122**, 115-120.
- Campana, S.E., Thorrold, S.R., Jones, C., Gunther, D., Tubrett, M., Longerich, H., Jackson, S., Halden, N., Kalish, J.M., Piccoli, P.M., De Pontual, H., Troadec, H., Panfili, J., Secor, D.H., Severin, K.P., Sie, S.H., Thresher, R.E., Teesdale, W.J., & Campbell, J.L. (1997) Comparison of accuracy, precision, and sensitivity in elemental assays of fish otoliths using the electron microprobe, proton-induced X-ray emission, and laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 2068-2079.
- Campana, S.E. (1999) Chemistry and composition of fish otoliths : pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series*, **188**, 263-297.
- Campana, S.E. (2001) Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, **59**, 197-242.
- Campana, S.E. & Thorrold, S.R. (2001) Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 30-38.
- Casas, M.C. (1998) Increment formation in otoliths of slow-growing winter flounder (*Pleuronectes americanus*) larvae in cold water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 162-169.
- Cassou-Leins, F. & Cassou-Leins, J.J. (1981) Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'alose *Alosa alosa* L. Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique, Toulouse, 382 p.
- Cassou-Leins, F., Cassou-Leins, J.J., Dauba, F., & Lejolivet, C. (1988). Réserve naturelle de la frayère d'alose d'Agen, campagne 1988, étude de l'alevin *Alosa alosa* L., répartition,

- croissance, régime alimentaire. Rapport de Lycée Agricole. ENSAT, Montauban, 24 p.
- Cassou-Leins, J.J., Cassou-Leins, F., Boisneau, P., & Baglinière, J.L. (2000). La reproduction. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)* (ed Cemagref-Inra), pp. 73-92, Paris.
- Castelnaud, G. & Rochard, E. (1996). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi statistique 1994 - étude de la faune circulante 1995. Etude Cemagref, Groupement de Bordeaux, Etude n°15, 152 p.
- Castelnaud, G., Lambert, P., & Rochard, E. (1998). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi statistique 1996 - étude de la faune circulante 1997. Etude Cemagref, Groupement de Bordeaux, Etude n°97, 163 p.
- Castelnaud, G., Rochard, E., & Gazeau, C. (1999). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi des captures 1997 - étude de la faune circulante 1998. Etude Cemagref, Groupement de Bordeaux, Etude n°41, 172 p.
- Castelnaud, G., Rochard, E., & Gazeau, C. (2000). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi des captures 1998 - étude de la faune circulante 1999. Etude Cemagref, groupement de Bordeaux, Etude n°56, 180 p.
- Castelnaud, G., Girardin, M., & Rochard, E. (2001a). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi des captures 1999 - étude de la faune circulante 2000. Etude Cemagref, groupement de Bordeaux, Etude n°71, 186 p.
- Castelnaud, G., Rochard, E., & Le Gat, Y. (2001b) Analyse de la tendance de l'abondance de l'alose *Alosa alosa* en Gironde à partir de l'estimation d'indicateurs halieutiques sur la période 1977-1998. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 989-1015.
- Caswell, P.A. & Aprahamian, M.W. (2001) Use of river habitat survey to determine the spawning habitat characteristics of twaite shad (*Alosa fallax fallax*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 919-929.
- Cermeno, P., Uriarte, A., de Murguia, A.M., & Morales-Nin, B. (2003) Validation of daily increment formation in otoliths of juvenile and adult European anchovy. *Journal of Fish Biology*, **62**, 679-691.
- Chang, W.Y.B. (1982) A statistical method for evaluating the reproductibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**, 1208-1210.
- Chanseau, M., Castelnaud, G., Carry, L., Martin-Vandembulcke, D., & Belaud, A. (2005) Essai d'évaluation du stock de géniteurs d'alose *Alosa alosa* du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne sur la période 1987-2001 et comparaison de différents indicateurs d'abondance. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **374**, 1-19.
- Chesney, E.J., McKee, B.M., Blanchard, T., & Chan, L.H. (1998) Chemistry of otoliths from juvenile menhaden *Brevoortia patronus*: evaluating strontium, strontium:calcium and strontium isotope ratios as environmental indicators. *Marine Ecology Progress Series*, **171**, 261-273.
- Chittenden, M.E. (1972) Responses of young American shad, *Alosa sapidissima*, to low temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society*, **4**, 680-685.
- Claridge, P.N. & Gardner, D.C. (1978) Growth and movements of the twaite shad *Alosa fallax* Lacépède in the Severn estuary. *Journal of Fish Biology*, **12**, 203-211.
- Clarke, L.M. & Friedland, K.D. (2004) Influence of growth and temperature on strontium deposition in the otoliths of Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, **65**, 744-759.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., & Nichols, J.D. (2001) *Dispersal* Oxford University Press, New York, 452 p.

- Collares-Pereira, M.J., Sales Luís, T., Pedrosa, N., Santos-Reis, M., & Cowx, I.G. (1999) Observations on the ecology of a landlocked population of allis shad in Aguieira Reservoir, Portugal. *Journal of Fish Biology*, **55**, 658-664.
- Costa, M.J., Almeida, P.R., Domingos, I.M., Costa, J.L., Correia, M.J., Chaves, M.L., & Teixeira, C.M. (2001) Present status of the main shads' populations in Portugal. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 1109-1116.
- Côté, Y. & Pomerleau, C. (1985) Survie et dispersion d'alevins de saumon atlantique (*Salmo salar*) ensemencés en milieu naturel. *Naturaliste Canadien*, **112**, 549-557.
- Cowan, J.H., Houde, E.D., & Rose, K.A. (1996) Size-dependent vulnerability of marine fish larvae to predation : an individual-based numerical experiment. *ICES Journal of Marine Science*, **53**, 23-37.
- Crecco, V.A. & Savoy, T.F. (1984) Effects of fluctuations in hydrographic conditions on year-class strength of American shad (*Alosa sapidissima*) in the Connecticut river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**, 1216-1223.
- Crivelli, A.J. & Poizat, G. (2001) Timing of migration and exceptional growth of YOY *Alosa fallax rhodanensis* (Roule, 1924) in a lagoon in southern France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 761-772.
- Croze, O. & Larinier, M. (1999) Etude du comportement de smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) au niveau de la prise d'eau de l'usine hydroélectrique de Pointis sur Garonne et estimation de la dévalaison au niveau du barrage de Rodère. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **353/354**, 141-156.
- Cucherousset, J., Ombredane, D., Charles, K., Marchand, F., & Baglinière, J.L. (2005) A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 1600-1610.
- Cury, P. & Roy, C. (1989) Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 670-680.
- Daubas, M. (2004). Estimation d'âge des géniteurs de grande alose (*Alosa alosa*) et d'alose feinte (*Alosa fallax*) dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne de l'année 2003. Stage de Deug 2ème année. Université de Bordeaux 1, 14 p.
- Daverat, F., Tomas, J., Lahaye, M., Palmer, M., & Elie, P. (2005) Tracking continental habitat shifts of eels using Sr/Ca ratios: validation and application to the coastal, estuarine and riverine eels of the Gironde-Garonne-Dordogne watershed. *Marine and Freshwater Research*, **56**, 619-627.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P., & Leconte, M. (2005) Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **64**, 171-184.
- De Groot, S.J. (1990) The former allis and twaite shad fisheries of the lower Rhine, The Netherlands. *Journal of Applied Ichthyology*, **6**, 252-256.
- De Pontual, H., Lagardère, F., Troadec, H., Batel, A., Désaunay, Y., & Koutsikopoulos, C. (2000) Otoliths imprinting of sole (*Solea solea*) from the Bay of Biscay (France) : a tool to discriminate individuals from nursery origins? *Oceanologica Acta*, **23**, 497-514.
- De Pontual, H. & Geffen, A. (2002). Microchimie de l'otolithe. In *Manuel de sclérochronologie des poissons* (eds J. Panfili, H. De Pontual, H. Troadec & P.J. Wright), pp. 243-303.
- Deegan, L.A. (1990) Effects of estuarine environmental conditions on population dynamics of young-of-the-year gulf menhaden. *Marine Ecology Progress Series*, **68**, 195-205.
- Degens, E.T., Deuser, W.G., & Haedrich, R.L. (1969) Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biology*, **2**, 105-113.

- Douchement, C. (1981) Les aloses des fleuves français, *Alosa fallax* L., 1803 et *Alosa alosa* L., 1758; biométrie, écobiologie: autonomie des populations. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Perpignan, 377 p.
- Drinkwater, K.F. (2005) The response of Atlantic cod (*Gadus morhua*) to future climate change. *ICES Journal of Marine Science*, **62**, 1327-1337.
- Durrieu, G., Maury-Brachet, R., Girardin, M., Rochard, E., & Boudou, A. (2005a) Contamination by heavy metals (Cd, Zn, Cu, and Hg) of eight fish species in the Gironde estuary (France). *Estuaries*, **28**, 581-591.
- Dutil, J.D., Besner, M., & McCormick, S.D. (1987) Osmoregulatory and ionoregulatory changes and associated mortalities during the transition of maturing American eels to a marine environment. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 175-190.
- Eckmann, R. (2000) The influence of photoperiod and feeding frequency on the distinctness of daily otolith increments in larval whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Limnologica*, **30**, 102-105.
- Elfman, M., Limburg, K.E., Krisiansson, P., Svedäng, H., Westin, L., Wickström, H., Malmqvist, K., & Pallon, J. (2000) Complex life histories of fishes revealed through natural information storage devices : case studies of diadromous events as recorded by otoliths. *Nuclear Instruments and Methods, Physics Research B* **161-163**, 877-881.
- Elie, P. (1997). Restauration de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*. Rapport final Life *Sturio*. Etude Cemagref Bordeaux N°24, 381 p.
- Elliott, J.M. (1991) Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Freshwater Biology*, **25**, 61-70.
- Elsdon, T.S. & Gillanders, B.M. (2006) Temporal variability in strontium, calcium, barium, and manganese in estuaries: Implications for reconstructing environmental histories of fish from chemicals in calcified structures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **66**, 147-156.
- Epifanio, J.M., Smouse, P.E., Kobak, C.J., & Brown, B.L. (1995) Mitochondrial DNA divergence among populations of American shad (*Alosa sapidissima*): how much variation is enough for mixed stock analysis? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1688-1702.
- Farrell, J. & Campana, S.E. (1996) Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **115**, 103-109.
- Feet, P.O., Ugland, K.I., & Mokness, E. (2002) Accuracy of age estimates in spring spawning herring (*Clupea harengus* L.) reared under different prey densities. *Fisheries Research*, **56**, 59-67.
- Fitzhugh, G.R. & Nixon, S.W. (1997) Temperature effects on otolith microstructure and birth month estimation from otolith increment patterns in Atlantic menhaden. *Transactions of the American Fisheries Society*, **126**, 579-593.
- Folkvord, A., Blom, G., Johannessen, A., & Mokness, E. (2000) Growth-dependent age estimation in herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *Fisheries Research*, **46**, 91-103.
- Fontaine, M. (1975) Physiological mechanisms in the migration of marine and amphihaline fish. *Advances in Marine Biology*, **13**, 241-355.
- Forward, R.B., Tankersley, R.A., & Burke, J.S. (1996) Endogenous swimming rhythms of larval Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus* Latrobe: Implications for vertical migration. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **204**, 195-207.
- Forward, R.B. & Tankersley, R.A. (2001) Selective tidal-stream transport of marine animals. *Oceanography and marine biology, Annual Review*, **39**, 305-353.
- Fowler, A.J., Campana, S.E., Jones, C., & Thorrold, S.R. (1995) Experimental assessment of the effect of temperature and salinity on elemental composition of otoliths using

- solution-based ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1421-1430.
- Fox, C.J., Folkvord, A., & Geffen, A.J. (2003) Otolith micro-increment formation in herring *Clupea harengus* larvae in relation to growth rate. *Marine Ecology Progress Series*, **264**, 83-94.
- Francis, R.I. (1990) Back-calculation of fish length: a critical review. *Journal of Fish Biology*, **36**, 883-902.
- Frank, K.T. (1992) Demographic consequences of age-specific dispersal in marine fish populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 2222-2231.
- Friedland, K.D., Reddin, D.G., Shimizu, N., Haas, R.E., & Youngson, A.F. (1998) Strontium:calcium ratios in Atlantic salmon (*Salmo salar*) otoliths and observations on growth and maturation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 1158-1168.
- Gargett, A.E. (1997) The optimal stability "window": a mechanism underlying decadal fluctuations in North Pacific salmon stocks? *Fisheries Oceanography*, **6**, 109-117.
- Gauldie, R.W. & Nelson, D.G.A. (1990) Otolith growth in fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **97(A)**, 119-135.
- Gazeau, C., Lefrançois, T., & Rochard, E. (2001) Mise en place d'une démarche qualité dans le cadre de l'échantillonnage d'une population de grande alose (*Alosa alosa*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 1017-1024.
- Geffen, A. (1992). Validation of otolith increment deposition rate. In *Otolith microstructure examination and analysis* (eds D.K. Stevenson & S.E. Campana), Vol. 117, pp. 101-113. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Geffen, A.J. (1982) Otolith ring deposition in relation to growth rate in herring (*Clupea harengus*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae. *Marine Biology*, **71**, 317-326.
- Geffen, A.J., Pearce, N.J., & Perkins, W.T. (1998) Metal concentrations in fish otoliths in relation to body composition after laboratory exposure to mercury and lead. *Marine Ecology Progress Series*, **165**, 235-245.
- Gerken, M. & Thiel, R. (2001) Habitat use of age-0 twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède, 1803) in the tidal freshwater region of the Elbe River, Germany. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/636**, 773-784.
- Gillanders, B.M. & Kingsford, M.J. (1996) Elements in otoliths may elucidate the contribution of estuarine recruitment to sustaining coastal reef populations of a temperate reef fish. *Marine Ecology Progress Series*, **141**, 13-30.
- Gillanders, B.M. (2002a) Temporal and spatial variability in elemental composition of otoliths : implications for determining stock identity and connectivity of populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 669-679.
- Gillanders, B.M. (2002b) Connectivity between juvenile and adult fish populations: do adults remain near their recruitment estuaries? *Marine Ecology Progress Series*, **240**, 215-223.
- Gilliam, J.F. & Fraser, D.F. (2001) Movement in corridors: enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology*, **82**, 258-273.
- Girardin, M., Sautour, B., Brosse, L., Sorbe, J.C., & Rochard, E. (2001). Etude de la faune présente sur les sites de dragage et d'immersion des déblais dragués dans l'estuaire de la Gironde. Etude n° 70. Cemagref Groupement de Bordeaux, Université de Bordeaux I Laboratoire d'Océanographie Biologique, pour le port autonome de Bordeaux, 53 p.
- Girardin, M., Castelnaud, G., & Beaulaton, L. (2002). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi des captures 2000 - étude de la faune circulante 2001. Rapport pour EDF CNPE du Blayais/Etude Cemagref, groupement de Bordeaux, Cestas. n°74, 204 p.

- Girardin, M., Castelnaud, G., & Beaulaton, L. (2004). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde : suivi des captures 2002 - étude de la faune circulante 2003. Rapport pour EDF CNPE du Blayais/ Etude Cemagref, groupement de Bordeaux, Cestas. n° 91, 201 p.
- Gjørseter, H. & Øiestad, V. (1981) Growth patterns in otoliths as an indication of daily growth variations of larval herring (*Clupea harengus*) from an experimental ecosystem. *International Council for the Exploration of the Sea*, **CM 1981/ H:31**, 1-7.
- Godø, O.R. & Michalsen, K. (2000) Migratory behaviour of north-east Arctic cod, studied by use of data storage tags. *Fisheries Research*, **48**, 127-140.
- Grassé, P.P. (1958). L'oreille et ses annexes. In *Traité de zoologie - Anatomie, systématique, biologie - Agnathes et Poissons : anatomie, éthologie, systématique* (ed P.P. Grassé), Vol. XIII (Fascicule II), pp. 1063-1098. Masson & Cie, Paris.
- Gross, M.R. (1987) Evolution of diadromy in fishes. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 14-25.
- Gross, M.R., Coleman, R.M., & McDowall, R.M. (1988) Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science*, **239**, 1291-1293.
- Gross, M.R. (1996) Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, **2**, 92-98.
- Gulseth, O.A. & Nilssen, K.J. (2000) The brief period of spring migration, short marine residence, and high return rate of a Northern Svalbard population of Arctic Charr. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**, 782-796.
- Gunn, J.S., Harrowfield, I.R., Proctor, C.H., & Thresher, R.E. (1992) Electron probe microanalysis of fish otoliths - evaluation of techniques for studying age and stock discrimination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **158**, 1-36.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., & Morrison, M.L. (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, **25**, 173-182.
- Hansen, L.P. & Jonsson, B. (1989) Salmon ranching experiments in the River Imsa: effect of timing of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt migration on survival to adults. *Aquaculture*, **82**, 367-373.
- Hanski, I. (2001). Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in metapopulations. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 283-298. Oxford University Press, New York.
- Harden Jones, F.R. (1984). A view from the ocean. In *Mechanisms of migration in fishes* (eds J.D. McCleave, D.A. Arnold, J. Dodson & W.H. Neill), Vol. IV: 14, pp. 1-26. Plenum Press, New York.
- Healey, M.C. & Groot, C. (1987) Marine migration and orientation of ocean-type Chinook and Sockeye Salmon. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 298-312.
- Hendricks, M.L., Torsello, D.L., & Backman, T.W. (1994) Use of otolith microstructure to distinguish wild from hatchery-reared American shad in the Susquehanna river. *North American Journal of Fisheries Management*, **14**, 151-161.
- Høie, H., Otterlei, E., & Folkvord, A. (2004) Temperature-dependent fractionation of stable oxygen isotopes in otoliths of juvenile cod (*Gadus morhua* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **61**, 243-251.
- Howard, S.E. (1960) Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist*, **63**, 152-161.
- Hutchings, J.A. & Gerber, L.R. (2002) Sex-biased dispersal in a salmonid fish. *Proceedings of the Royal Society of London*, **269**, 2487-2493.
- Hvidsten, N.A. & Hansen, L.P. (1988) Increased recapture rate of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked as smolts at high water discharge. *Journal of Fish Biology*, **32**, 153-154.

- Ibbotson, A., Smith, J., Scarlett, P., & Aprahamian, M. (2002) Colonisation of freshwater habitats by the European eel *Anguilla anguilla*. *Freshwater Biology*, **47**, 1696-1706.
- Ims, R.A. & Hjermann, D.Ø. (2001). Condition-dependent dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 203-216. Oxford University Press, New York.
- Ingram, B.L. & Sloan, D. (1992) Strontium isotopic composition of estuarine sediments as paleosalinity-paleoclimate indicator. *Science*, **255**, 68-72.
- Jatteau, P., Bardonnet, A., Belaud, A., Dauba, F., Sabatié, M.R., & Véron, V. (2004). Ecologie des jeunes stades d'*Alosa alosa* - contribution à la connaissance des habitats colonisés avant la dévalaison. Etude Cemagref Groupement de Bordeaux N°92, 64 p.
- Jatteau, P. & Rouault, T. (2004). Guideline for shad program in North Rhine Westfalia: controlled reproduction, eggs and larvae productions of allis shad *Alosa alosa*. Etude Cemagref N°94, Bordeaux, 33 p.
- Jessop, B.M., Shiao, J.C., Iizuka, Y., & Tzeng, W.N. (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series*, **233**, 217-229.
- Jones, C. (1986) Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fishery Bulletin*, **84**, 91-103.
- Jones, C. & Brothers, E.B. (1987) Validation of the otolith increment aging technique for striped bass, *Morone saxatilis*, larvae reared under suboptimal feeding conditions. *Fishery Bulletin*, **85**, 171-178.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. (1993) Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **3**, 348-365.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J.H. (1993) Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology*, **43**, 1-16.
- Jonsson, B., Waples, R.S., & Friedland, K.D. (1999) Extinction considerations for diadromous fishes. *ICES Journal of Marine Science*, **56**, 405-409.
- Kafemann, R., Adlerstein, S., & Neukamm, R. (2000) Variation in otolith strontium and calcium ratios as an indicator of life-history strategies of freshwater fish species within a brackish water system. *Fisheries Research*, **46**, 313-325.
- Kalish, J.M. (1989) Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **132**, 151-178.
- Kalish, J.M. (1990) Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids. *Fishery Bulletin*, **88**, 657-666.
- Kalish, J.M. (1991) Determinants of otolith chemistry : seasonal variation in the composition of blood plasma, endolymph and otoliths of bearded rock cod *Pseudophycis barbatus*. *Marine Ecology Progress Series*, **74**, 137-159.
- Katayama, S., Radtke, R.L., Omori, M., & Shafer, D.J. (2000) Coexistence of anadromous and resident life history styles of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Lake Ogawara, Japan, as determined by analyses of otolith structure and strontium : calcium ratios. *Environmental biology of fishes*, **58**, 195-201.
- Katz, H.M. (1978) Circadian rythms in juvenile american shad, *Alosa sapidissima*. *Journal of Fish Biology*, **12**, 609-614.
- Keith, P., Allardi, J., & Moutou, B. (1992) *Livre rouge des espèces menacées de poissons d'eau douce de France et bilan des introductions*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Conseil Supérieur de la Pêche, Cemagref et Ministère de l'Environnement, Paris, 111 p.

- Kennedy, B.P., Klaue, A., Blum, J.D., Folt, C.L., & Nislow, K.H. (2002) Reconstructing the lives of fish using Sr isotopes in otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 925-929.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., & Mortensen, E. (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* L. : a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 1-59.
- Klumb, R.A., Bozek, M.A., & Fries, R.V. (1999) Validation of the Dahl-Lea and Fraser-Lee back calculation models by using oxytetracycline-marked bluegills and bluegills green sunfish hybrids. *North American Journal of Fisheries Management*, **19**, 504-514.
- Kraus, R.T. & Secor, D.H. (2004) Incorporation of strontium into otoliths of an estuarine fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **302**, 85-106.
- Krebs, C.J. (2001) *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*, 5th edn. Cummings, B, San Francisco, California, 695 p.
- Laine, A.O., Momot, W.T., & Ryan, P.A. (1991) Accuracy of using scales and cleithra for aging northern pike from an oligotrophic Ontario lake. *North American Journal of Fisheries Management*, **11**, 220-225.
- Lambert, P., Pronier, O., Rochard, E., & Martin-Vandembulcke, D. (1997). Analyse des données issues du suivi de la faune circulante aux abords de la Centrale de Braud et Saint-Louis. Cas des juvéniles d'aloses (*Alosa alosa*), des crevettes blanches (*Palaemon longirostris*) et des civelles d'anguilles (*Anguilla anguilla*). Rapport d'étude Cemagref-EDF n°28, Bordeaux, 36 p.
- Lambert, P., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E., Bellariva, G., & Castelnaud, G. (2001) Age of migration for spawners from three cohorts of allis shad (*Alosa alosa*) in the Gironde watershed. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 973-987.
- Lambert, P. (2005) Exploration multiscalaire des paradigmes de la dynamique de la population d'anguilles européennes à l'aide d'outils de simulation. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux 1, 219 p.
- Lambin, X., Aars, J., & Piertney, S.B. (2001). Dispersal, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 110-122. Oxford University Press, New York.
- Langton, R.W., Steneck, R.S., Gotceitas, V., Juanes, F., & Lawton, P. (1996) The interface between fisheries research and habitat management. *North American Journal of Fisheries Management*, **16**, 1-7.
- Larinier, M. & Travade, F. (1999) La dévalaison des migrateurs : problèmes et dispositifs. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **353/354**, 181-210.
- Leach, S.D. & Houde, E.D. (1999) Effects of environmental factors on survival, growth, and production of American shad larvae. *Journal of Fish Biology*, **54**, 767-786.
- Lecomte, F. & Dodson, J.J. (2005) Distinguishing trophic and habitat partitioning among sympatric populations of the estuarine fish *Osmerus mordax* Mitchill. *Journal of Fish Biology*, **66**, 1601.
- Lecorre, M. (1999) Eco-biologie et génétique des populations d'aloses (*Alosa fallax* spp) de la Méditerranée française. Thèse de doctorat, ENSA Rennes, 189 p.
- Lecorre, M., Alexandrino, P., Sabatie, M.R., Aprahamian, M., & Bagliniere, J.L. (2005) Genetic characterisation of the Rhodanian twaite shad, *Alosa fallax rhodanensis*. *Fisheries Management and Ecology*, **12**, 275-282.

- Leggett, W.C. & Whitney, R.R. (1972) Water temperature and the migrations of American shad. *Fishery Bulletin*, **70**, 659-670.
- Leguen, I., Véron, V., Sevellec, C., Azam, D., Sabatié, M.R., Prunet, P., & Baglinière, J.L. (2006) Development of hypoosmoregulatory ability in allis shad *Alosa alosa*. *Journal of Fish Biology*.
- Leonard, J.B.K., Norieka, J.F., Kynard, B., & McCormick, S.D. (1999) Metabolic rates in an anadromous clupeid, the American shad (*Alosa sapidissima*). *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, **169**, 287-295.
- Limburg, K.E. (1995) Otolith strontium traces environmental history of subyearling American shad *Alosa sapidissima*. *Marine Ecology Progress Series*, **119**, 25-35.
- Limburg, K.E. & Ross, R.M. (1995) Growth and mortality rates of larval American shad, *Alosa sapidissima*, at different salinities. *Estuaries*, **18**, 335-340.
- Limburg, K.E. (1996) Growth and migration of 0-year American shad (*Alosa sapidissima*) in the Hudson River estuary : otolith microstructural analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 220-238.
- Limburg, K.E., Pace, M.L., Fischer, D., & Arend, K.K. (1997) Consumption, selectivity, and use of zooplankton by larval striped bass and white perch in a seasonally pulsed estuary. *Transactions of the American Fisheries Society*, **126**, 607-621.
- Limburg, K.E., Pace, M.L., & Arend, K.K. (1999) Growth, mortality, and recruitment of larval *Morone* spp. in relation to food availability and temperature in the Hudson River. *Fishery Bulletin*, **97**, 80-91.
- Limburg, K.E. (2001) Through the gauntlet again : demographic restructuring of American shad by migration. *Ecology*, **82**, 1584-1596.
- Limburg, K.E., Blackburn, I., Schmidt, R., Lake, T., Hasse, J., Elfman, M., & Kristiansson, P. (2001) Otolith microchemistry indicates unexpected patterns of residency and anadromy in blueback herring, *Alosa aestivalis*, in the Hudson and Mohawk rivers. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 931-938.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., & Elie, P. (2003) Structure of the Gironde estuarine fish assemblages : a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources*, **16**, 47-58.
- Lochet, A., Lambert, P., Lepage, M., & Rochard, E. (2004) Croissance de juvéniles d'esturgeons européens *Acipenser sturio* (Acipenseridae) sauvages et issus d'alevinage, durant leur séjour dans l'estuaire de la Gironde (France). *Cybium*, **28 suppl.**, 91-98.
- Lochet, A., Maury-Brachet, R., Poirier, C., Tomás, J., Lahaye, M., Aprahamian, M.W., & Rochard, E. (soumis) Mercury contamination and life history traits of allis shad and twaite shad in the Gironde estuary (South West France). *Hydrobiologia*.
- Loesch, J.G. (1987) Overview of life history aspects of anadromous alewife and blueback herring in freshwater habitats. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 89-103.
- Lombarte, A. & Popper, A.N. (2004) Quantitative changes in the otolithic organs of the inner ear during the settlement period in European hake *Merluccius merluccius*. *Marine Ecology Progress Series*, **267**, 233-240.
- Lorda, E. & Crecco, V.A. (1987) Stock-recruitment relationship and compensatory mortality of American shad in the Connecticut River. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 469-482.
- Lorson, R.D. & Mudrak, V.A. (1987) Use of tetracycline to mark otoliths of American shad fry. *North American Journal of Fisheries Management*, **7**, 453-455.
- Lough, R.G., Pennington, M., Bolz, G.R., & Rosenberg, A.A. (1982) Age and growth of larval atlantic herring, *Clupea harengus* L., in the Gulf of Maine-Georges Bank region based on otolith growth increments. *Fishery Bulletin*, **80**, 187-199.

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography* Princeton university press, Princeton, 224 p.
- Maitland, P.S. & Lyle, A.A. (2005) Ecology of Allis Shad *Alosa alosa* and Twaite Shad *Alosa fallax* in the Solway Firth, Scotland. *Hydrobiologia*, **534**, 205-221.
- Marshall, S.L. & Parker, S.S. (1982) Pattern identification in the microstructure of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**, 542-547.
- Martin Vandembulcke, D. (1999) Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde-Dordogne-Garonne (France) : analyse et prévision par modélisation. Thèse de doctorat, INP-ENSAT, Toulouse, 114 p.
- Mc Dowall, R.M. (1988) *Diadromy in fishes. Migrations between freshwater and marine environments.*, Croom Helm Timber Press edn., London, Sydney, Portland, Oregon, 308 p.
- Mc Dowall, R.M. (2001) Anadromy and homing : two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? *Fish and Fisheries*, **2**, 78-85.
- McCormick, S.D. & Saunders, R.L. (1987) Preparatory physiological adaptations from marine life of Salmonids: osmoregulation, growth and metabolism. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 211-229.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., & Saunders, R.L. (1998) Movement, migration, and smoltification of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 77-92.
- Meekan, M.G., Dodson, J., & Ryan, D.A. (1998) Otolith and fish size relationships, measurement error, and size-selective mortality during the early life of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 1663-1673.
- Mennesson-Boisneau, C. & Boisneau, P. (1990) Migration, répartition, reproduction et caractéristiques biologiques des aloses (*Alosa* sp.) dans le bassin de la Loire. Thèse de Doctorat, Université de Rennes 1, 105 p.
- Mennesson-Boisneau, C. & Baglinière, J.L. (1992). Mise au point d'une méthode de détermination de l'âge de la grande alose (*Alosa alosa*) à partir des écailles. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés* (ed C.J. Baglinière J.L., Conand F., Meunier F.J.), pp. 221-231. ORSTOM-INRA, Paris.
- Mennesson-Boisneau, C., Aprahamian, M.W., Sabatié, M.R., & Cassou-Leins, J.J. (2000). Remontée migratoire des adultes. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)* (ed Cemagref-Inra), pp. 55-72, Paris.
- Milstein, C.B. (1981) Abundance and distribution of juvenile *Alosa* species off Southern New Jersey. *Transactions of the American Fisheries Society*, **110**, 306-309.
- Milton, D.A., Tenakanai, C.D., & Chenery, S.R. (2000) Can the movements of Barramundi in the Fly River region, Papua New Guinea be traced in their otoliths? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **50**, 855-868.
- Milton, D.A. & Chenery, S.R. (2003) Movement patterns of the tropical shad hilsa (*Tenualosa ilisha*) inferred from transects of $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ isotope ratios in their otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 1376-1385.
- Moksness, E. & Wespestad, V. (1989) Ageing and back-calculating growth rates of Pacific Herring, *Clupea pallasii*, larvae by reading daily otolith increments. *Fishery Bulletin, U.S.*, **87**, 509-513.
- Moksness, E. (1992) Validation of daily increments in the otolith microstructure of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **49**, 231-235.

- Moksness, E. & Fossum, P. (1992) Daily growth rate and hatching-date distribution of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). *ICES Journal of Marine Science*, **49**, 217-221.
- Moore, A., Ives, M., Scott, M., & Bamber, S. (1998a) The migratory behaviour of wild sea trout (*Salmo trutta* L.) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. *Aquaculture*, **168**, 57-68.
- Moore, A., Ives, S., Mead, T.A., & Talks, L. (1998b) The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in the River Test and Southampton Water, southern England. *Hydrobiologia*, **371**, 295-304.
- Morales-Nin, B. (1987). Ultrastructure of the organic and inorganic constituents of the otoliths of the sea bass. In *Age and growth of fish* (eds R.C. Summerfelt & E.H. Gordon), pp. 331-343. Iowa state university press/Ames.
- Morales-Nin, B., Bjelland, R.M., & Moksness, E. (2005) Otolith microstructure of a hatchery reared European hake (*Merluccius merluccius*). *Fisheries Research*, **74**, 300-305.
- Morita, K. & Matsuishi, T. (2001) A new model of growth back-calculation incorporating age effect based on otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 1805-1811.
- Mosegaard, H., Svedäng, H., & Taberman, K. (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**, 1514-1524.
- Mugiya, Y. (1987) Phase difference between calcification and organic matrix formation in the diurnal growth of otoliths in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Fishery Bulletin*, **85**, 395-401.
- Mugiya, Y. & Uchimura, T. (1989) Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of Fish Biology*, **35**, 813-818.
- Myers, G.S. (1949) Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, 89-97.
- Nagata, M. & Irvine, J.R. (1997) Differential dispersal patterns of male and female masu salmon fry. *Journal of Fish Biology*, **51**, 601-606.
- Nathan, R. (2001) The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 481-483.
- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E., & Cain, M.L. (2003) Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos*, **103**, 261-273.
- Neilson, J.D. & Geen, G.H. (1982) Otoliths of Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) : daily growth increments and factors influencing their production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**, 1340-1347.
- Neilson, J.D. (1992). Sources of error in otolith microstructure examination. In *Otolith microstructure examination and analysis* (eds D.K. Stevenson & S.E. Campana), Vol. 17, pp. 115-126. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Neuman, M.J., Witting, D.A., & Able, K.W. (2001) Relationships between otolith microstructure, otolith growth, somatic growth and ontogenetic transitions in two cohorts of windowpane. *Journal of Fish Biology*, **58**, 967-984.
- Northcote, T.G. (1979). Migratory strategies and production in fresh water. In *Ecology of freshwater fish production* (ed S.D. Gerking), pp. 326-359. Blackwell, Oxford.
- Oesmann, S. & Thiel, R. (2001) Feeding of juvenile twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède, 1803) in the Elbe estuary. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 785-800.

- O'Farrell, M.R. & Larson, R.J. (2005) Year-class formation in Pacific herring (*Clupea pallasii*) estimated from spawning-date distributions of juveniles in San Francisco Bay, California. *Fishery Bulletin*, **103**, 130-141.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A.J., & Hansen, L.P. (1993) Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology*, **42**, 541-550.
- O'Leary, J.A. & Kynard, B. (1986) Behavior, length and sex ratio of seaward migrating juvenile American shad and blueback herring in the Connecticut River. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**, 529-536.
- O'Maoileidigh, N., Cawdery, S., Bracken, J.J., & Ferguson, A. (1988) Morphometric, meristic and electrophoretic analyses of two Irish populations of twaite shad, *Alosa fallax* (Lacépède). *Journal of Fish Biology*, **32**, 355-366.
- Ombredane, D. & Bagliniere, J.L. (1992). Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés* (eds J.L. Bagliniere, J. Castanet, F. Conand & F. Meunier), pp. 151-192. Colloques et séminaires ORSTOM-INRA, Bondy.
- Otterlei, E., Folkvord, A., & Nyhammer, G. (2002) Temperature dependent otolith growth of larval and early juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, **59**, 851-860.
- Panfili, J., Ximenes, M.C., Crivelli, A.J., & DoChi, T. (1992). Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In *Tissus durs et âge individuel des vertébrés* (eds J.L. Bagliniere, J. Castanet, F. Conand & F. Meunier), pp. 119-127. Colloques et séminaires ORSTOM-INRA, Bondy.
- Panfili, J. & Tomás, J. (2001) Validation of age estimation and back-calculation of fish length based on otolith microstructures in tilapias (Pisces, Cichlidae). *Fishery Bulletin*, **99**, 139-150.
- Pannella, G. (1971) Fish otoliths : daily growth layers and periodical patterns. *Science*, **173**, 1124-1127.
- Paradis, A.R., Pepin, P., & Brown, J.A. (1996) Vulnerability of fish eggs and larvae to predation : review of the influence of the relative size of prey and predator. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 1226-1235.
- Pavlov, D.A., Moksness, E., & Burmowski, V.A. (2000) Otolith microstructure characteristics in White Sea spring-spawning herring (*Clupea pallasii marisalbi* Berg) larvae. *ICES Journal of Marine Science*, **57**, 1069-1076.
- Payan, P., Edeyer, A., De Pontual, H., Borelli, G., Boeuf, G., & Mayer-Gostan, N. (1999) Chemical composition of saccular endolymph and otolith in fish inner ear: lack of spatial uniformity. *American Journal of Physiology - Regulatory, integrative and comparative physiology*, **277**, 123-131.
- Payan, P., De Pontual, H., Boeuf, G., & Mayer-Gostan, N. (2004) Endolymph chemistry and otolith growth in fish. *Comptes Rendus Palevol*, **3**, 535-547.
- Pepin, P., Dower, J.F., & Benoît, H.P. (2001) The role of measurement error on the interpretation of otolith increment width in the study of growth in larval fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **58**, 2204-2212.
- Perrin, N. & Goudet, J. (2001). Inbreeding, kinship, and the evolution of natal dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 123-142. Oxford University Press, New York.
- Petersen, J.H., Hinrichsen, R.A., Gadomski, D.M., Feil, D.H., & Rondorf, D.W. (2003). American shad in the Columbia river. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (eds K.E. Limburg & J.R. Waldman), Vol. 35, pp. 141-155. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.

- Petrovskii, S. & Bai-Lian, L. (2003) An exactly solvable model of population dynamics with density-dependent migrations and the Allee effect. *Mathematical Biosciences*, **186**, 79-91.
- Pierce, C.L., Rasmussen, J.B., & Leggett, W.C. (1996) Back-calculation of fish length from scales: empirical comparison of proportional methods. *Transactions of the American Fisheries Society*, **125**, 889-898.
- Pierce, D.J., Mahmoudi, B., & Wilson Jr., R.R. (2001) Age and growth of the scaled herring, *Harengula jaguana*, from Florida waters, as indicated by microstructure of the sagittae. *Fishery Bulletin*, **99**, 202-206.
- Pittman, S.J. & McAlpine, C.A. (2001) Movements of marine fish and decapod crustaceans: process, theory and application. *Advances in Marine Biology*, **44**, 205-294.
- Ponton, D., Mol, J.H., & Panfili, J. (2001) Use of otolith microincrements for estimating the age and growth of young armoured catfish *Hoplosternum littorale*. *Journal of Fish Biology*, **58**, 1274-1285.
- Pontual, H. & Geffen, A. (2002). Microchimie de l'otolithe. In *Manuel de sclérochronologie des poissons* (eds J. Panfili, H. De Pontual, H. Troadec & P.J. Wright), pp. 245-304.
- Popper, A.N. & Lu, Z. (2000) Structure-function relationships in fish otolith organs. *Fisheries Research*, **46**, 15-25.
- Popper, A.N., Plachta, D.T.T., Mann, D.A., & Higgs, D. (2004) Response of clupeid fish to ultrasound: a review. *ICES Journal of Marine Science*, **61**, 1057-1061.
- Popper, A.N., Ramcharitar, J., & Campana, S.E. (2005) Why otoliths? Insights from inner ear physiology and fisheries biology. *Marine and Freshwater Research*, **56**, 497-504.
- Post, J.R. & McQueen, D.J. (1994) Variability in first-year growth of yellow perch (*Perca flavescens*) : predictions from a simple model, observations, and an experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 2501-2512.
- Proctor, C.H. & Thresher, R.E. (1998) Effects of specimen handling and otolith preparation on concentration of elements in fish otoliths. *Marine Biology*, **131**, 681-694.
- Pusey, A.E. (1987) Sex-biased dispersal and inbreeding avoidance in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **2**, 295-299.
- Quignard, J.P. & Douchement, C. (1991a). *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758). In *The freshwater fishes of Europe. Volume 2, Clupeidae, Anguillidae*. (ed H. Hoestlandt), pp. 89-126, Wiesbaden: Aula-Verlag.
- Quignard, J.P. & Douchement, C. (1991b). *Alosa fallax* (Lacépède, 1803). In *The freshwater fishes of Europe. Volume 2, Clupeidae, Anguillidae*. (ed H. Hoestlandt), pp. 225-253, Wiesbaden: Aula-Verlag.
- Quinn, T.P. & Leggett, W.C. (1987) Perspectives on the marine migrations of diadromous fishes. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 377-388.
- Radtke, R.L. & Dean, J.M. (1982) Increment formation in the otoliths of embryos, larvae, and juveniles of the mummichog, *Fundulus heteroclitus*. *Fishery Bulletin*, **80**, 201-215.
- Radtke, R.L., Townsend, D.W., Folsom, S.D., & Morrison, M.A. (1990) Strontium:calcium concentration ratios in otoliths of herring larvae as indicators of environmental histories. *Environmental biology of fishes*, **27**, 51-61.
- Radtke, R.L. & Fey, D.P. (1996) Environmental effects on primary increment formation in the otoliths of newly-hatched Artic charr. *Journal of Fish Biology*, **48**, 1238-1255.
- Ramade, F. (1987) *Éléments d'écologie - Ecologie fondamentale* McGraw-Hill, Paris, 403 p.
- Randall, R.G., Healey, M.C., & Dempson, J.B. (1987) Variability in length of freshwater residence of salmon, trout, and charr. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 27-41.

- Reznick, D., Lindbeck, E., & Bryga, H. (1989) Slower growth results in larger otoliths : an experimental test with guppies (*Poecilia reticulata*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 108-112.
- Rice, J.A., Crowder, L.B., & Binkowski, F.P. (1985) Evaluating otolith analysis for Bloater *Coregonus hoyi* : do otoliths ring true? *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**, 532-539.
- Rice, J.A. (1987). Reliability of age and growth-rate estimates derived from otolith analysis. In *Age and growth of fish* (eds R.C. Summerfelt & E.H. Gordon), pp. 167-176. Iowa state university press/Ames.
- Rikardsen, A.H., Svenning, M.A., & Klemetsen, A. (1997) The relationships between anadromy, sex ratio and parr growth of Arctic charr in a lake in North Norway. *Journal of Fish Biology*, **51**, 447-461.
- Rikardsen, A.H. & Elliott, J.M. (2000) Variations in juvenile growth, energy allocation and life-history strategies of two populations of Arctic charr in North Norway. *Journal of Fish Biology*, **56**, 328-346.
- Rince, Y. (1983). Hydrologie - Planctonologie. tome II. Minist. Env./Minist. Mer/ C.S.E.E.L., 53 p.
- Robichaud-LeBlanc, K.A., Courtenay, S.C., & Benfey, T.J. (1998) Distribution and growth of young-of-the-year striped bass in the Mirachimi River estuary, Gulf of St. Lawrence. *Transactions of the American Fisheries Society*, **127**, 56-69.
- Rochard, E. (2001) Anadromous estuarine migration of adult allis shad *Alosa alosa*, shape of the phenomenon and influence of the tidal cycle. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 853-867.
- Rochard, E., Lepage, M., Dumont, P., Tremblay, S., & Gazeau, C. (2001) Downstream migration of juvenile European Sturgeon *Acipenser sturio* L. in the Gironde estuary. *Estuaries*, **24**, 108-115.
- Ross, R.M., Backman, T.W., & Limburg, K.E. (1992) Group-size mediated metabolic rate reduction in American shad. *Transactions of the American Fisheries Society*, **121**, 385-390.
- Sabatié, M.R., Boisneau, P., & Alexandrino, P. (2000). Variabilité morphologique. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)* (ed Cemagref-Inra), pp. 137-178, Paris.
- Sabatié, M.R. & Baglinière, J.L. (2001) Some ecobiological traits in morrocan shads; a cultural and socio-economic value interest which has disappeared. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 903-917.
- Sabatié, R. (1993) Recherches sur l'écologie et la biologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa* Linné, 1758 et *Alosa fallax* Lacépède, 1803) : exploitation et taxonomie des populations atlantiques, bioécologie des aloses de l'Ouest Sebou. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 326 p.
- Sadovy, Y. & Severin, K.P. (1994) Elemental patterns in red hind (*Epinephelus guttatus*) otoliths from Bermuda and Puerto Rico reflect growth rate, not temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 133-141.
- Sako, A., O'Reilly, C.M., Hannigan, R., Bickford, N., & Johnson, R.L. (2005) Variations in otolith elemental compositions of two clupeid species, *Stolothrissa tanganicae* and *Limnothrissa miodon* in Lake Tanganyika. *Geochemistry: Exploration, Environment, Analysis*, **5**, 91-97.
- Salomon, J.N. (2002) L'inondation dans la basse vallée de la Garonne et l'estuaire de la Gironde lors de la "tempête du siècle" (27-28 décembre 1999). *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, **2**, 127-134.

- Savoy, T.F. & Crecco, V.A. (1987). Daily increments on the otoliths of larval American shad and their potential use in population dynamics studies. In *Age and growth of fish* (eds R.C. Summerfelt & G.E. Hall), pp. 413-431. Iowa State University press.
- Scherrer, B. (1984) *Biostatistiques*, Montréal-Paris-Casablanca, 850 p.
- Secor, D.H. & Dean, J.M. (1989) Somatic growth effects on the otolith - fish size relationships in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 113-121.
- Secor, D.H. & Dean, J.M. (1992) Comparison of otolith-based back-calculation methods to determine individual growth histories of larval striped bass *Morone saxatilis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 1439-1454.
- Secor, D.H., Mark Dean, J., & Laban, E.H. (1992). Otolith removal and preparation for microstructural examination. In *Otolith microstructure examination and analysis* (eds D.K. Stevenson & S.E. Campana), Vol. 117, pp. 19-57. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences.
- Secor, D.H., Henderson-Arzapalo, A., & Piccoli, P.M. (1995a) Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **192**, 15-33.
- Secor, D.H., Trice, M.T., & Hornick, H.T. (1995b) Validation of otolith-based ageing and a comparison of otolith and scale-based ageing in mark-recaptured Chesapeake Bay striped bass, *Morone saxatilis*. *Fishery Bulletin*, **93**, 186-190.
- Secor, D.H. & Piccoli, P.M. (1996) Age- and sex- dependent migrations of striped bass in the Hudson River as determined by chemical microanalysis of otoliths. *Estuaries*, **19**, 778-793.
- Secor, D.H. (1999) Specifying divergent migrations in the concept of stock: the contingent hypothesis. *Fisheries Research*, **43**, 13-34.
- Secor, D.H. & Rooker, J.R. (2000) Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fisheries Research*, **46**, 359-371.
- Sirois, P., Lecomte, F., & Dodson, J. (1998) An otolith-based back-calculation method to account for time-varying growth rate in rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 2662-2671.
- Sirois, P. & Dodson, J. (2000) Critical periods and growth-dependent survival of larvae of an estuarine fish, the rainbow smelt *Osmerus mordax*. *Marine Ecology Progress Series*, **203**, 233-245.
- Smale, M.A. & Taylor, W.W. (1987). Sources of back-calculation error in estimating growth of lake whitefish. In *Age and growth of fish* (eds R.C. Summerfelt & E.H. Gordon), pp. 189-202. Iowa state university press/Ames.
- Sottolichio, A. (1999) Modélisation de la dynamique des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux, 184 p.
- Speirs, D.C. & Gurney, W.S.C. (2001) Population persistence in rivers and estuaries. *Ecology*, **82**, 1219-1237.
- Stamps, J.A. (2001). Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 230-242. Oxford University Press, New York.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories* Oxford University Press, New Yorkp.
- Stefansson, S.O., Bjornsson, B.T., Sundell, K., Nyhammer, G., & McCormick, S.D. (2003) Physiological characteristics of wild Atlantic salmon post-smolts during estuarine and coastal migration. *Journal of Fish Biology*, **63**, 942-955.
- Svenning, M.A., Smith-Nilsen, A.S., & Jobling, M. (1992) Seawater migration of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) - Correlation between freshwater growth and seaward

- migration, based on back-calculation from otoliths. *Nordic Journal of Freshwater Research*, **67**, 18-26.
- Swansburg, E., Chaput, G., Moore, D., Caissie, D., & El-Jabi, N. (2002) Size variability of juvenile Atlantic salmon: links to environmental conditions. *Journal of Fish Biology*, **61**, 661-683.
- Szedlmayer, S.T. & Able, K.W. (1992) Validation studies of daily increment formation for larval and juvenile summer flounder, *Paralichthys dentatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 1856-1862.
- Taverny, C. (1991) 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 et écologie. Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humaines. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux, 568 p.
- Taverny, C., Cassou-Leins, J.J., Cassou-Leins, F., & Elie, P. (2000). De l'oeuf à l'adulte en mer. In *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.)* (ed Cemagref-Inra), pp. 93-124, Paris.
- Taverny, C. & Elie, P. (2001a) Régime alimentaire de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362-363**, 837-852.
- Taverny, C. & Elie, P. (2001b) Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 801-821.
- Tesch, F.W. (2003) *The eel*, 3rd edn. Blackwell, Oxford, 336 p.
- Thériault, V. & Dodson, J. (2003) Body size and the adoption of a migratory tactic in brook charr. *Journal of Fish Biology*, **63**, 1144-1159.
- Thiel, R., Sepulveda, A., & Oesmann, S. (1996). Occurrence and distribution of twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède) in the lower Elbe River, Germany. In *Conservation of endangered freshwater fish in Europe* (eds A. Kirchhofer & D. Hefti), pp. 157-170. Basel (Switzerland): Birkhauser Verlag.
- Thorpe, J.E. (1987) Smolting versus residency: developmental conflict in salmonids. *American Fisheries Society Symposium*, **1**, 244-252.
- Thorpe, J.E. (1994) Salmonid fishes and the estuarine environment. *Estuaries*, **17**, 76-93.
- Thresher, R.E. (1999) Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research*, **43**, 165-204.
- Tomás, J. (2000) The relationship between otolith growth, structure and composition in temperate marine fish species. Thèse de doctorat, Université de Liverpool, 294 p.
- Tomás, J., Augagneur, S., & Rochard, E. (2005) Discrimination of the natal origin of young-of-the-year Allis shad (*Alosa alosa*) in the Garonne-Dordogne basin (south-west France) using otolith chemistry. *Ecology of Freshwater Fish*, **14**, 185-190.
- Townsend, D.W., Radtke, R.L., Malone, D.P., & Wallinga, J.P. (1995) Use of otolith strontium:calcium ratios for hind-casting larval cod *Gadus morhua* distributions relative to water masses on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series*, **119**, 37-44.
- Varsamos, S., Nebel, C., & Charmantier, G. (2005) Ontogeny of osmoregulation in postembryonic fish: A review. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **141**, 401-429.
- Véron, V., Sabatié, M.R., Baglinière, J.L., & Alexandrino, P. (2001) First morphological, biological and genetic characteristics of shads (*Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp.) in the river Charente (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **362/363**, 1037-1057.

- Véron, V., Jatteau, P., & Bardonnnet, A. (2003). First results on the behavior of young stages of Allis Shad *Alosa alosa*. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (eds K.E. Limburg & J.R. Waldman), Vol. 35, pp. 241-251. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M., & Meekan, M.G. (2000) Comparison of techniques of back-calculation of growth and settlement marks from the otoliths of three species of *Diolodus* from the Mediterranean Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 1291-1299.
- Waldman, J.R., Dunning, D.J., & Ross, Q.E. (1998). Movements of young striped bass out of the Hudson River in relation to age, length, and abundance, 13 p.
- Waldman, J.R. & Limburg, K.E. (2003). The world's shads: summary of their status, conservation, and research needs. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (eds K.E. Limburg & J.R. Waldman), Vol. 35, pp. 363-369. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Waters, J.M., Epifanio, J.M., Gunter, T.P., & Brown, B.L. (2000) Homing behaviour facilitates subtle genetic differentiation among river populations of *Alosa sapidissima*: microsatellites and mt DNA. *Journal of Fish Biology*, **56**, 622-636.
- Weisser, W.W. (2001). The effects of predation on dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 180-188. Oxford university press, New York.
- Werner, E.E. & Gilliam, J.F. (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 393-425.
- Whalen, K.G., Parrish, D.L., & McCormick, S.D. (1999) Migration timing of Atlantic Salmon smolts relative to environmental and physiological factors. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**, 289-301.
- Whitehead, P.J.P. (1985) *FAO species catalogue. 7: Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Anchovies, and Wolf-Herrings. Part 1: Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae.*, 303 p.
- Whitney, R.R. & Carlander, K.D. (1956) Interpretation of body-scale regression for computing body length of fish. *Journal of Wildlife Management*, **20**, 21-27.
- Wiens, J.A. (2001). The landscape context of dispersal. In *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols), pp. 96-109. Oxford university press, New York.
- Wright, P. (1991) The influence of metabolic rate on otolith increment width in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology*, **38**, 929-933.
- Wright, P.J., Metcalfe, N.B., & Thorpe, J.E. (1990) Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. : evidence against coupling. *Journal of Fish Biology*, **36**, 241-249.
- Wright, P.J., Panfili, J., Morales-Nin, B., & Geffen, A.J. (2002). Différents types de pièce calcifiée. A/ les otolithes. In *Manuel de sclérochronologie des poissons* (eds J. Panfili, H.d. Pontual, H. Troadec & P.J. Wright), pp. 31-57. Coédition Ifremer-IRD.
- Wurster, C.M., Patterson, W.P., Stewart, D.J., Bowlby, J.N., & Stewart, T.J. (2005) Thermal histories, stress, and metabolic rates of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Lake Ontario: evidence from intra-otolith stable isotope analyses. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 700-713.
- Xie, S., Watanabe, Y., Saruwatari, T., Masuda, R., Yamashita, Y., Sassa, C., & Konishi, Y. (2005) Growth and morphological development of sagittal otoliths of larval and early juvenile *Trachurus japonicus*. *Journal of Fish Biology*, **66**, 1704-1719.

- Yamamoto, T., Ueda, H., & Higashi, S. (1998) Correlation among dominance status, metabolic rate and otolith size in masu salmon. *Journal of Fish Biology*, **52**, 281-290.
- Zimmerman, C.E. (2005) Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: experimental validation for juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **62**, 88-97.
- Zlokovitz, E.R., Secor, D.H., & Piccoli, P.M. (2003) Patterns of migration in Hudson River striped bass as determined by otolith microchemistry. *Fisheries Research*, **63**, 245-259.
- Zydlewski, J. & McCormick, S.D. (1997) The ontogeny of salinity tolerance in the American shad, *Alosa sapidissima*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 182-189.
- Zydlewski, J., McCormick, S.D., & Kunkel, J.G. (2003) Late migration and seawater entry is physiologically disadvantageous for American shad juveniles. *Journal of Fish Biology*, **63**, 1521-1537.

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURES

- Fig. 1 : Schémas de migration et d'occupation de l'espace chez la grande alose (en noir) et l'alose feinte (en rouge) de l'estuaire de la Gironde. Les durées de stabulation en eau douce et en estuaire schématisées représentent la valeur médiane des durées proposées par Taverny (1991). Noter que la position kilométrique des phases de stabulation ainsi que celle de la période marine sont arbitrairement fixées. Les sites de reproduction de l'alose feinte sont arbitrairement situés à 40km en aval des sites de reproduction de la grande alose. 6
- Fig. 2 : Schémas des différentes phases associées à la dispersion des individus (a.) et application à la phase de dévalaison des juvéniles d'alose dans l'estuaire de la Gironde avec une focalisation particulière sur la phase de transit des individus en estuaire (bande jaune) (b.).....18
- Fig. 3: Evolution mensuelle de l'abondance (nombre d'individus par 24h) des jeunes grande alose de l'année (0+) observées dans l'estuaire de la Gironde au niveau du centre nucléaire de production d'électricité du Blayais (CNPEB), de 1985 à 1988 (d'après Taverny, 1991). Tiré de Taverny *et al.* (2000).....22
- Fig. 4 : Les différents événements caractérisant la dévalaison des juvéniles de grande alose dans l'estuaire de la Gironde, pour les cohortes 1991 à 1996 (barre rouge : pic d'alosons, barre verte : fuite d'alosons, X : premières arrivées en estuaire constatées, x : nouvelles arrivées, bandes jaunes : stabulation estuarienne). D'après Martin Vandembulcke (1999).23
- Fig. 5 : Evolution mensuelle de l'abondance (nombre d'individus par 24h) des jeunes aloses feintes de l'année (0+) observées dans l'estuaire de la Gironde au niveau du centre nucléaire de production d'électricité du Blayais (CNPEB), de 1985 à 1988 (d'après Taverny, 1991). Tiré de Taverny *et al.* (2000).....24
- Fig. 6 : Représentation schématique des liens entre l'otolithe (ici est représenté un otolithe de grande alose) et la migration des individus.28
- Fig. 7 : Position systématique du genre *Alosa* et localisation géographique des grands groupes (adapté de Baglinière & Elie (2000)).31
- Fig. 8 : Morphologie externe de géniteurs d'alose feinte et de grande alose.....33
- Fig. 9 : Distribution de la grande alose (a.) et de l'alose feinte (b.) en Europe de l'Ouest : présence actuelle, présence historique et absence. Tiré de Beguer (2005).....34
- Fig. 10 : Cycle biologique de la grande alose *Alosa alosa* dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (tiré de Martin Vandembulcke, 1999) M :Mâles, F :Femelles.....34
- Fig. 11 : Cycle biologique de l'alose feinte *Alosa fallax* dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (tiré de Taverny, 1991) M :Mâles, F : Femelles34
- Fig. 12 : Position des sites de frayère pour la grande alose et l'alose feinte, dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne. Tiré de Martin Vandembulcke (1999).....36
- Fig. 13 : Branchiospines sur le premier arc branchial de géniteurs de grande alose et d'alose feinte.37
- Fig. 14 : Présentation de l'estuaire de la Gironde (tiré de Lambert, 2005). Il est convenu de caractériser des villes ou des zones de l'estuaire en fonction de leur distance aux villes de Bordeaux (sur la Garonne) et de Libourne (sur la Dordogne) auxquelles le point kilométrique 0 (PK0) est associé. Les PK sont notés positivement vers l'aval.39
- Fig. 15 : Limite théorique des 3 secteurs de salinité de l'estuaire de la Gironde (tiré de Lobry, 2004).....41
- Fig. 74 : Positionnement des différents transects (T2, T3, T4 et T5) et stations (1 à 29) échantillonnés dans le cadre du suivi de la faune circulant aux abords de la centrale du Blayais (tiré de Girardin *et al.*, 2004).42
- Fig. 17 : Localisation des échantillonnages d'individus à différents stades : (1) larves de grande alose (structure expérimentale), (2) juvéniles de grande alose en eau douce, (3)

	juvéniles des deux espèces en estuaire, (4) sub-adultes des deux espèces en milieu marin côtier, les Pertuis Charentais, (5) géniteurs des deux espèces en fleuve.....	43
Fig. 18 :	Représentation de l'oreille interne d'un hareng (tirée de Popper & Lu, 2000 avec : les canaux semicirculaires antérieur (ca), postérieur (cp) et le troisième figuré en pointillés, les trois sacs otiques : lagena (pl), l'utricule (non visible ici) et le saccule (s) avec sa sagitta (ms).	47
Fig. 19 :	Face distale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur de grande alose (barre=500µm). A :Antérieur, P :Postérieur, V :Ventral, D :Dorsal	48
Fig. 20 :	Face proximale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur de grande alose (barre=500µm)	48
Fig. 21 :	Face distale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur d'alose feinte (barre=500µm)	49
Fig. 22 :	Face proximale d'un otolithe (sagitta gauche) de géniteur d'alose feinte (barre=500µm)	49
Fig. 23 :	Les trois plans d'orientation d'une sagitta typique : plans sagittal, frontal et transversal. Tiré de Wright <i>et al.</i> (2002).....	49
Fig. 24 :	Larve de grande alose issue de reproduction assistée (âge : 16 jours ; Lt : 13mm)	54
Fig. 25 :	Croissance (longueur totale en mm) des larves de grande alose de J00 à J55 (moyenne ± écart-type).	54
Fig. 26 :	Positionnement des sagittae et des lapilli sur une larve de grande alose (Lt : 9,6mm) âgée de 10 jours. Observation à partir de la face ventrale, en lumière transmise avec polariseur.	55
Fig. 27 :	Otolithe gauche d'une larve âgée de 55 jours, face distale.	55
Fig. 28 :	Schéma récapitulatif du protocole de traitement des otolithes de larves de grande alose, pour observation des microstructures. Les temps de préparation indiqués concernent un manipulateur expérimenté, maîtrisant toutes les étapes de la procédure.	56
Fig. 29 :	Observation en microscopie électronique à balayage d'un otolithe de larve de grande alose âgée de 55 jours.	58
Fig. 30 :	Evolution de la forme de l'otolithe sur des larves de grande alose : a. otolithe avant l'éclosion, b. à l'éclosion, c. à J02, d. à J10, e. à J25, f. à J30, g. à J49. V=axe ventral de l'otolithe, D= axe dorsal de l'otolithe, S=sulcus. Les flèches indiquent le changement d'axe de croissance. La barre d'échelle représente 10 µm.	59
Fig. 31 :	Profil de croissance moyen des otolithes de larves de grande alose. L'épaisseur moyenne d'un incrément est représentée ± l'écart type et l'épaisseur moyenne d'un incrément <i>i</i> est calculé en tenant compte de l'épaisseur de cet incrément sur les otolithes de larves âgées de J02 à J55.....	60
Fig. 32 :	Premier incrément bien marqué observé sur un otolithe de larve de grande alose (flèche rouge), interprété comme la strie d'éclosion. Rayon=17,46µm.....	60
Fig. 33 :	Exemple d'otolithe de larve de grande alose présentant des éléments remarquables : 1 (strie d'éclosion), 2 (strie située à J06 en moyenne), 3 (changement d'axe de croissance à J22 en moyenne).....	61
Fig. 34 :	Nombre d'incréments observés sur les otolithes de larves de grande alose en fonction de l'âge réel des individus. La droite en noir est la droite de régression à partir de J10. La droite en pointillés représente la bissectrice.....	62
Fig. 35 :	Localisation des points de mesure de salinité dans les pertuis charentais, au niveau de l'île d'Aix (point 1) et de Marennes Oléron (point 2) (a.) et évolution de la salinité sur la période début juin-fin octobre 2003. Source : données IFREMER. http://www.ifremer.fr/envlit/ , site consacré à l'environnement littoral.	72
Fig. 36 :	Schéma récapitulatif du protocole de traitement des otolithes pour la mesure du rapport Sr/Ca. Les temps de préparation sont estimés pour un expérimentateur entraîné, maîtrisant toutes les étapes de la procédure.	76
Fig. 37 :	Concentration moyenne de Sr (ppm) mesurée sur les otolithes de juvéniles de grande alose pêchés en eau douce et analysés soit en SB-ICPMS (échantillon 2001, N=71) soit à la WDS (échantillon 2003, N=9). L'écart type est indiqué.	78

Fig. 38 : Gamme des valeurs de Sr/Ca des otolithes de grande alose mesurées en eau douce (jusqu'à la valeur seuil d'entrée en estuaire) et en mer (à partir de la valeur seuil marquant la sortie en mer) (rectangles). Les extensions indiquent la valeur maximale mesurée en eau douce et la valeur minimale mesurée en mer. Les losanges représentent la dernière mesure de Sr/Ca mesurée sur les otolithes d'individus pêchés en estuaire.	79
Fig. 39 : Distribution des valeurs de Sr/Ca des otolithes de grande alose en eau douce (N=195 valeurs Sr/Ca) et d'alose feinte (N=176 valeurs).....	80
Fig. 40 : Gamme des valeurs de Sr/Ca des otolithes d'alose feinte mesurées en eau douce (jusqu'à la valeur seuil d'entrée en estuaire) et en mer (à partir de la valeur seuil marquant la sortie en mer) (rectangles). Les extensions indiquent la valeur maximale mesurée en eau douce et la valeur minimale mesurée en mer. Les losanges représentent la dernière mesure de Sr/Ca mesurée sur les otolithes d'individus pêchés en estuaire.	81
Fig. 41 : Coupe transversale d'un otolithe de géniteur d'alose feinte, après analyse à la microsonde. Les points d'impact, espacés de 20 µm, ont été réalisés depuis le nucléus (marquant la naissance de l'individu N) jusqu'à la périphérie marquant la mort de l'individu P). Barre d'échelle=100µm.	84
Fig. 42 : Longueur totale Lt (en cm) des géniteurs de l'année 2003 en fonction du sexe, de la date et de la rivière de capture pour la grande alose (a.) et l'alose feinte (b.). Les symboles pleins correspondent aux individus étudiés dans ce travail. Les symboles vides représentent les individus capturés mais, qui n'ont pu être analysés.....	89
Fig. 43 : Ecaille de grande alose femelle (Lt = 59,2cm) âgée de 5 ans. Les chiffres sont localisés au niveau des marques d'hiver.	90
Fig. 44 : Ecaille d'alose feinte femelle (Lt = 43 ,5cm) âgée de 6 ans, ayant frayé pour la première fois à l'âge de 5 ans. Les chiffres sont localisés au niveau des marques annuelles. Le symbole « R » indique une marque de reproduction.....	90
Fig. 45 : Structure en âge des géniteurs de grande alose (a.) et d'alose feinte (b.) en fonction du sexe.	92
Fig. 46 : Exemple de positionnement et comptage des incréments (marques rouges) jusqu'à la sortie en mer sur un otolithe de géniteur de grande alose (ici, 94 incréments) (logiciel Image Pro Plus).....	98
Fig. 47 : Détail de deux points d'impacts de la microsonde sur un otolithe de géniteur d'alose feinte. Les repères noirs marquent la strie choisie pour estimer l'âge des individus associé à la mesure de Sr/Ca. Les pointillés soulignent les contours des points d'impacts de la microsonde.	99
Fig. 48 : Evolution du rapport moyen de Sr/Ca des otolithes de géniteurs de grande alose (a., b., c.) et d'alose feinte (d., e., f., g.) sur l'ensemble de leur vie, par cohorte.....	101
Fig. 49 : Premier changement d'axe de croissance chez la grande alose (a.) et l'alose feinte (b.). Ici, l'observation est faite sur un géniteur de chaque espèce. Les flèches rouges indiquent le sens de la croissance et le trait rouge, l'angle du changement d'axe.....	103
Fig. 50 : Observation d'une discontinuité structurale (flèche noire) au moment de la sortie en mer pour une grande alose (a.). Le séjour en estuaire est indiqué par les doubles flèches. Aucune discontinuité structurale n'est observée chez l'alose feinte (b.). Grossissement x100.....	104
Fig. 51 : Evolution de l'épaisseur moyenne des incréments d'otolithes de géniteurs de grande alose jusqu'à la sortie en mer, par cohorte (barre gris clair : gamme d'âge d'entrée en estuaire, barre gris foncé : gamme d'âge de sortie en mer). La courbe en gras bleu indique un lissage (moyenne mobile sur 5 jours). L'âge moyen du changement d'axe de croissance est indiqué (flèche).	105
Fig. 52 : Evolution de l'épaisseur moyenne des incréments d'otolithes de géniteurs d'alose feinte jusqu'à la sortie en mer, par cohorte (barre gris clair : gamme d'âge d'entrée en estuaire, barre gris foncé : gamme d'âge de sortie en mer). La courbe en gras rouge indique un lissage (moyenne mobile sur 5 jours). L'âge moyen du changement d'axe de croissance est indiqué (flèche).	105

Fig. 53 : Signification des éléments de la « boîte à moustache » (logiciel Systat 10).....	112
Fig. 54 : Mesure du rayon d'un otolithe de juvénile de grande alose (X200). Deux mesures ont du être effectuées. (Les points jaunes et les caractères verts sur la photo sont des artéfacts d'analyse).	114
Fig. 55 : Mesure du rayon d'un otolithe de géniteurs d'alose feinte (x200). Trois mesures ont été nécessaires. (Les points jaunes et les caractères verts sont des artéfacts d'analyse).	114
Fig. 56 : Régression de la longueur totale des individus sur le rayon des otolithes : types polynomial pour la grande alose (N = 105) (a.) et logarithmique pour l'alose feinte (N = 44) (b.).	115
Fig. 57 : Age à l'entrée en estuaire (a.), temps de séjour en estuaire (b.) et âge à la première sortie en mer (c.), estimés rétrospectivement à partir des géniteurs de grande alose (N=32) et d'alose feinte (N=36), toutes années de naissance confondues.	118
Fig. 58 : Evolution du temps de séjour en estuaire en fonction de l'âge à l'entrée en estuaire, à partir des géniteurs de grande alose (N=32) et d'alose feinte (N=36), toutes années de naissance confondues.....	119
Fig. 59 : Longueur totale rétrocalculée (cm) à l'entrée en estuaire (a.) et à la sortie en mer (b.), à partir des géniteurs de grande alose (notée ALA, N=29) et d'alose feinte (notée ALF, N=33).....	119
Fig. 60 : Croissances individuelles calculées rétrospectivement en eau douce et en estuaire pour la grande alose (N=29) (a. et b.) et pour l'alose feinte (N=33) (c. et d.). La barre indique la valeur moyenne.....	120
Fig. 61 : Comparaison de la longueur totale LT rétrocalculée (en cm) entre les individus « jeunes » et « plus âgés », à partir des géniteurs de grande alose. Cas a., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu entre en estuaire (« jeunes » : N=15 ; « plus âgés » : N=14). Cas b., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu sort en mer (« jeunes » : N=16 ; « plus âgés » : N=13).	121
Fig. 62 : Comparaison de la longueur totale LT rétrocalculée (en cm) entre les individus « jeunes » et « plus âgés », à partir des géniteurs d'alose feinte. Cas a., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu entre en estuaire (« jeunes » : N=17 ; « plus âgés » : N=16). Cas b., comparaison à l'âge auquel le plus jeune individu sort en mer (« jeunes » : N=18 ; « plus âgés » : N=15).	122
Fig. 63 : Estimation rétrospective de l'âge à l'entrée en estuaire, du temps de séjour en estuaire et de l'âge à la sortie en mer à partir de géniteurs de grande alose (N = 29) (a., c., e.) et de géniteurs d'alose feinte (N = 33) (b., d., f.) en fonction de l'année de naissance. Sur les figures, les lettres différentes renvoient à des différences significatives entre les cohortes.....	126
Fig. 64 : Longueur totale rétrocalculée (cm) à l'entrée et à la sortie de l'estuaire pour les grandes aloses (N = 29) (a. et c.) et pour les aloses feintes (N = 33) (b. et d.). en fonction de l'année de naissance.	127
Fig. 65 : Variabilité inter-spécifique de l'âge à l'entrée en estuaire (a.), du temps de séjour en estuaire (b.) et de l'âge à la sortie en mer (c.) à année de naissance égale, chez la grande alose (N = 32, figurée en bleu) et l'alose feinte (N = 36, figurée en rouge).	129
Fig. 66 : Tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire (a.) et à la sortie en mer (b.) à partir de géniteurs de grande alose (N=29), toutes années de naissance confondues. Les traits pleins correspondent aux gammes de tailles observées en milieu naturel : en bleu, pour les observations en eau douce, en rouge pour l'estuaire et en noir pour la mer.	132
Fig. 67 : Tailles rétrocalculées à l'entrée en estuaire (a.) et à la sortie en mer (b.) à partir de géniteurs d'alose feinte (N=33). Le trait plein rouge correspond aux gammes de tailles observées en milieu naturel estuarien. Les tailles minimales observées en mer sont largement supérieures à la gamme de taille présentée pour la sortie en mer (b.).....	133
Fig. 68 : Présence en estuaire théoriquement favorable et présence observée des alosons chez la grande alose (a.) et l'alose feinte (b.). Voir texte pour commentaires.	142
Fig. 75 : Nombre total de géniteurs d'alose vraie sur le bassin de la Garonne de 1987 à 2001 (tiré de Chanseau <i>et al.</i> , 2005).	143

Fig. 70 : Densités moyennes mensuelles (effectifs.1000m ⁻³) d'anchois et de sprats, issues des suivis de la faune circulant aux abords du CPNEB, entre 1991 et 2005.....	145
Fig. 71 : Densité moyenne mensuelle sur 18 années d'observation (1984 à 2001) des espèces de zooplancton de l'estuaire de la Gironde (10 ² ind m ⁻³): les copépodes <i>Eurytemora affinis</i> , <i>Acartia bifilosa</i> et <i>A. tonsa</i> et les mysidacés <i>Neomysis integer</i> et <i>Mesopodopsis slabberi</i> . Les barres verticales correspondent à l'écart type. Tiré de David <i>et al.</i> , 2005	145
Fig. 72 : Evolution de la température et de la salinité à différents niveaux de l'estuaire de la Gironde (PK30, PK52, PK 86). Source : Service d'Observation en Milieu Littoral, INSU-CNRS, station de Bordeaux.....	145
Fig. 73 : Scénario de dévalaison des grandes aloses et des aloses feintes dans l'estuaire de la Gironde. Pour la grande alose, le temps de séjour estuarien correspond à la migration des individus. Pour l'aloise feinte, il correspond à la migration et aux déplacements des individus.	173

TABLEAUX

Tab. 1 : Comparaison du type d'informations obtenues à partir d'une approche individuelle rétrospective et d'une approche populationnelle diachronique.....	28
Tab. 2 : Nombre d'individus effectivement analysés en fonction du stade et de l'espèce. Les chiffres de la colonne « localisation » renvoient à la carte précédente. Les chapitres de ce document qui présentent l'analyse de ces individus sont indiqués.....	44
Tab. 3 : Nombre d'otolithes de larves dans les différentes étapes de traitement.....	59
Tab. 4 : Rayon moyen du premier incrément net et de l'otolithe à l'éclosion (J00). Les valeurs minimale et maximale sont indiquées entre parenthèses.....	61
Tab. 5 : Coefficient de variation et nombre d'otolithes associés à chaque âge	61
Tab. 6 : Ecart moyen entre l'âge réel et l'âge lu, exprimé en nombre de jours et en % de l'âge réel, pour chaque classe d'âge.....	62
Tab. 7 : Différence entre l'âge réel et l'âge lu sur des otolithes de grande alose observés au microscope optique (MO) et au microscope électronique à balayage (MEB).....	63
Tab. 8 : Date de naissance estimée à partir de la date de capture et de l'âge estimé (en jours), pour des juvéniles de grande alose et d'alose feinte capturés en eau douce et en estuaire. En tenant compte de la durée d'incubation des œufs (4 à 8 jours et 3 à 5 jours pour la grande alose et l'alose feinte respectivement), la cohérence de la date de naissance estimée par rapport à la période de reproduction de chaque espèce est indiquée (C : cohérence ; I : incohérence).....	65
Tab. 9 : Dépôt du premier incrément et rythme de dépôt des incréments sur différentes espèces de Clupéidés, à partir de larves élevées en milieu expérimental.	68
Tab. 10 : Caractéristiques des grandes aloses et des aloses feintes analysées lors de cette étude pour la validation indirecte du rapport Sr/Ca de l'otolithe dans les différents compartiments de salinité.....	73
Tab. 11 : Récapitulatif des effectifs (N) et du nombre de mesures de Sr/Ca et de Sr réalisées sur les juvéniles et subadultes de grande alose et d'alose feinte.....	77
Tab. 12 : Moyenne du rapport Sr/Ca mesuré sur l'ensemble des otolithes de géniteurs d'alose feinte (N=37géniteurs), au niveau des 5 premiers points d'impact de la microsonde (soit 176 valeurs Sr/Ca).....	80
Tab. 13 : Effectifs analysés (N) par espèce, en fonction du sexe et de la rivière de capture.....	89
Tab. 14 : Longueur totale (cm) et poids (g) moyens des individus analysés dans le cadre de ce travail.....	91
Tab. 15 : Coefficient de variation (%) calculé par âge et par sexe, pour la grande alose et l'alose feinte. Pour chaque coefficient de variation, l'effectif qui est y associé est indiqué entre parenthèses.	93
Tab. 16 : Comparaison de la longueur LT en cm (moyenne±écart-type) et du poids en g des géniteurs de grande alose et d'alose feinte analysés dans le cadre de ce travail avec les données de travaux antérieurs	94
Tab. 17 : Effectifs de géniteurs de grande alose et d'alose feinte analysés appartenant aux cohortes 1997 à 2000.....	95
Tab. 18 : Caractérisation des différents compartiments qu'utilisent la grande alose et l'alose feinte au cours de leur vie, à partir des valeurs de Sr/Ca mesurées	100
Tab. 19 : Epaisseur moyenne des incréments (en µm) pour les compartiments eau douce et estuaire ainsi que le pourcentage de croissance réalisée dans chacun des compartiments jusqu'à la sortie en mer.	106
Tab. 20 : Présentation des lieux et des moments de capture des grandes aloses et des aloses feintes en milieu naturel. Pour la localisation des sites, voir Fig. 17.....	114
Tab. 21 : Régressions testées pour représenter la relation longueur totale des individus (Lt) – rayon de l'otolithe (R) pour la grande alose et l'alose feinte. Ho testée : le coefficient de corrélation =0.	115
Tab. 22 : Coefficient de variation (rapport entre l'écart type et la moyenne) des facteurs âge et taille à l'entrée en estuaire et à la sortie en mer, pour la grande alose et l'alose feinte.	123

Tab. 23 : Comparaison (en jours) de l'âge à l'entrée en estuaire, du temps de séjour en estuaire et de l'âge à la sortie en mer (a) et des tailles associées en cm (b) entre les mâles et les femelles, pour chaque espèce. Test de Mann et Whitney, au seuil de significativité de 0,05, N : effectifs.	123
Tab. 24 : Comparaison (en jours) de l'âge à l'entrée en estuaire, du temps de séjour en estuaire et de l'âge à la sortie en mer (a) et des tailles associées en cm (b) entre des géniteurs capturés en Dordogne (Dor) et Garonne (Gar), pour chaque espèce. Test de Mann et Whitney, au seuil de significativité de 0,05, N : effectifs.	130

RESUME

La dévalaison des juvéniles de grande alose et d'alose feinte implique un séjour des individus en estuaire. Dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne, l'analyse rétrospective de la dévalaison à partir du rapport Sr/Ca des otolithes de géniteurs a permis de mieux comprendre l'importance du séjour estuarien, au travers de la mise en évidence des tactiques gagnantes à la dévalaison. La validation du rythme de dépôt journalier des incréments et l'identification des grands compartiments de salinité sur les otolithes ont été deux étapes préalables et nécessaires. Le temps de séjour dans les différents compartiments, la taille au changement de compartiment, la structure des otolithes et, en complément, les informations issues des captures en milieu naturel ont mis en évidence un court séjour estuarien, qui doit être réalisé dans une fenêtre environnementale particulière, et une utilisation différente du milieu entre les deux espèces. Pour la grande alose, le séjour estuarien est particulièrement court (13 jours en moyenne) et peu variable d'une année de dévalaison à une autre, ce qui suggère une contrainte interne aux individus. Pour l'alose feinte, le séjour en estuaire est plus long (25 jours en moyenne) et plus variable selon les années de dévalaison. Ces travaux mettent en évidence le rôle de corridor de l'estuaire pour gagner les habitats de croissance marins chez la grande alose. Pour l'alose feinte, les individus utilisent aussi bien le milieu côtier que le milieu estuarien, ce qui suggère que les habitats essentiels de croissance pour cette espèce sont estuariens et côtiers. Cette occupation différente de l'espace, associée à d'autres traits d'histoire de vie, sont à l'origine de la contamination en mercure plus importante pour l'alose feinte que pour la grande alose.

Mots-clé : Ecologie, *Alosa alosa*, *Alosa fallax*, Otolithe, Sr/Ca, Estuaire, Dévalaison

SUMMARY

Seaward migration and successful tactics for allis shad *Alosa alosa* and twaite shad *Alosa fallax* : insights from otolith microstructure and microchemistry

During seaward migration, allis shad and twaite shad juveniles move through the estuary. The question is: do juveniles stay in the estuary? The present study, that focuses on the Gironde-Garonne-Dordogne watershed, examines retrospectively the role of the estuary during seaward migration, by using otolith Sr/Ca ratio analysis. Analysis is carried out on the otoliths of spawners, individuals that successfully complete their life cycle (the "winners"). Otolith daily growth increments and our ability to identify the entrance into brackish (estuarine) water and seaward exit on the otolith are validated. The time spent in freshwater and brackish water, the size at which habitat shift occurs, otolith microstructure, and also the data collected from samplings in the wild reveal a short time spent in the estuary, that has to occur in a particular environmental window. They also reveal that both species use the area in a different way. For allis shad, the time spent in the estuary is 13 days on average and does not differ from one year to another, suggesting an individual internal window constraining the stay in the estuary. For twaite shad, the time spent in the estuary is longer (25 days on average) and more variable from one year to another compared to allis shad. Our results reveal that, for allis shad, estuary is used as a corridor to go to the seawater growth habitats. Twaite shad use coastal area as well as the estuary, implying that this species has estuarine and coastal essential habitats. This different use of the area, associated with other life history traits, explain the more significant mercury contamination in twaite shad than allis shad.

Key-words: Ecology, *Alosa alosa*, *Alosa fallax*, Otolith, Sr/Ca, Estuary, Seaward migration