

Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement

**Résultats 2009 / Synthèse 2008-
2009**

Rapport final

**K. Charles
P. Jatteau**

Janvier 2010



Embryon de grande alose après 70 heures d'incubation
Photo Ph. Jatteau - Cemagref



Contexte de programmation et de réalisation

Pour fournir au Comité de Gestion des Poissons Migrateurs (COGEPOMI) Garonne, Dordogne, Charente, Seudre et Leyre, les éléments et les outils lui permettant de mettre en place une gestion durable de la grande alose dans le bassin de la Garonne, cinq actions de recherche ont été proposées. Les travaux exposés dans le présent document concernent l'action : « Identifier la sensibilité des jeunes stades aux facteurs environnementaux », qui est une problématique pouvant être élargie à la fois à d'autres espèces et à d'autres bassins versants.

Les auteurs

Katia Charles
Ingénieur de Recherches
Katia.charles@cemagref.fr

Philippe Jatteau
Ingénieur de Recherches
Philippe.jatteau@cemagref.fr

Cemagref Bordeaux
Unité Ecosystèmes estuariens et poissons migrateurs amphihalins
50 avenue de Verdun
F - 33612 CESTAS cedex

Les correspondants

Onema : *Direction de l'action scientifique et technique*
Laurent Beaulaton, laurent.beaulaton@onema.fr

Référence du document : Charles, K. et Jatteau, P., Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement. Résultats 2009 / Synthèse 2008-2009. Rapport final Cemagref Bordeaux – ONEMA janvier 2010.

Cemagref : *Unité de recherche Ecosystèmes estuariens et poissons migrateurs amphihalins*
Paul Gonthier, paul.gonthier@cemagref.fr
Patrick Lambert, patrick.lambert@cemagref.fr

Droits d'usage :	Accès libre
Couverture géographique :	Bassin versant de la Gironde
Niveau géographique	Mondial
Niveau de lecture :	Experts
Nature de la ressource :	Rapport final

Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement
Rapport final
K. Charles, P. Jatteau

SOMMAIRE

1. Introduction	7
2. Présentation des expérimentations menées en 2009.....	11
2.1. Obtention de géniteurs d'alose en 2009	11
2.2. Reproduction, incubation et mesures sur les géniteurs d'alose.....	11
2.3. Influence de la température d'incubation sur le taux de survie des œufs d'alose....	13
2.3.1. Protocole suivi en 2009	13
2.3.2. Résultats de l'étude de l'influence de la température d'incubation sur la survie des œufs	17
2.4. Influence de la température d'élevage sur le taux de survie des larves d'alose.....	18
2.4.1. Protocole suivi en 2009	18
2.4.2. Résultats	20
3. Synthèse des expérimentations 2008 et 2009	22
3.1. Synthèse des expérimentations en Scola : influence de la granulométrie sur le taux de survie des œufs et larves d'alose	22
3.2. Comparaison des résultats de 2008 et 2009 sur l'influence de la température sur la survie des œufs et larves de grande alose.....	26
3.2.1. Influence de la température sur la survie des œufs de grande alose	26
3.2.2. Influence de la température sur la survie des larves de grande alose.....	28
3.2.3. Influence de la température sur la croissance des larves.....	29
3.2.4. Modélisation de la survie en fonction de la température	29
4. Discussion.....	30
4.1. Influence de la nature du substrat.....	30
4.2. Influence de la température	31
5. Mise en perspectives des résultats expérimentaux par l'analyse des conditions de température rencontrées en milieu naturel	32
6. Réflexions sur la mise en œuvre d'expérimentations sur les taux de survie des œufs et larves de grande alose (<i>Alosa alosa</i>) en conditions d'hypoxie et de normoxie.....	35
6.1. Solution 1 : Mélange de deux types d'eau	37
6.2. Solution 2 : Utilisation d'une colonne de dégazage (dispositif inspiré de la colonne de dégazage à dépression Brevet Ifremer-INSA, 2007).....	40
6.3. Réplicats témoins à normoxie	42
6.4. Avantages et inconvénients des deux dispositifs	43
7. Perspectives.....	43
8. Bibliographie	44

Ce travail a bénéficié du soutien financier du FEDER Aquitaine, du Conseil Régional Aquitaine dans le cadre du CPER, de l'Agence de l'Eau Adour Garonne et de l'ONEMA. Nous remercions les différents intervenants qui ont permis l'avancement de ces recherches : l'AAPPMA de Nivelle, la DDA 64 ; David Barracou et la Présidente de Migradour, les techniciens du piège d'Uxondoa, Frédéric Lange de l'INRA de St-Pée-sur-Nivelle.

Merci aux responsables de la station expérimentales de Saint Seurin Thierry Rouault et Patrick Chèvre.

Merci aux techniciens et stagiaires qui ont participé au bon déroulement de ce travail : Julien St Sevin, Sébastien Boulnois, Stéphane Van Pe, Hugo Dubois et Alexandre De La Mardière, Erwan Lefoll et Jean-Philippe Herbourg.

Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement

K. Charles, P. Jatteau

RESUME

1) IMPACT DE LA TEMPERATURE SUR LA SURVIE DES ŒUFS ET LARVES D'ALOSE

En 2008 et 2009 l'impact de la température sur les œufs et larves d'alose a été examiné. La première année d'expérimentation s'est faite pour les températures de 15, 18, 20, 21, 24, 27, 30, et 32°C, la deuxième année la gamme des températures testées a été élargie : 5, 10, 15, 20, 25, 32, 35°C. Pour les œufs, les taux de survie se sont avérés nuls aux températures extrêmes (5, 10, 30, 32 et 35°C) ; la gamme de températures favorables à l'incubation des œufs s'échelonnait de 15 à 27°C. Pour les larves, sur cette même gamme de température la survie est supérieure à 50%. En revanche leur survie est nulle à 5 et 35°C et résiduelle à 32°C.

Ces résultats expérimentaux ont fait l'objet d'une modélisation permettant de déterminer le taux de survie des œufs et larves d'alose pour toute température de l'eau comprise entre 0 et 40°C. Le modèle a été appliqué aux données de températures et de reproduction dans le milieu naturel.

2) IMPACT DE LA GRANULOMETRIE SUR LA SURVIE ET L'EMERGENCE DES LARVES D'ALOSE

En 2008, l'influence de la granulométrie du substrat sur la survie et l'émergence des larves d'alose a été étudiée dans le mésocosme Scola à la station du CREA. Trois types de granulométries avaient été testés : 4-8 mm, 8-16 mm, et 30-95 mm. Il apparaît que le substrat intermédiaire serait plus favorable à la survie et à l'émergence des larves d'alose que les substrats fin et grossier.

3) IMPACT DE LA TENEUR EN OXYGENE DISSOUS SUR LA SURVIE DES ŒUFS ET LARVES D'ALOSE

Une réflexion a été engagée sur une base bibliographique et au contact de personnes référentes pour la mise en place d'un dispositif permettant de contrôler la teneur en oxygène dissous. Deux types d'approches sont possibles : a) le mélange d'eau oxygénée et d'eau désoxygénée en proportions variables, b) l'utilisation d'une colonne de dégazage avec injection d'azote pour « chasser » l'oxygène de l'eau.

MOTS CLES (THEMATIQUE ET GEOGRAPHIQUE)

Alose ; température ; oxygène ; granulométrie ; œufs ; larves ; modélisation ; expérimental ; Gironde

Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement

K. Charles, P. Jatteau

ABSTRACT

1) IMPACT OF TEMPERATURE ON THE SURVIVAL OF ALLIS SHAD EGGS AND LARVAE

During the years 2008 and 2009, the impact of temperature on the survival of Allis shad eggs and larvae was examined. The first year of experimentations the tested temperatures were 15, 18, 20, 21, 24, 27, 30, et 32°C. The second year the range of tested temperatures was larger: 5, 10, 15, 20, 25, 32, 35°C. For the eggs the survival rate were equal to zero at the extreme temperatures (5, 10, 30, 32 and 35°C); the range of temperatures favourable for the incubation of eggs was comprised between 15 and 27°C. Within this same range of temperatures the larvae survival was more than 50%. Their survival was equal to zero at 5 and 35°C and was negligible at 32°C.

Then a model has been developed from these experimental results to allow determining the survival rate for Allis shad eggs and larvae for temperatures comprised between 0 et 40°C. This model was applied to temperature and reproduction data collected in the environment.

2) IMPACT OF THE SIZE OF THE SUBSTRATE ON THE SURVIVAL AND THE EMERGENCE OF ALLIS SHAD LARVAE

In 2008, the influence of the size of the substrate on the survival and the emergence of Allis shad larvae was studied in the mesocosm Scola at the experimental station of the Cemagref of Bordeaux. Three sizes of substrates were tested: 4-8 mm, 8-16 mm and 30-95 mm. Results indicated that the intermediate size seems to be the more favourable than the fine and coarse substrates to the survival and the emergence of larvae.

3) IMPACT OF THE DISSOLVED OXYGEN CONCENTRATIONS ON THE SURVIVAL OF ALLIS SHAD EGGS AND LARVAE

Reflexion was initiated based on bibliographic data and answers to expert people to elaborate a system controlling the dissolved oxygen concentration. Two kinds of approaches were retained: a) the mix of normoxic and hypoxic waters in various proportions, b) the use of an oxygen-depletion column with the injection of nitrogen (N₂) to remove oxygen from water flowing into the column.

KEY WORDS (THEMATIC AND GEOGRAPHICAL AREA)

Allis shad ; temperature ; hypoxic ; substrate size ; eggs ; larvae ; model ; mesocosm experiment ; Gironde

Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement

K. Charles, P. Jatteau

Synthèse pour l'action opérationnelle

Contexte général :

Pour fournir au Comité de Gestion des Poissons Migrateurs (COGEPOMI) Garonne, Dordogne, Charente, Seudre et Leyre, les éléments et les outils lui permettant de mettre en place une gestion durable de la grande alose dans le bassin de la Garonne, cinq actions de recherche ont été proposées. Les travaux exposés dans le présent document concernent l'action : « Identifier la sensibilité des jeunes stades aux facteurs environnementaux ». Les travaux se rapportant à cette action visent à étudier, par une approche expérimentale, l'effet de la température, de la granulométrie et de l'hypoxie sur les stades œuf et larve de la grande alose dans un contexte de dégradation de la production de juvéniles.

Principaux acquis transférables obtenus :

- Entre 15 et 27°C la survie des œufs et des larves d'alose, en conditions expérimentales, est supérieure à 50%.
- Les œufs sont plus sensibles que les larves aux températures extrêmes. Il n'y a pas de survie pour des températures inférieures à 15 et supérieures à 27 °C pour les œufs et inférieures à 10 et supérieures à 32 °C pour les larves.
- La première version du modèle élaboré à partir des résultats expérimentaux appliquée aux données de reproduction enregistrées sur la frayère de Lamagistère sur la Garonne, indique que le potentiel de recrutement jusqu'au stade larve de 20 jours est diminué de 12,6 à 19 % du fait des températures défavorables aux œufs et aux larves. Le stade larvaire est plus exposé aux fortes températures de l'eau dans le milieu naturel.
- Dans le mésocosme Sola, la granulométrie du substrat qui s'est révélée la plus favorable à la survie et à l'émergence des œufs et larves d'alose est celle qualifiée d'intermédiaire.

Pour en savoir plus :

- Charles, K. et Jatteau, P., Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement. Résultats 2008. Rapport intermédiaire Cemagref Bordeaux – ONEMA juillet 2008.
- Charles, K. et Jatteau, P., Impact of an increase of water temperature on natural populations of Allis shad (*Alosa alosa*) examine through laboratory-based estimates of the thermal tolerance of eggs and larvae. (en cours, soumission prévue dans la revue *Ecology of Freshwater Fish*)

Katia.Charles@cemagref.fr
Philippe.Jatteau@cemagref.fr

Analyse de la sensibilité des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa* aux facteurs de l'environnement

K. Charles, P. Jatteau

1. Introduction

Les fleuves Garonne et Dordogne ainsi que l'estuaire de la Gironde présentent une diversité de milieux et une richesse écologique reconnues et ces sites sont classés en zone Natura 2000. L'importance écologique du domaine marin jouxtant l'estuaire de la Gironde a également été identifiée, et un projet de Parc Naturel Marin Gironde et Pertuis Charentais est actuellement en cours.

Le bassin versant Gironde Garonne Dordogne se situe parmi ceux qui accueillent la plus forte biodiversité en poissons migrateurs d'Europe (Béguer et al., 2007). Toutes les espèces migratrices qui y ont été inventoriées par le passé, sont encore présentes (Lobry et al., 2003) ; néanmoins le nombre d'espèces pouvant supporter une exploitation halieutique, c'est à dire , notamment celles n'ayant pas le statut d'espèce protégée, est maintenant très réduit.

La pêche commerciale de l'estuaire de la Gironde comptait en 2004, 176 pêcheurs pour 726 tonnes capturées et un chiffre d'affaire de 8,8 M€ (Girardin et al., 2006). Les espèces migratrices représentaient 79% du tonnage débarqué et 85% du chiffre d'affaire.

Chez la grande alose (*Alosa alosa*), la migration des géniteurs vers les zones de fraie se déroule de février à juin. Sur la Garonne les frayères d'Agen, de Ste Sixte, de Lamagistère et à l'aval de Golfech sont les plus actives (Figure 1). Sur la Dordogne, les sites majeurs de reproduction de l'alose suivis par Migado sont ceux de Mauzac, du camping de Lalinde, du Pont de Lalinde, de Tuilières, de la gravière de Mouleydier, des Nébouts, de Castang et de Prigonrieux (Figure 1). La reproduction de cette espèce semelpare a lieu d'avril à août. Les œufs pondus éclosent au bout de 4-5 jours à 20°C. Environ 20 jours après l'éclosion les larves se métamorphosent. Les alosons restent moins de 3 mois en eau douce avant de dévaler vers l'estuaire où ils ne restent en moyenne que 13 jours (Lochet 2006).

Du fait de la réduction de son aire de répartition, la grande alose est classée comme espèce vulnérable selon les critères de l'IUCN. Elle est également répertoriée sur la liste rouge des espèces menacées en France, en annexe II et V de la Directive Habitat, en annexe V de la Convention OSPAR et en annexe III de la Convention de Berne (exploitation réglementée).

Alors que le bassin Gironde-Garonne-Dordogne était considéré comme le bassin européen avec la plus importante population de grande alose (Martin-Vandembulcke 1999), la situation actuelle de cette espèce y est devenue préoccupante. Jusqu'en 2004, l'abondance des adultes (Figure 2) ne présentait pas de tendance nette (Castelnaud et al., 2001 ; Chanseau et al., 2004), par contre, l'abondance des alosons a chuté de manière importante dès le début des années 2000, pour atteindre un niveau dramatiquement faible (Figure 3).

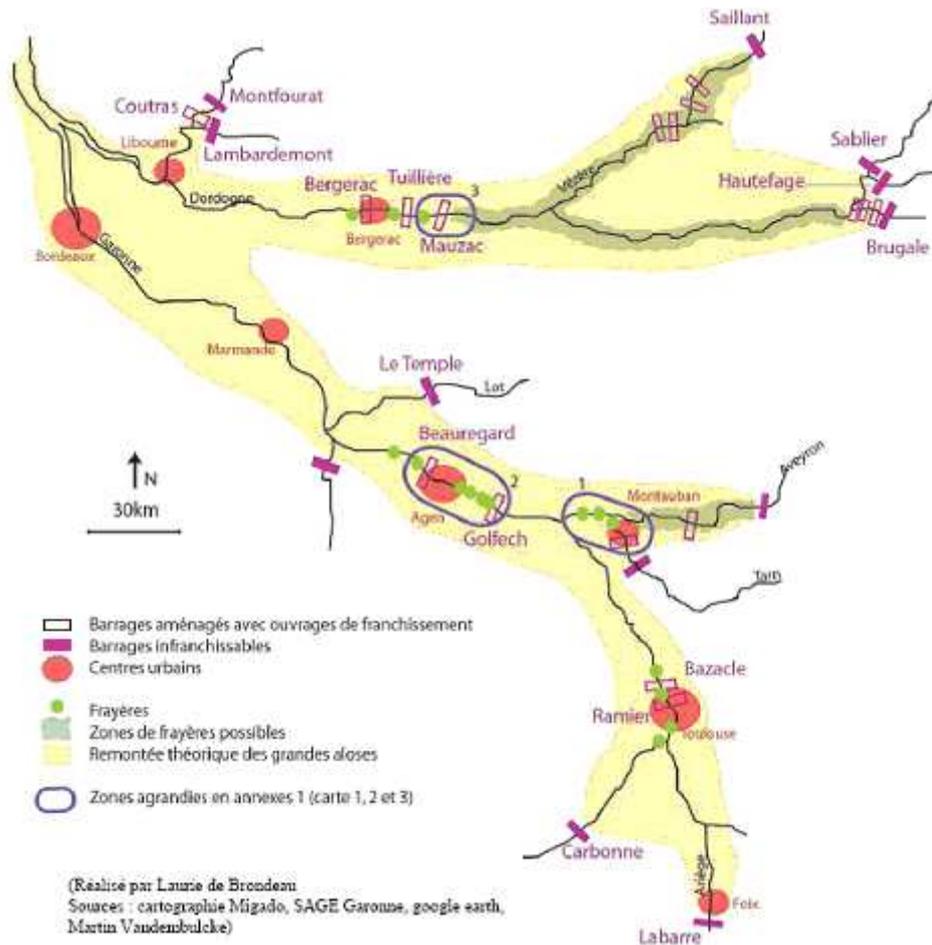


Figure 1: Localisation des zones de frayères de la grande alose sur le bassin Gironde Garonne Dordogne (cartographie réalisée par L de Brondeau)

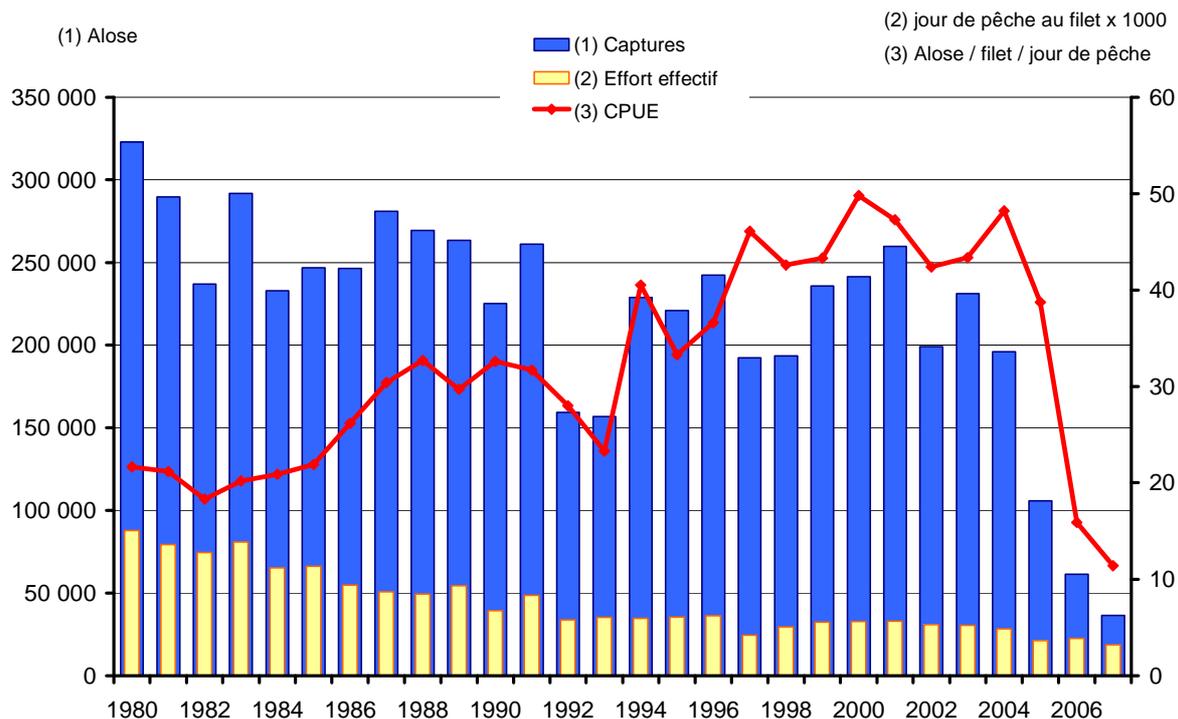


Figure 2: Evolution des captures, de l'effort effectif et des captures par unité d'effort de pêche pour la grande alose de 1980 à 2007 (Girardin et al 2008)

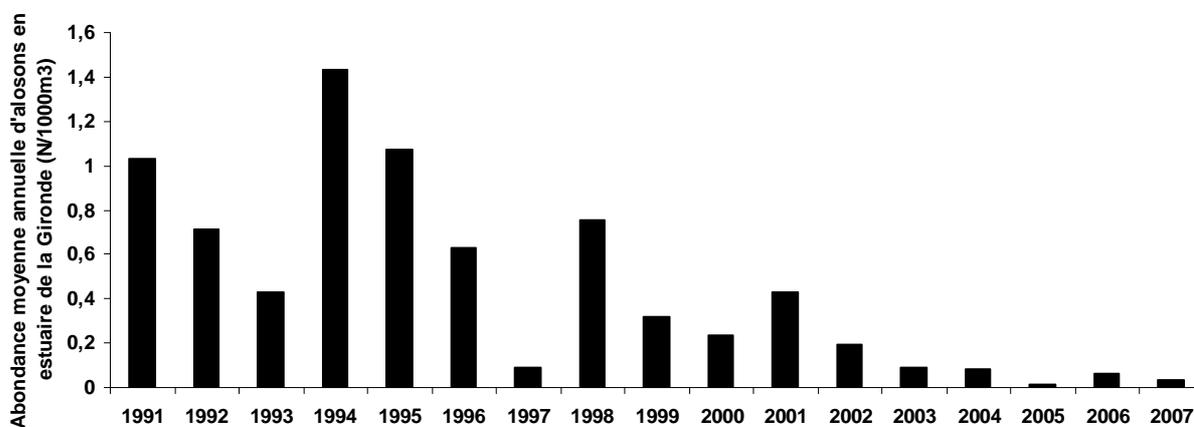


Figure 3: Evolution de l'abondance des alosons sur l'estuaire de la Gironde entre 1991 et 2007 (Girardin et al 2008)

La dégradation de la situation de cette espèce semble affecter la plupart des bassins sud-atlantiques, même si elle a été plus brutale sur le bassin Gironde-Garonne-Dordogne, au point de décider de la mise en place d'un moratoire sur la pêche de la grande alose pour la saison 2008 (arrêté préfectoral du 19 février 2008) reconduit en 2009.

La grande alose est une espèce qui historiquement colonisait certaines rivières marocaines (Sabatié, 1993), ce qui pourrait témoigner d'une bonne tolérance aux températures élevées.

Néanmoins, il est possible que les conditions hydroclimatiques rencontrées en période estivale dans le bassin versant, notamment en 2003 et 2006 puissent avoir eu un impact négatif sur la production des jeunes. L'impact de la température sur les survies embryonnaires et larvaires a été clairement démontré chez plusieurs espèces nord-américaines (Edsall, 1970 ; Crecco & Savoy, 1984). Pour les juvéniles d'alose savoureuse (*Alosa sapidissima*), Ross et al. (1997) ont montré que la température idéale pour l'espèce se situait entre 19,5 et 24,5°C.

Par ailleurs, les aménagements hydrauliques du bassin de la Garonne cantonnent parfois les géniteurs sur des zones ne répondant pas à la typologie des frayères naturelles, notamment en termes de granulométrie (Boisneau *et al.*, 1990). La granulométrie détermine le devenir des œufs : ceux-ci auront tendance à s'enfouir dans le substrat pour une granulométrie grossière, avec une probabilité moindre d'atteindre la surface pour les larves à l'éclosion, tandis qu'ils seront roulés sur un substrat fin avec d'éventuelles conséquences sur leur survie, par un effet abrasif.

Pour identifier la sensibilité des jeunes stades aux facteurs environnementaux plusieurs études ont donc été entreprises en conditions expérimentales par le Cemagref à la station expérimentale de St Seurin-sur-l'Isle. La première partie du rapport est consacrée à la présentation des résultats obtenus en 2009 sur l'effet de la température sur la survie des jeunes stades. Les trois parties suivantes présenteront le bilan des deux années d'expérimentations :

- Partie 2 : Influence de la granulométrie sur le taux de survie des œufs d'alose
- Partie 3 : Synthèse sur l'influence de la température sur le taux de survie des œufs d'alose
- Partie 4 : Synthèse sur l'influence de la température sur le taux de survie des larves d'alose

La cinquième partie sera consacrée à la confrontation des résultats expérimentaux aux données de température recueillies sur les zones amont.

Du fait des difficultés d'obtention des géniteurs compte tenu de la raréfaction de l'espèce, il n'a pas été possible de réaliser plusieurs reproductions au cours d'une même saison. Pour 2009, nous avons préféré affiner et confirmer les résultats concernant le paramètre température, plutôt que de mettre en œuvre une expérimentation sur le paramètre oxygène, qui aurait nécessité plusieurs expérimentations avant d'aboutir à un dispositif expérimental fiable. La dernière partie de ce rapport présentera donc les réflexions et les propositions pour la mise en œuvre d'expérimentations portant sur l'effet de faibles conditions d'oxygène sur la survie des jeunes stades de grande alose.

2. Présentation des expérimentations menées en 2009

2.1. Obtention de géniteurs d'alose en 2009

Compte-tenu de la reconduction pour 2009 du moratoire sur la pêche de la grande alose sur le bassin Gironde-Garonne-Dordogne, et pour ne pas faire subir de pression supplémentaire à un stock déjà affaibli, il a été décidé, comme en 2008, de s'approvisionner sur la rivière Nivelle en raison de sa relative proximité avec la station de St Seurin-sur-l'Isle, de la présence d'un système de piégeage fonctionnel et permanent et de techniciens effectuant un contrôle journalier du piège.

Notre collaboration avec l'AAPPMA de la Nivelle, l'association Migradour (David Barracou) et l'INRA de St-Pée-sur-Nivelle (Frédéric Lange), s'est une nouvelle fois révélée fructueuse puisque 6 femelles et 11 mâles de grande alose ont pu être récupérés le 11 mai 2009 au piège d'Uxondoa. Les individus ont été sexés sur place et transportés dans une cuve spécifiquement aménagée (Figure 4). Durant le transport, l'eau est animée d'un courant circulaire, la température a varié entre 15,7°C et 16,7°C, la salinité a été fixée à 6,1 et l'oxygène a été maintenu au-dessus de 8 mg.l⁻¹ par diffusion d'oxygène pur.



Figure 4: Cuve de transport de géniteurs d'aloses (Photo Ph. Jatteau, Cemagref)

2.2. Reproduction, incubation et mesures sur les géniteurs d'alose

A leur arrivée à la station expérimentale, les géniteurs ont reçus une injection de LH-RH (Lutenizing Hormone-Releasing Hormone) à raison de 200µg pour les femelles et 150µg pour les mâles (Figure 5). Ils ont été répartis dans deux bacs sub-carrés à raison de 3 femelles et 5 ou 6 mâles par bac. La vitesse de courant dans les bacs était de 0,4m.s⁻¹. Les paramètres

température, pH et O₂ des bacs ont été notés toutes les deux heures. La température a été maintenue à $20 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$, le pH à 7,5 et l'oxygène au dessus de 7mg/L. Des pièges à œufs (Figure 6) disposés sur la sortie d'eau des bacs sont inspectés toutes les heures à partir de la 10^{ème} heure après l'injection de LH-RH.



Figure 5: Injection hormonale des géniteurs d'aloise maintenus dans l'eau durant toutes les manipulations (Photo S. Van Pe)



Figure 6: Détail d'un piège à œufs placé au dessus des bacs de stabulation des géniteurs (Photo A. De La Mardière)

La stimulation hormonale des géniteurs a abouti à l'obtention de 6 pontes. Les faibles taux de fécondation et de survie, n'ont pas permis de conserver les pontes 1 et 6.

Sur les autres pontes, le poids et le volume des œufs ont été calculés ainsi que le diamètre moyen des œufs (Figure 7 et Tableau 1).

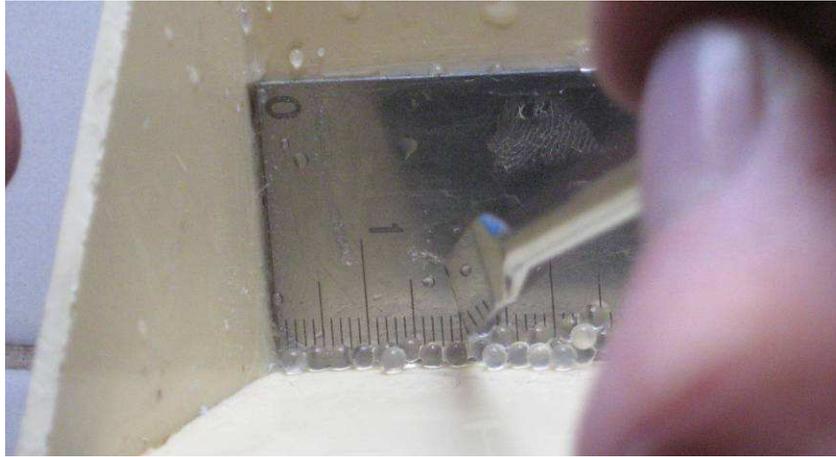


Figure 7: Détermination du diamètre moyen des œufs d'alse avec l'ovomètre (Photo A. De La Mardière)

Les pontes conservées ont été réparties dans 4 jarres de Mc Donald pour incubation à 20°C (Figure 8). Les taux de survie des pontes ont été régulièrement évalués.

Tableau 1: Caractéristiques des pontes 2009

	Ponte 2	Ponte 3	Ponte 4	Ponte 5
Poids en g	635	640	245	235
Diamètre en mm	2,4	2,2	2,3	2,5
Nb œuf/g	106	120	125	97



Figure 8: Œufs d'alse en incubation dans des jarres de Mc Donald (à gauche vue d'ensemble, à droite détails) (Photo A. De La Mardière)

2.3. Influence de la température d'incubation sur le taux de survie des œufs d'alse

2.3.1. Protocole suivi en 2009

L'expérimentation s'est déroulée du 12 au 22 mai 2009. Les œufs utilisés pour cette expérimentation sont issus de la ponte N°2. Les températures d'incubation des œufs en mini-jarres ont été : 5, 10, 15, 20, 25, 32, 35°C. Le système d'incubation utilisé était le même qu'en 2008 à savoir des mini-jarres d'incubation en U d'un diamètre de 50 mm.

Pour chaque température deux répliquats ont été mis en place (gauche et droit). Le système d'étude était donc composé de 14 mini-jarres. Chaque répliquat fonctionnait en circuit fermé avec une réserve d'eau de 10 litres. Toutes les réserves ont été équipées d'un couvercle destiné à limiter les échanges thermiques eau-air, d'un bulleur, d'une thermistance (Schégo 200 watts) et d'un contrôleur – afficheur de température (Tunze) qui gérait le fonctionnement des résistances pour les lots 20, 25, 32, 35°C (Figures 9 et 10). Pour les lots 5, 10 et 15°C ce sont des groupes froids (Teco, TC15) qui ont géré la température avec l'afficheur de température. Une pompe de circulation (Hydor Seltz L40II, 2800 l/h) assurait les échanges entre le groupe froid et la réserve. Les réserves ont été isolées avec un isolant mince placé autour.

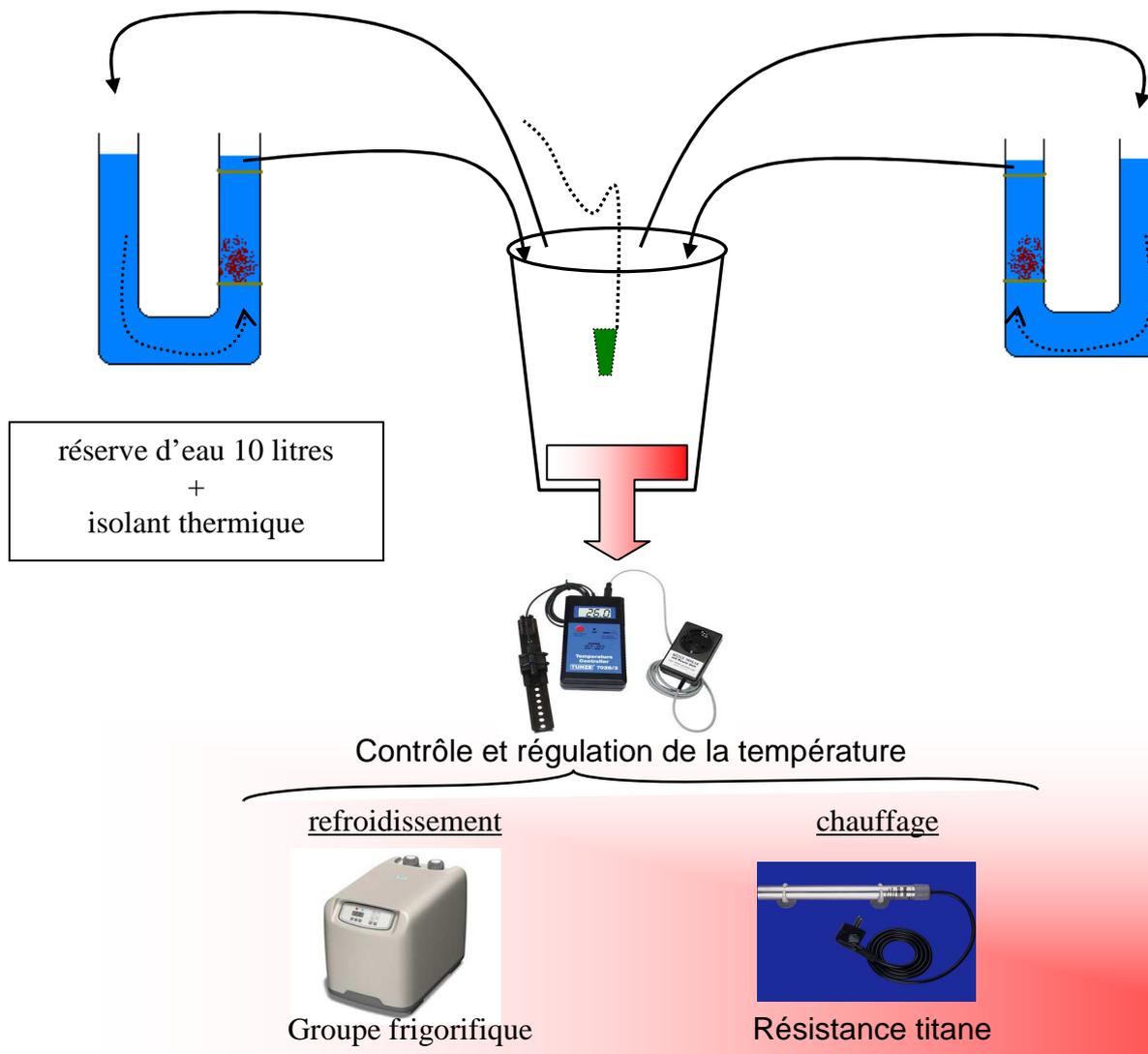


Figure 9 : Schématisation du système d'incubation des œufs d'alose utilisé en 2009

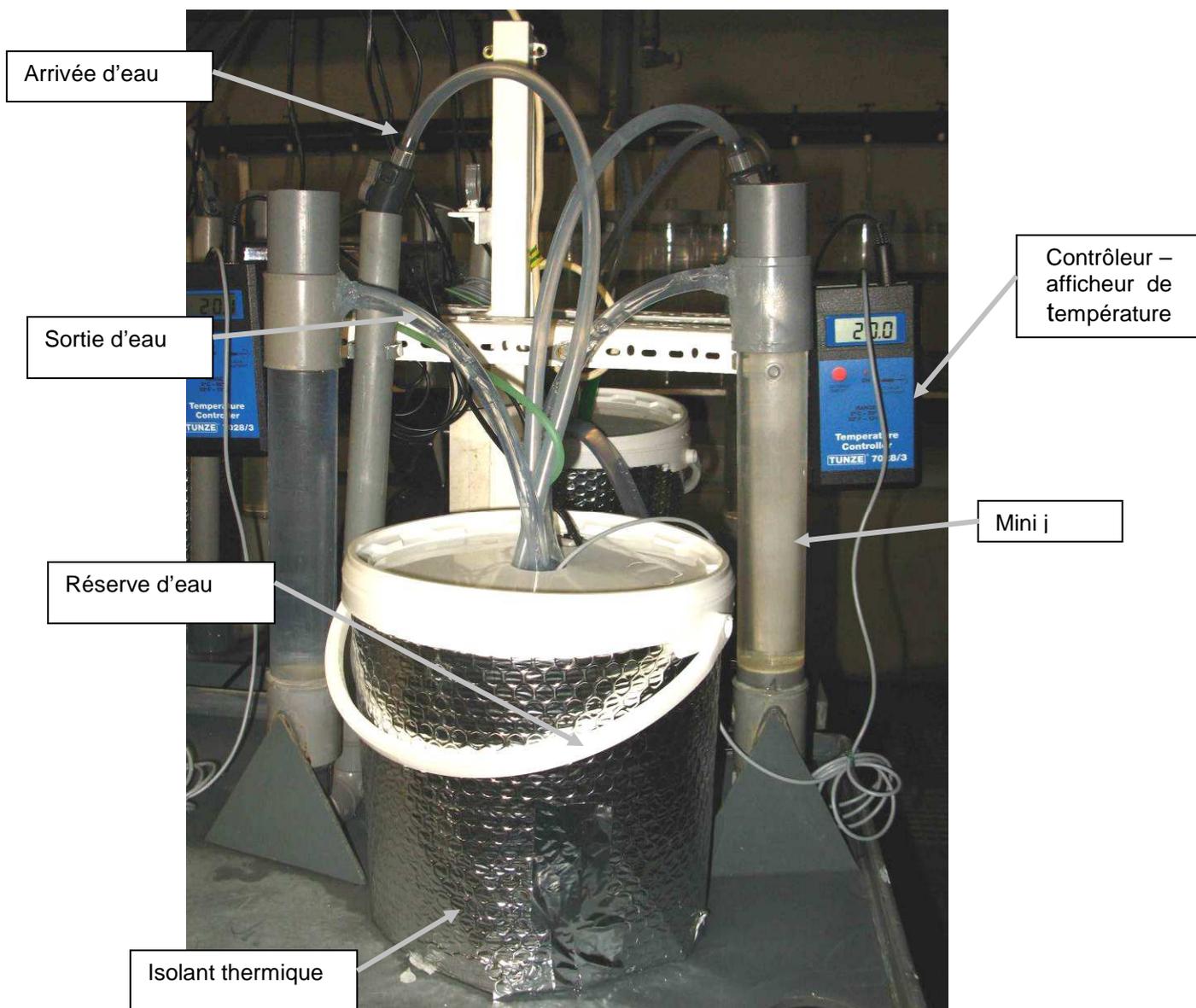


Figure 10: Système d'incubation des œufs en mini-jarres, circuit fermé thermorégulé (photo : Ph. Jatteau, Cemagref)

Le 12 mai à 20 h, 14 lots de 25 grammes d'œufs ont été introduits dans les mini-jarres contenant de l'eau à 20°C. L'établissement des températures expérimentales s'est fait progressivement à partir de l'introduction des œufs (0,1°C / min). Une fois les températures expérimentales atteintes, les paramètres température, pH et oxygène ont été contrôlés 3 fois par jour. Les températures de consigne ont été maintenue dans un intervalle de $\pm 0,5$ °C. Les concentrations en oxygène, stables pour une température donnée, s'étagaient de 6,2 à 11,9

mg/l pour respectivement les températures les plus élevées et les plus basses. Le pH était de $8,4 \pm 0,2$ et homogène pour les différents lots.

La survie jusqu'au stade pré-éclosion est un bon indicateur du déroulement de l'incubation et permet par extrapolation d'estimer le nombre de larves du fait des faibles mortalités à l'éclosion obtenues en conditions normales d'élevage. Afin de détecter un éventuel effet de la température d'incubation sur le déroulement de l'éclosion et donc sur la mortalité à l'éclosion, il a été décidé pour 2009 d'un élevage des larves pendant deux jours après l'éclosion.

Après élimination des œufs morts, les œufs incubés aux températures 15, 20 et 25°C ont été progressivement amenés à une température de 20°C. Les mini-jarres d'incubation ont été placées de telle façon qu'à l'éclosion, les larves quittent la mini-jarre par surverse dans des aquariums maintenus à 20°C (Figures 11, 12, 13). Les larves sont élevées pendant deux jours sans nourrissage. A l'issue de ces deux jours, les taux de survie post-éclosion sont estimés.



Figure 11: Dispositif d'éclosion pour les mini-jarres 15, 20 et 35°C (photo : Ph. Jatteau, Cemagref)

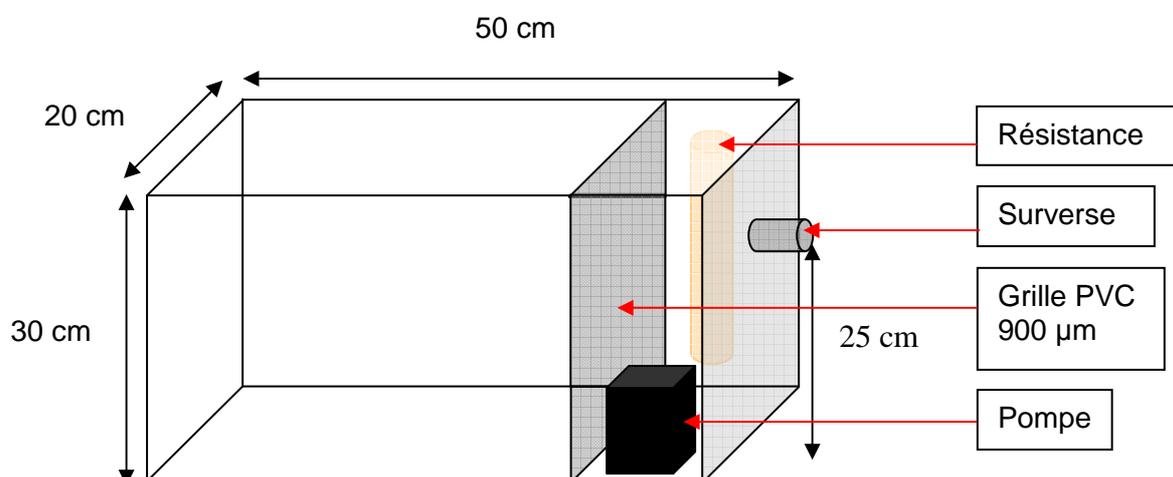


Figure 12: Schématisation du système d'élevage des larves à 20°C après éclosion (Ph. Jatteau, Cemagref)

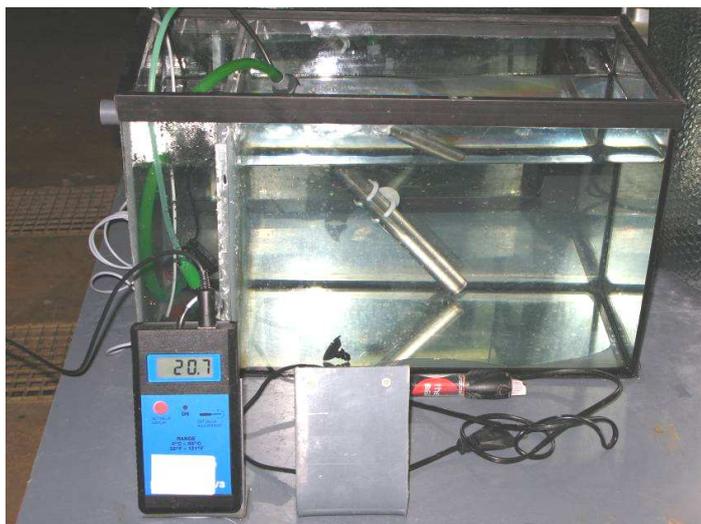


Figure 13: Dispositif d'élevage des larves d'aloise à 20°C après incubation à différentes températures (photo : Ph. Jatteau, Cemagref)

2.3.2. Résultats de l'étude de l'influence de la température d'incubation sur la survie des œufs

Les taux de survie ont été évalués par comptage du nombre d'œufs vivants et d'œufs morts au stade de développement 96h. Les mortalités (comptage exhaustif des œufs morts et des œufs vivants juste avant l'éclosion) ont été différentes selon les températures (Figure 14).

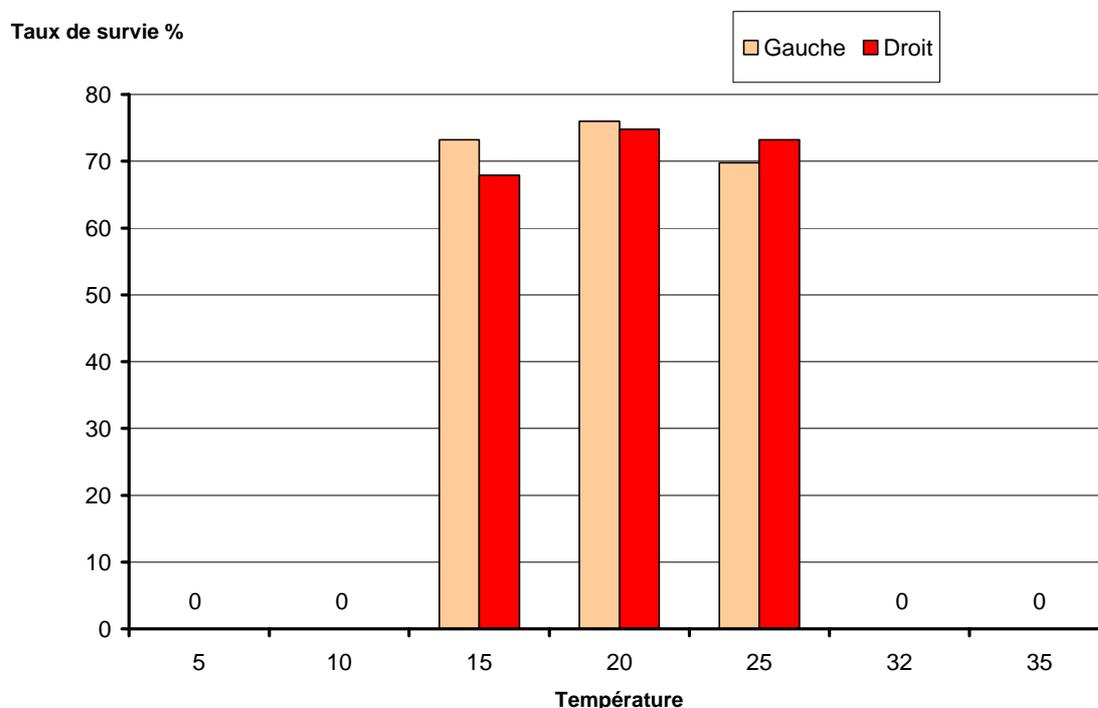


Figure 14: Taux de survie (en %) au stade 96h, des œufs d'aloise incubés à différentes températures (réplicats gauche et droit)

Pour les œufs incubés à 5, 10, 32 et 35°C les mortalités ont été totales. Les taux de survie 2009 en fin d'incubation sont équivalents pour les températures 15, 20, 25°C et varient entre 70 et 75% (test Kruskal-Wallis $p=0,18$).

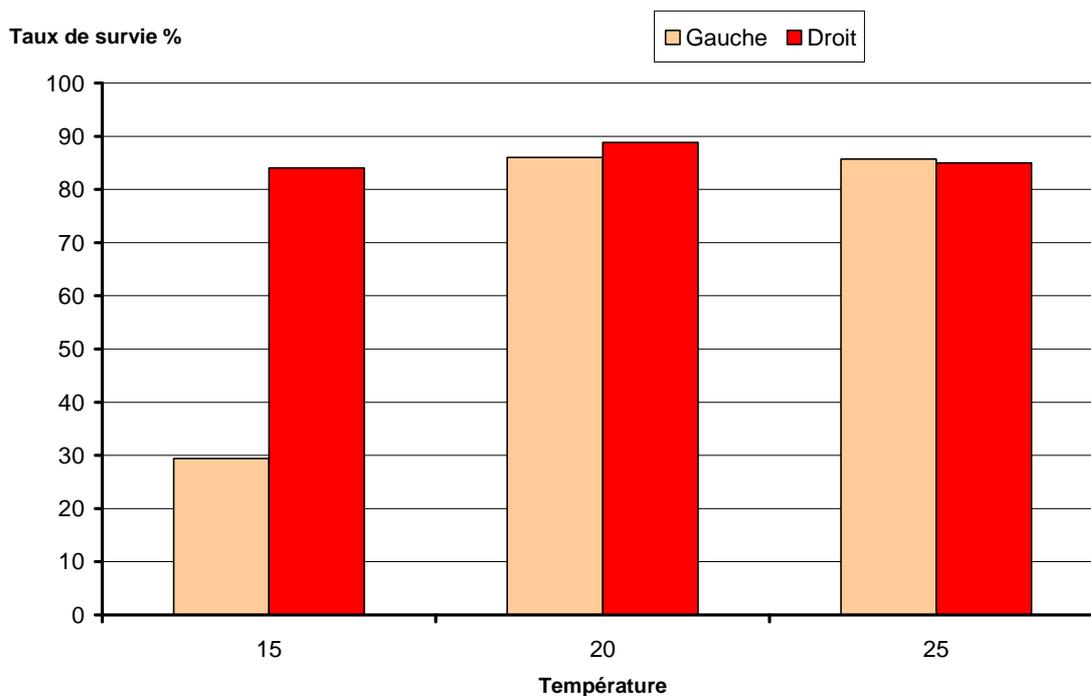


Figure 15: Taux de survie (en % du nombre de départ) à 20°C, 48 heures après éclosion, de larves issues d'œufs incubés à 15, 20 et 25°C (réplicats gauche et droit)

Dans l'un des dispositifs d'éclosion à 15°C (réplicat Gauche), un problème de circulation d'eau a entraîné une mortalité massive (Figure 15). Si l'on élimine ce lot, la répartition des larves mortes / vivantes est significativement différente entre les 3 températures (Khi 2, $p=0,001$). Le meilleur taux de survie post-éclosion est obtenu pour le lot incubé à 20°C.

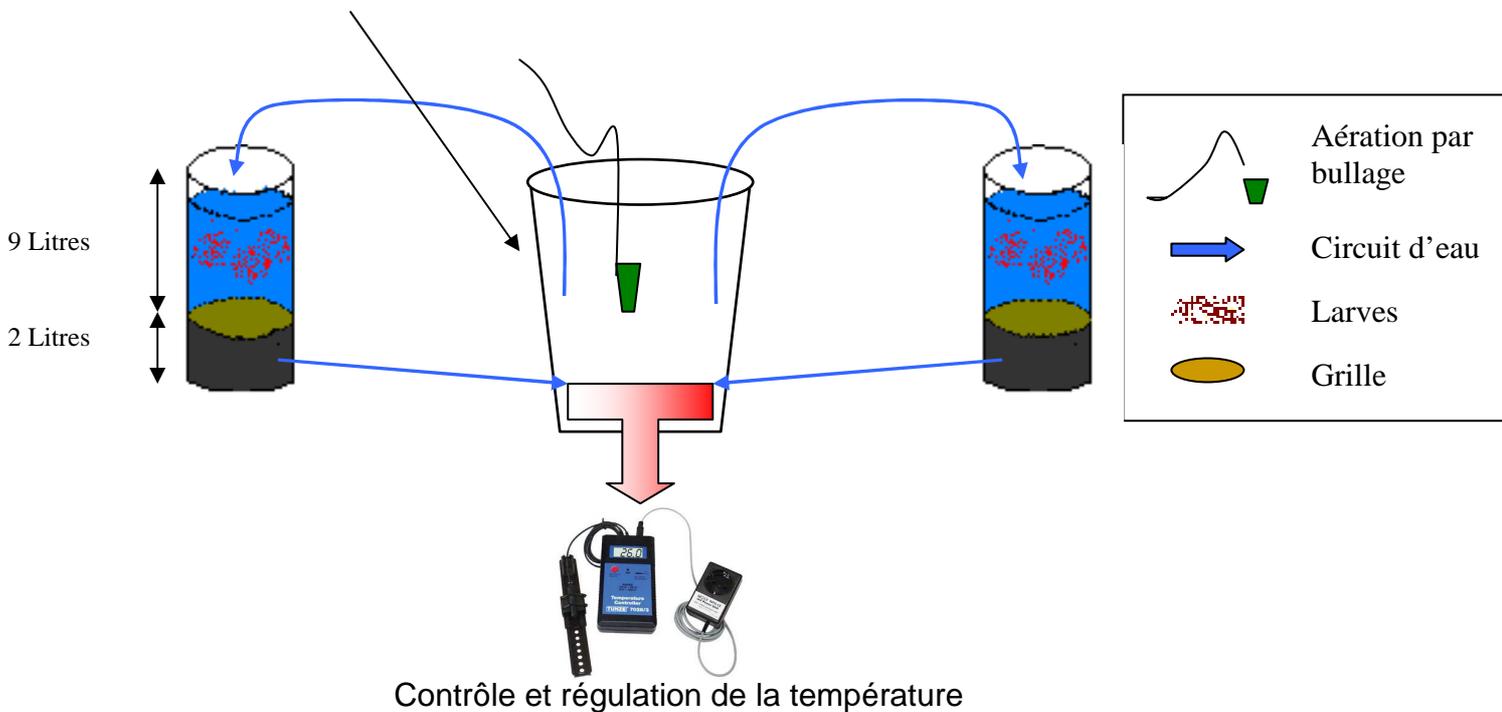
2.4. Influence de la température d'élevage sur le taux de survie des larves d'alse

2.4.1. Protocole suivi en 2009

L'expérimentation s'est déroulée du 19 mai au 2 juin. Les larves utilisées proviennent des pontes 3 et 5, incubées à 20°C. Des lots de 300 larves âgées de 2 jours ont été élevés à des températures de 5, 10, 15, 20, 25, 32, 35°C.

A raison de deux structures d'élevage par température, le système d'étude était composé de 14 structures groupées 2 par 2 (Figure 16). Les structures étaient en plexiglas transparent de 20 cm de diamètre sur 30 cm de haut, pour un volume d'élevage d'environ 9 litres. Pour chacune des températures les deux structures d'élevage fonctionnaient en circuit fermé avec une réserve d'eau de 30 litres équipée d'un couvercle destiné à limiter les échanges thermiques eau-air, d'un bulleur, d'une thermistance (Schégo 200 watts) et d'un contrôleur – afficheur de température (Tunze) qui gérait le fonctionnement des résistances pour les lots 20, 25, 32, 35°C (Figure 17). Pour les lots 5, 10 et 15°C ce sont des groupes froids (Teco TC15) qui ont géré la température avec l'afficheur de température. Une pompe de circulation (Hydor Seltz L40II, 2800 l/h) assurait les échanges entre le groupe froid et la réserve.

Réserve d'eau isolée thermiquement
30 litres



refroidissement



Groupe frigorifique

chauffage



Résistance titane

Les réserves ont été isolées avec un isolant mince placé autour. L'eau pompée dans la réserve arrivait en surface, de manière à créer un faible courant circulaire dans la structure. Un robinet permettait de régler le débit entrant. Les paramètres température et O₂ ont été régulièrement contrôlés dans les réserves.

Figure 16: Schématisation du système d'élevage des larves d'alse à différentes températures

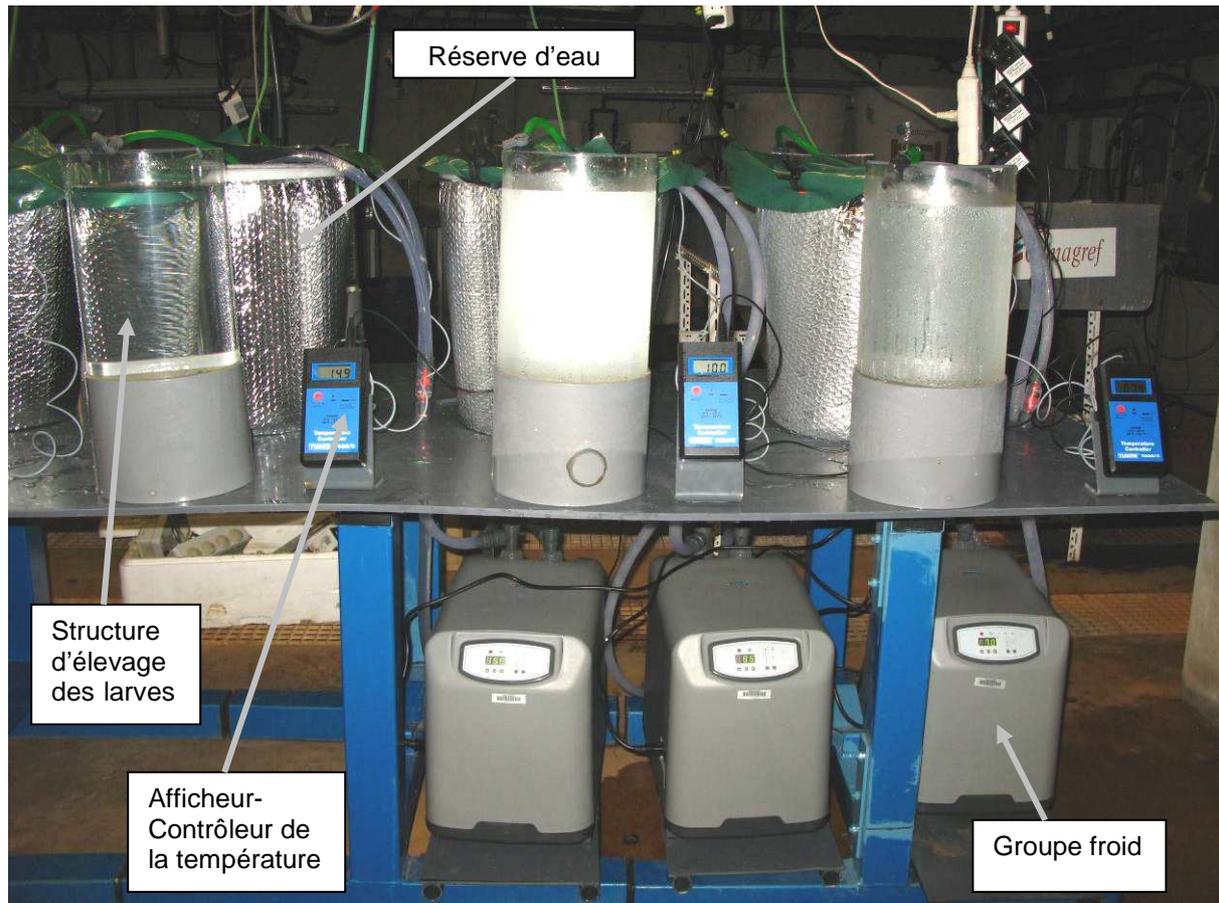


Figure 17: Dispositif d'élevage des larves d'alse à différentes températures (photo : Ph. Jatteau, Cemagref)

2.4.2. Résultats

Malgré une acclimatation progressive, la mortalité des larves est totale aux températures extrêmes de 5 et 35°C (Figure 18). La survie n'est que de 4% à 32°C et de 8% à 10°C. Les meilleurs taux de survie sont obtenus pour les lots 15, 20 et 25°C (56 à 70%), sans différence significative (test de Tukey, $p > 0,05$). Par contre ces 3 lots sont significativement de tous les autres lots (test de Tukey, $p = 0$).

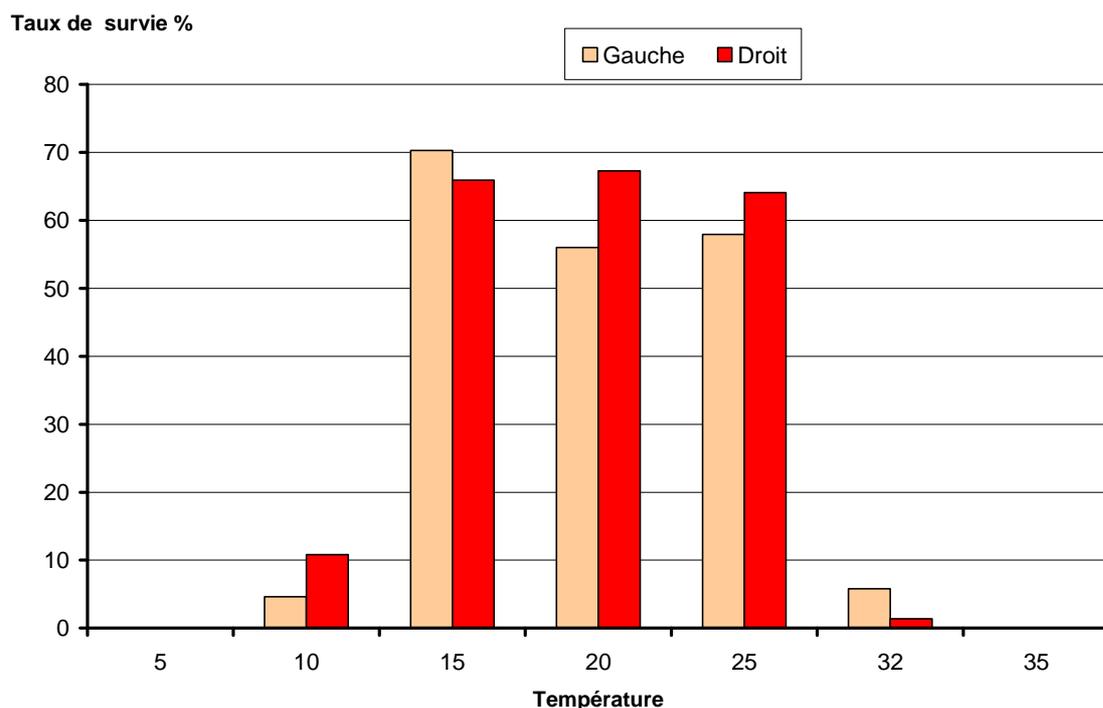


Figure 18: Taux de survie (en % des effectifs de début) des larves d'alse élevées à différentes températures (en °C)

Le meilleur taux de croissance en longueur des larves $[(L_f - L_0)/L_0]$ est obtenu à 32°C avec un gain de près de 40% sur 14 jours (Figure 19). Même en condition limite en terme de température, les larves survivantes montrent donc un taux de croissance élevée à 32°C. Les taux de croissance des lots 20 et 25°C sont similaires (test de Tukey, $p=1$) et non différents de celui du lot 32 °C (test de Tukey, $p>0,05$). Par contre à 15°C et encore plus nettement à 10°C la croissance est sensiblement plus faible et significativement différente des 3 autres lots (test de Tukey, $p<0,01$).

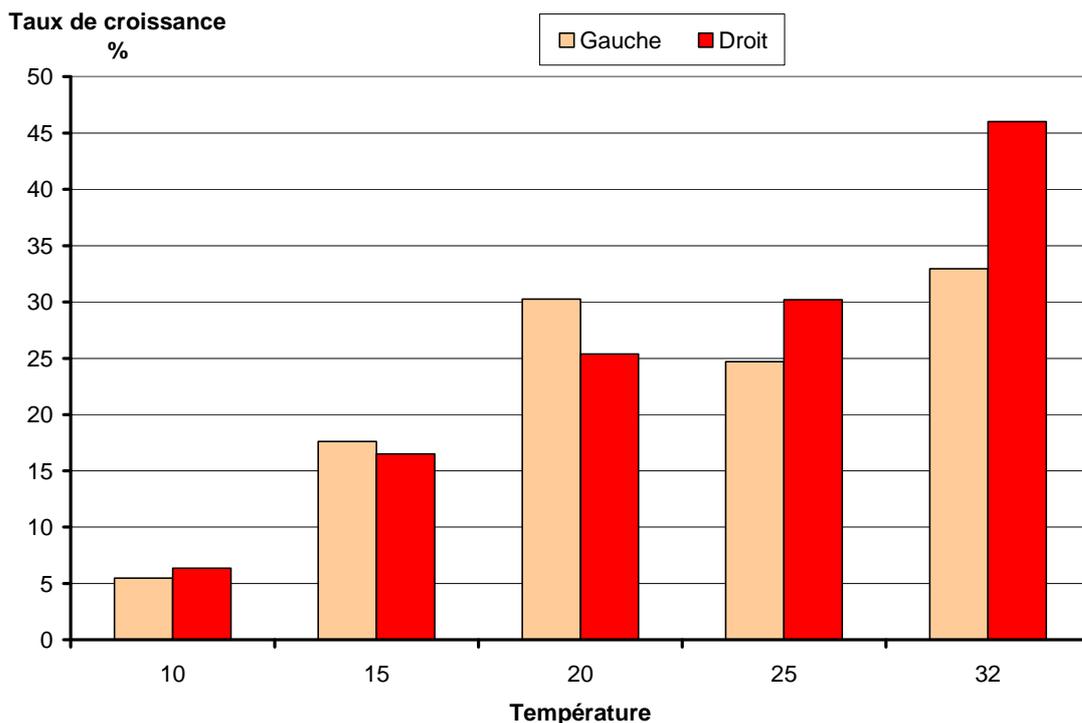


Figure 19: Taux de croissance en longueur $[(L_{14}-L_0)/L_0]$ exprimé en pourcentage, des larves élevées à différentes températures après 14 jours d'expérimentation.

3. Synthèse des expérimentations 2008 et 2009

3.1. Synthèse des expérimentations en Scola : influence de la granulométrie sur le taux de survie des œufs et larves d'alse

L'influence de la granulométrie du substrat sur le taux de survie des œufs d'alse a été étudiée du 17 au 24 mai 2008 dans le mésocosme SCOLA II dispositif expérimental d'observation des jeunes stades de poissons (Figure 20).

Trois types de granulométrie ont été choisis dans la gamme des substrats observés sur les frayères d'alse (Cassous-Leins et Cassous-Leins, 1981) :

- 4-8 mm dans la SCOLA A
- 8-16 mm dans la SCOLA B
- 30-95 mm dans la SCOLA C

La température a été maintenue autour de 20°C et la vitesse du courant à 7,5 cm/s. La photopériode était également contrôlée, avec une photophase de 7h à 20h30 encadrée d'une phase d'aube et de crépuscule de 30 min.

Trois lots de 300 œufs ont été placés dans les dispositifs expérimentaux le 17 mai à partir de 16h00.

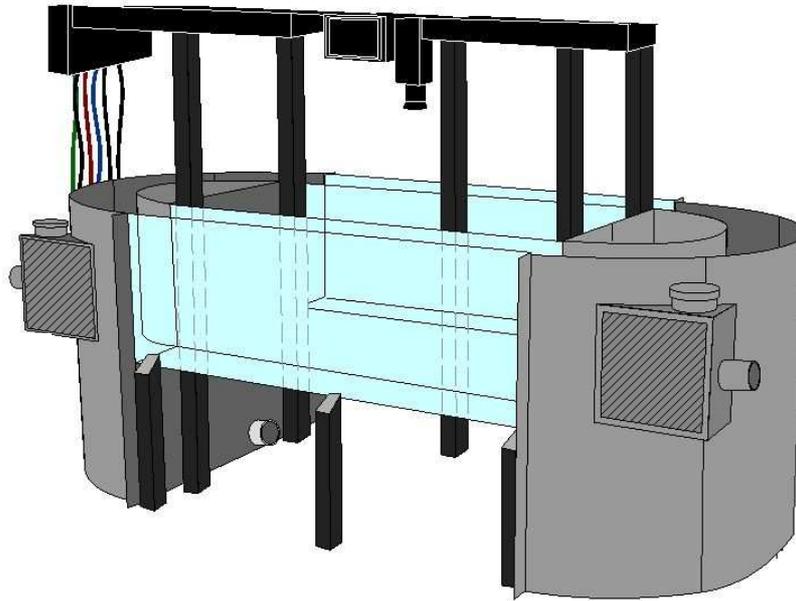


Figure 20: Schéma du mésocosme SCOLA II dédié à l'observation du comportement des jeunes stades de poissons (Ph. Camoin)

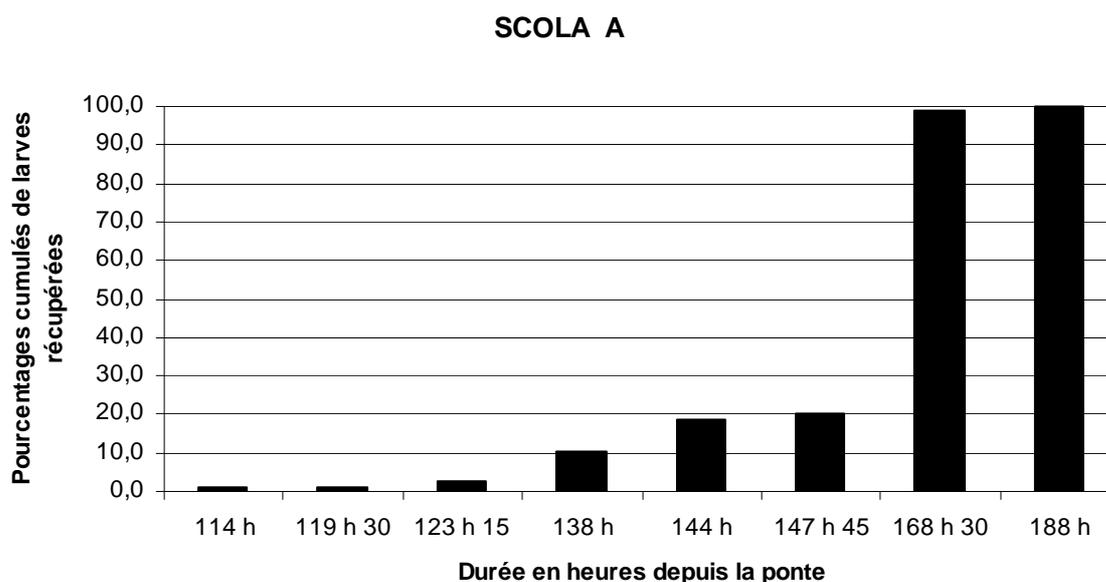
Le 20 mai, soit 4 jours après la ponte, le courant a été stoppé et un piège à larves (Figure 21) a été installé dans chaque canal. Le courant a ensuite été relancé à une vitesse suffisante pour amener les larves dans le piège, soit environ 9-10cm/s. Pendant les jours qui suivent, la température et la vitesse avant et après le piège sont régulièrement contrôlées. Dès les premières larves détectées, les pièges ont été relevés trois fois par jour.



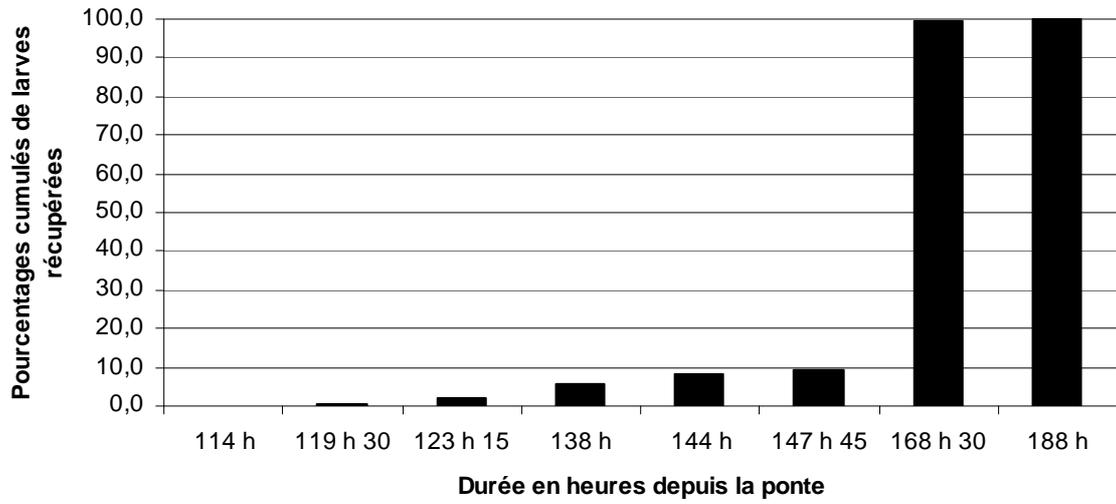
Figure 21: Piège à larves en place, filet et collecteur (photo Ph. Jatteau, Cemagref)

Les profils de dynamique d'éclosion sont similaires dans les trois SCOLA (Figure 22), et le maximum de larves récupérées a été observé au même moment, soit environ 7 jours après la ponte. Les éclosions se sont étalées sur 4 jours. Les taux de récupération dans les SCOLA A (85 %), et B (90,67%) ne sont pas significativement différents (Khi 2, $p > 0,05$) ; par contre le taux de récupération dans la SCOLA C (67%) est significativement différent des 2 autres (Khi 2, $p < 0,05$).

Globalement la taille moyenne des larves, mortes et vivantes, est significativement différente (ANOVA $P=0$) entre les trois Scola (Figure 23). Le substrat intermédiaire (SCOLA B) se démarque des deux autres avec un taux de récupération des larves, un pourcentage de larves récupérées vivantes et une taille moyenne supérieurs. Ce substrat intermédiaire apparaît comme le plus favorable des trois à l'émergence et à la survie des larves tandis que le substrat le plus grossier apparaît comme le moins favorable.



SCOLA B



SCOLA C

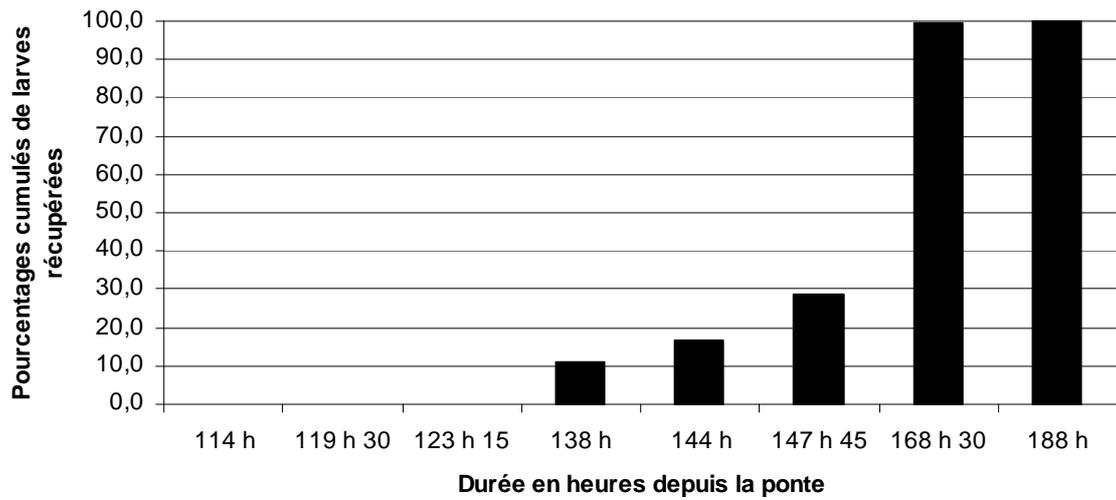


Figure 22: Dynamique d'éclosion des œufs d'alose en pourcentage cumulés de larves piégées dans les SCOLA A, B,C

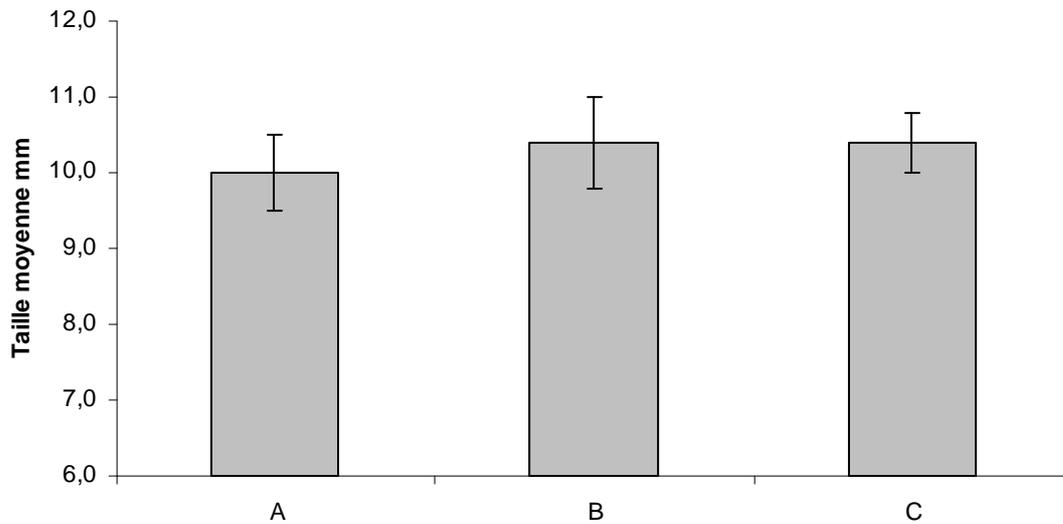


Figure 233: Taille moyenne des larves récupérées dans les Scola A, B et C. Les écart-types sont mentionnés.

3.2. Comparaison des résultats de 2008 et 2009 sur l'influence de la température sur la survie des œufs et larves de grande alose

3.2.1. Influence de la température sur la survie des œufs de grande alose

Les températures testées pour l'incubation des œufs en mini-jarres, ont été :

- en 2008 : 15, 18, 20, 21, 24, 27, 30, et 32°C
- en 2009 : 5, 10, 15, 20, 25, 32, 35°C

Les taux de survie ont été évalués par comptage du nombre d'œufs vivants et d'œufs morts au stade de développement 96h.

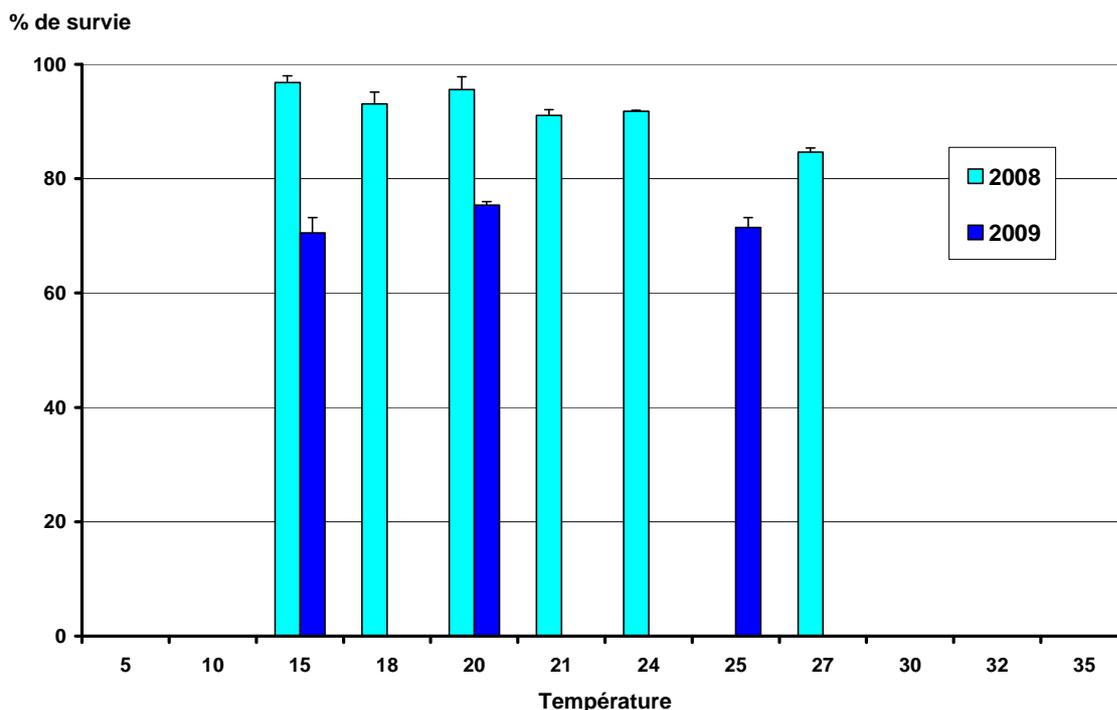


Figure 244: Taux de survie des œufs d’alose (en %) au stade 96h en fonction de la température. Les erreurs standards sont mentionnées

Les taux de survie se sont avérés nuls aux températures extrêmes 5, 10, 30, 32 et 35°C (Figure 24).

En 2008 les œufs avaient été introduits directement dans les mini-jarres d’incubation calées aux températures de consigne engendrant un choc thermique brutal. En 2009 la montée, ou la descente, en température s’est faite progressivement. Malgré cette amélioration du protocole, les résultats 2009 sont consistants avec ceux de 2008, et ces derniers sont confirmés.

Globalement les taux de survie de 2008 ont été meilleurs que ceux de 2009. Parmi les hypothèses pouvant expliquer ce résultat, une différence de qualité entre les pontes des deux années peut éventuellement être avancée.

L’analyse de variance met en évidence des différences significatives dans les taux de survie des œufs en fonction de la température (ANOVA, $p=0$). Le test de Tukey permet de distinguer un groupe homogène, 15 à 27°C, où les taux de survie ne sont pas significativement différents ($p>0,05$).

La gamme de températures favorable à l’incubation des œufs de grande alose s’échelonne donc de 15 à 27°C.

3.2.2. Influence de la température sur la survie des larves de grande alose

Les températures testées pour l'élevage de 300 larves en structure cylindrique sur 15 jours ont été :

- en 2008 : 15, 18, 20, 21, 24, 27, 30, et 32°C
- en 2009 : 5, 10, 15, 20, 25, 32, 35°C

Pour chaque température deux réplicats ont été mis en place.

Les taux de survie des larves ont été évalués en fin d'expérimentation par comptage du nombre de larves vivantes (Figure 25).

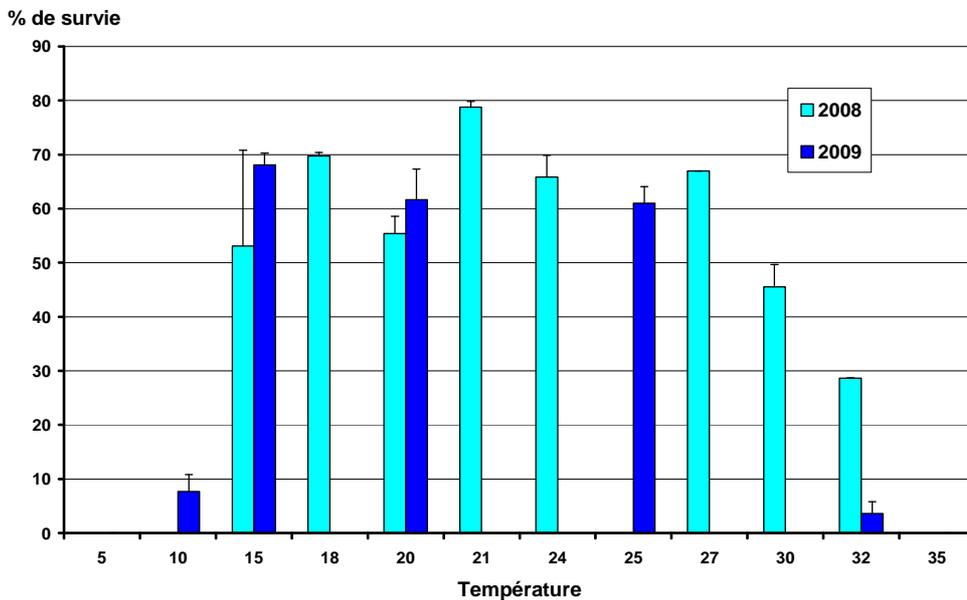


Figure 255: Taux de survie moyen des larves (en % des effectifs de départ) en fonction de la température, en 2008 et 2009. L'erreur standard est mentionnée

Les résultats 2009, confirment ceux obtenus en 2008 et précisent les limites de tolérance des larves à 15 jours. La survie est supérieure à 50% entre 15 et 27°C, ce qui peut être considéré comme une gamme de température acceptable pour les larves en termes de survie. En 2009, la survie est nulle à 5 et 35°C, et on observe une survie très faible à 10 et 32°C. En 2008 la survie à 32°C était nettement plus importante qu'en 2009, et la différence est significative (Test t, $p < 0,05$).

L'analyse de variance montre une survie significativement différente des larves en fonction de la température (ANOVA, $p = 0$). Le test de Tukey permet de distinguer 2 groupes. Les lots élevés à 5, 10, 32 et 35°C ont une survie faible, significativement différente des autres lots

($p < 0,05$), sauf avec le lot 30°C. La survie du lot 30°C n'est pas significativement différente de tous les autres lots. Les résultats de ce lot apparaissent donc intermédiaires, entre le groupe « survie élevée » (de 15 à 27°C) et le groupe « survie faible » (5, 10, 32 et 35°C).

3.2.3. Influence de la température sur la croissance des larves

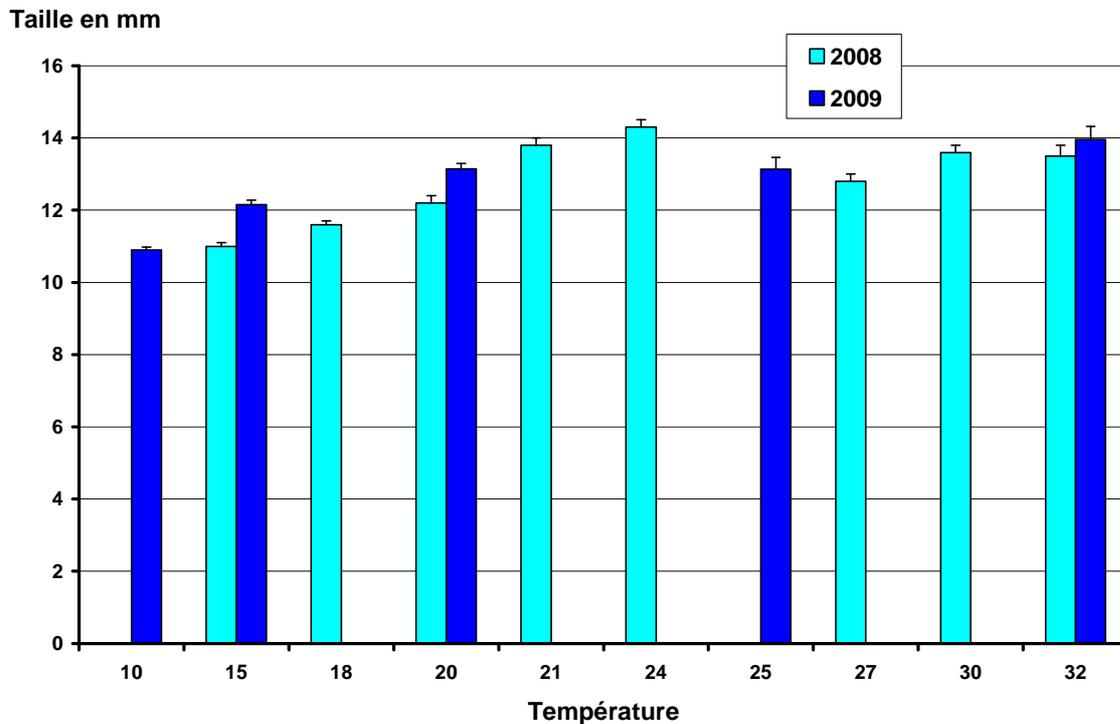


Figure 266: Taille moyenne de larves après 14 jours d'élevage en fonction des températures. Les erreurs standards sont mentionnées.

L'analyse de variance montre une différence significative de la taille en fonction de la température (ANOVA, $p=0$). La taille moyenne des larves augmente régulièrement pour atteindre un maximum avec le lot élevé à 24°C (Figure 26). La taille atteinte par ce lot n'est pas différente de celle des lots 21, 30 et 32°C, mais significativement différente de tous les autres lots (test de Tukey, $p=0$). La taille atteinte par les lots 30 et 32°C montre que la croissance des larves survivantes n'a pas été négativement affectée par les températures extrêmes.

3.2.4. Modélisation de la survie en fonction de la température

Les résultats expérimentaux 2008 et 2009 ont servi à l'élaboration d'un modèle linéaire généralisé (GLM) de la probabilité de survie en fonction de la température pour chacun des deux stades sur le logiciel R (version 2.9.2).

Les 2 stades ont été modélisés (Figure 27). Ce traitement permet de confirmer la tolérance thermique plus restreinte des œufs par rapport aux larves.

Dans nos conditions expérimentales, on peut émettre l'hypothèse qu'à l'optimum thermique il n'y a pas de mortalité induite. La mortalité observée à cet optimum serait due à la mortalité naturelle. On peut ainsi en déduire, pour chaque température, une mortalité uniquement due au facteur température.

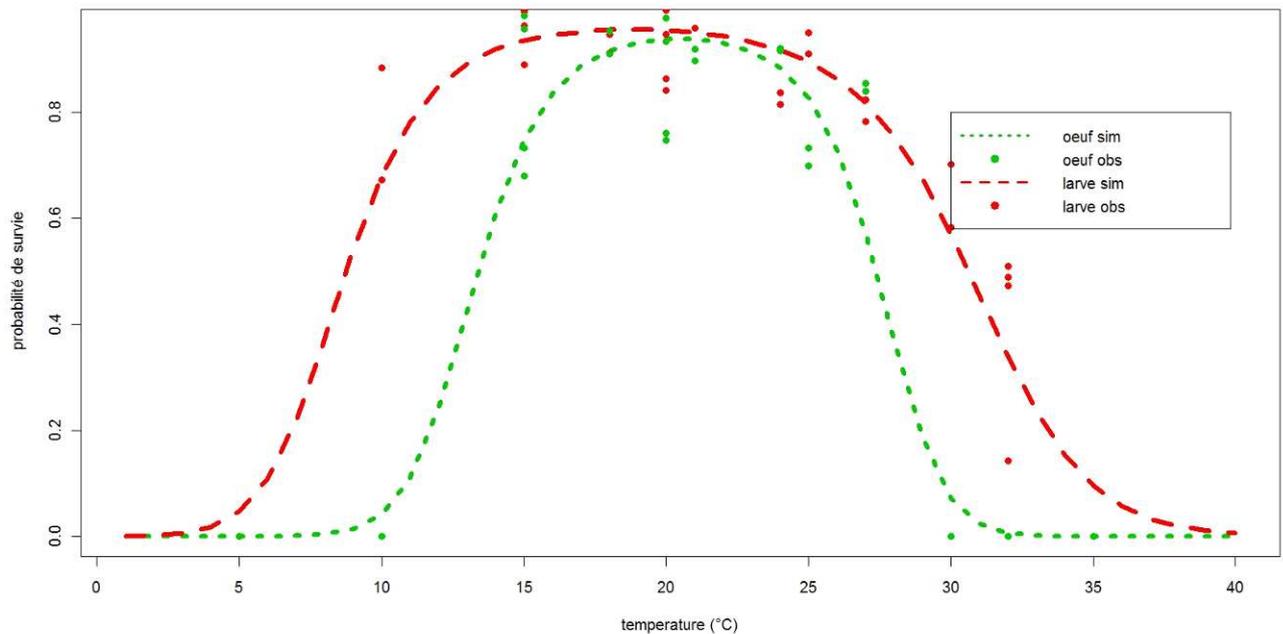


Figure 277: Modélisation de la survie chez l'aloise, pour les stades œufs et larves, en fonction de la température (les observations expérimentales sont figurées par des points).

Selon cette hypothèse, la mortalité naturelle à 5 jours à 19°C est estimée à 6,2% pour les œufs et 4,4% pour les larves.

4. Discussion

4.1. Influence de la nature du substrat

Les expérimentations menées dans les mésocosmes Scola ont mis en évidence une influence de la granulométrie sur le taux de survie des œufs d'aloise à l'éclosion. Ainsi, le substrat de granulométrie intermédiaire semble plus favorable en termes de survie des larves. Le substrat utilisé dans la SCOLA A (4-8 mm) s'est révélé trop grossier pour observer un roulement des œufs. L'utilisation d'un substrat de type sable, pour pouvoir mieux appréhender ce processus, est à envisager. Quant au substrat le plus grossier, un enfouissement des œufs et les difficultés des larves à « émerger » pourraient expliquer le faible taux de survie observé.

4.2. Influence de la température

Les principaux travaux menés sur l'influence des facteurs environnementaux sur les jeunes stades d'alose l'ont été sur une espèce européenne l'alose feinte *Alosa fallax*, et une espèce nord-américaine l'alose savoureuse *Alosa sapidissima*.

Aprahamian et Aprahamian (2001) ont montré que la variabilité observée dans la force des classes d'âge d'*Alosa fallax* était principalement due au facteur température. Mais dans le cadre de cette étude portant sur la population de la rivière Severn, ce sont les faibles températures qui engendraient de la mortalité.

Crecco *et al* (1983, 1986), Crecco et Savoy (1984), Savoy et Crecco (1988) établissent que la survie d'*Alosa sapidissima* durant les stades précoces critiques est corrélée avec les facteurs environnementaux.

Les études menées sur l'influence de la température sur les jeunes *Alosa sapidissima* montrent que ceux-ci peuvent déceler des différences de 0,1°C (Bardach et Bjorklund, 1957), réagissent à des variations très faibles de température (+-1°C) et évitent les secteurs où la différence atteint 4°C (Moss, 1970). Ces alosons peuvent traverser des zones d'eau chaude au cours de leur migration mais évitent celles où les températures sont supérieures ou égales à 30°C (Marcy *et al.* 1972).

Chittenden (1972) révèle que la tolérance thermique minimale pour les jeunes d'*Alosa sapidissima* est 2,2°C. L'espèce ne survie pas à une exposition prolongée à 4-6°C.

Klauda *et al.* (1991) rapportent que le bon développement des œufs d'alose américaine (*Alosa sapidissima*) requiert des températures supérieures à 13°C. Les travaux sur *Alosa pseudoharengus* (Kellogg, 1982), montrent que le meilleur taux de survie des œufs est obtenu pour une température de 20,8°C, et que la mortalité est totale pour 29,7°C.

Leach et Houde (1999) ont étudié l'effet combiné des facteurs pH, température et disponibilité en proies sur la survie des jeunes stades d'*Alosa sapidissima*. Du fait de l'hétérogénéité des réplicats, les variations rapides de température n'ont pas d'effet significatif sur la survie de larves d'alose savoureuse de 2-4 jours, bien qu'un passage de 20° à 25°C ou 30°C diminue très sensiblement la survie. Sur les larves de 6-8 jours ces mêmes augmentations de températures sont significativement préjudiciables. Le facteur température influe sur le taux de survie et de croissance des larves à court et long terme. Les augmentations rapides de températures sont plus préjudiciables pour les larves vésiculées et

les larves qui s'alimentent que les baisses rapides. Sur une durée de 15 jours d'élevage, les animaux élevés à 20°C et 25°C présentent les meilleures survies.

Concernant *Alosa alosa*, Hoestlandt (1958) mentionne qu'à des températures inférieures à 16°C les embryons meurent dans l'œuf tandis qu'à des températures inférieures à 18°C les embryons ne sont pas en bonnes conditions et ont des difficultés à émerger des œufs (Cassou-Leins et Cassou-Leins 1981). Une étude menée sur la Loire entre 1995 et 2004 (Boisneau et al., 2008), a montré que le patron de migration des juvéniles était modifié, en lien avec une augmentation de la température sur la période. Le début de la migration est plus précoce, par contre l'abondance des juvéniles n'est pas affecté.

Les expérimentations que nous avons menées en 2008 et 2009 ont permis de mettre en évidence les plages de tolérance des œufs et des larves.

Pour les œufs, la plage de tolérance (survie supérieure à 50%) se situe entre 15 et 27°C, ce qui est en accord avec les travaux menés sur des espèces nord-américaines. Dans cette gamme, la survie peut être qualifiée d'équivalente pour une année donnée. Les différences de survie embryonnaire entre 2008 et 2009 mettent plutôt en évidence l'influence de la qualité de la ponte (Glebe et Legett, 1981), qui elle-même dépend probablement de la qualité des gamètes.

Les larves sont plus tolérantes que les œufs, avec une gamme de tolérance (survie supérieure à 50%) s'étendant entre 10 et 32°C, et comme pour les œufs, on observe une survie homogène entre 15 et 27°C. La température de 30°C apparaît comme une température seuil pour les larves. D'après le modèle de survie en fonction de la température établi à 5 jours, et en ne considérant que la mortalité induite par ce facteur, elle correspond à un taux de survie de 61 %. L'analyse statistique met également en avant la particularité de cette température, comme intermédiaire entre les groupes « survie élevée » et « survie faible ».

Ces expérimentations mettent en évidence la bonne résistance des œufs et des larves de grande alose à des températures relativement élevées. Pour visualiser un effet négatif de la température il faut aller au-delà de 27°C.

5. Mise en perspectives des résultats expérimentaux par l'analyse des conditions de température rencontrées en milieu naturel

Il convient de rappeler, que les larves utilisées pour les expérimentations présentées dans ce rapport ont été obtenues à partir de géniteurs provenant de la Nivelle dont les régimes hydrologique et thermique diffèrent de ceux de la Garonne. Les résultats de tolérance

thermique obtenus sont donc extrapolés à la population du bassin Garonne – Dordogne en postulant que les exigences thermiques des œufs et larves des deux populations sont identiques. Si ce n'est pas le cas il semble raisonnable de penser que les individus de la population de Nivelles présentent une moins bonne résistance aux températures élevées que ceux de la population de Gironde.

Les chroniques de températures sur la Garonne ont été enregistrées par Migado, au niveau du Centre Nucléaire de Production d'Electricité de Golfech, en amont des rejets de refroidissement de la centrale nucléaire. Ces chroniques de moyennes journalières ont été comparées aux données enregistrées sur la frayère naturelle d'Agen (données Réserve de la Frayère Naturelle d'Agen), et ne montrent pas de différence significative. Les données du CNPE de Golfech seront donc considérées comme représentatives des températures prévalant sur les frayères entre Golfech et Agen.

Le niveau d'activité de la frayère de Lamagistère, donné par le nombre de « bulls » estimé par jour, a également été utilisé pour déterminer la période de présence des œufs en phase d'incubation (données Migado).

L'analyse a porté sur les périodes estivales 2003 et 2006 qui ont été les plus chaudes de ces dernières années.

Nous avons cherché dans un premier temps, à estimer l'impact potentiel du facteur température sur la survie, durant l'incubation et la phase larvaire. A partir du modèle de survie en fonction de la température, nous avons choisi 2 températures, 27 et 30°C. Ces températures correspondent respectivement à 86 et 61% de survie pour les larves. Pour ces mêmes températures, les seuils de survie pour les œufs sont 63 et 13%. Ces taux de survie correspondent à une mortalité uniquement due au facteur température. Un nombre de jours d'exposition a donc été calculé pour chaque stade (Tableau 2).

Cette première analyse, pour les années 2003 et 2006, montre que le stade œuf est le moins exposé aux températures élevées. Le risque d'avoir de fortes températures en mai ou juin, durant la période d'incubation est limité. Ce n'est pas la période où la température de l'air est potentiellement la plus élevée, et les débits sont encore soutenus.

Tableau 2: Nombre annuel de jours d'exposition compris entre les températures 27 et 30°C et supérieur à 30°C, pour les 2 stades, œufs et larves.

	Nombre de jours 27<T°C<30		Nombre de jours >30°C
	Incubation	Phase larvaire précoce	Phase larvaire précoce
Garonne 2003	2	19	3
Garonne 2006	0	21	0

La phase larvaire est plus exposée, avec environ 20 jours dépassant le seuil de 27°C et 3 jours supérieurs à 30°C. Ceci est expliqué par la présence beaucoup plus longue des larves dans le milieu, et plus tard en saison.

Un effet négatif de la température pendant la phase d'incubation existe mais a certainement été très limité pour la Garonne lors des deux années analysées. Il est probable sur la phase larvaire.

L'étape suivante a consisté à établir des taux de mortalité journaliers pour les œufs et les larves et à les croiser avec les chroniques de température et de nombre de bulls (données journalières) enregistrés sur les frayères durant la même période. Pour chaque date de ponte, la survie globale des œufs en fonction de la température a été établie sur 5 jours, la survie larvaire pour la même date de ponte a été estimée sur 15 jours après l'éclosion, présumée avoir lieu au bout de 5 jours (soit 20 jours après la date de ponte). Ce calcul itératif a permis d'estimer l'effet de la température sur une saison complète pour les années 2003 à 2008.

A partir de ce calcul un indicateur de l'impact de la température sur les devenir des pontes d'aloise a été construit en multipliant pour une date t la survie globale des œufs à t + 5 jours et des larves à t + 20 jours par le nombre de bulls enregistrés à une date t qui est lui même un indicateur du nombre d'œufs pondus (Figure 28). L'indicateur final est exprimé comme suit : [Nombre de bulls estimés X survie globale des pontes en fonction de la température) X 100/ Nombre estimés de bulls]. Selon les années, le nombre de bulls aboutissant au stade larve à T + 20 est diminué de 6,5 à 15,7 % du fait des températures défavorables aux œufs et aux larves.

On remarquera que des années qui sont considérées à juste titre comme chaudes (2003 et 2006) ne sont pas forcément les plus défavorables, tout dépend de la date à laquelle la ponte a eu lieu et quelles températures ont subis les œufs et les larves dans les jours qui ont suivis.

Nous n'avons pas poussé notre calcul au delà de 15 jours car les taux de survie que nous avons utilisés sont issus de la modélisation de données obtenues sur 15 jours d'élevage.

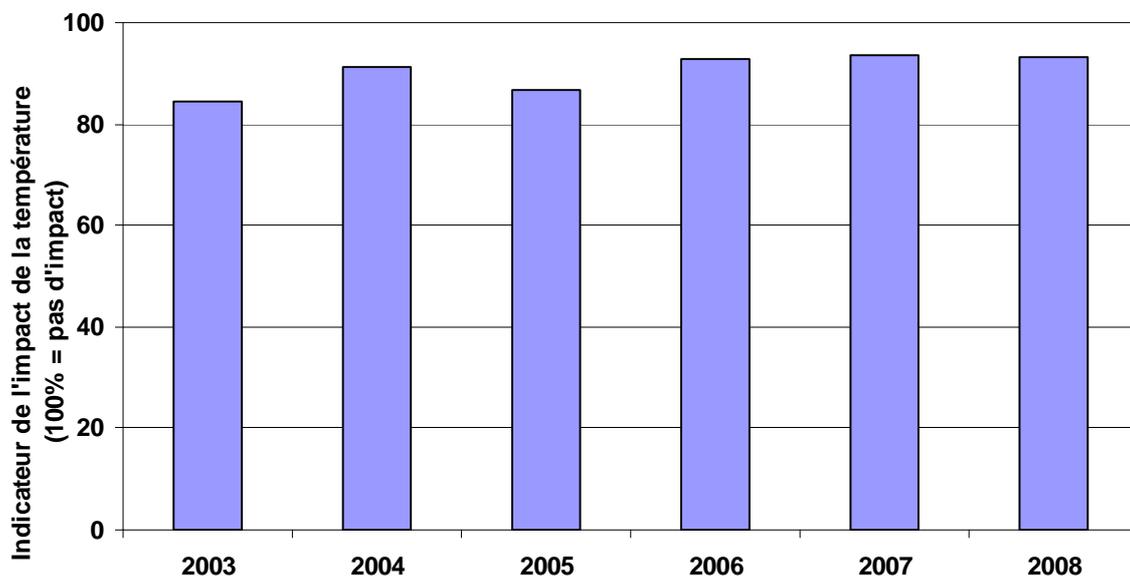


Figure 288: Evolution de l'impact de la température de la Garonne à Golfech sur le devenir des pontes d'alse sur La Magistère (en pourcentage du nombre de bulls potentiels sans contrainte thermique)

6. Réflexions sur la mise en œuvre d'expérimentations sur les taux de survie des œufs et larves de grande alose (*Alosa alosa*) en conditions d'hypoxie et de normoxie

Dans leur environnement les organismes aquatiques peuvent être confrontés à des épisodes d'hypoxie (niveau d'oxygène dissous inférieur à 2 mg/L) plus ou moins longs et plus ou moins fréquents liés à des phénomènes d'origine naturelle ou qui découlent des activités anthropiques : stratification des masses d'eau, eutrophisation du milieu, phénomène de bouchon vaseux, pics de températures associés à de faibles débits, pollutions. Plusieurs études ont montré que des conditions d'hypoxie ont des répercussions sur la structure des communautés et la distribution de la faune (Diaz et Rosenberg, 1995). Au niveau individuel, il a aussi été démontré que l'hypoxie provoque des changements physiologiques notamment chez les jeunes stades de poissons à l'origine de retards du développement embryonnaire, d'éclosion précoce ou d'incubation rallongée, de taux d'éclosion réduits, d'une augmentation du taux de déformations, d'une diminution de la croissance ou d'une fitness larvaire moindre (Bejda et al., 1992 ; Ciuhandu et al., 2005 ; Czerkies et al., 2001 ; Fuda et al., 2007 ; Hassell et al., 2008a ; Kaur et Toor, 1978 ; Roussel, 2007 ; Secor et Gunderson, 1998 ; Taylor et Miller, 2001 ; Wu, 2002). Une exposition prolongée à des conditions d'hypoxie ($DO < 2,3$ mg O₂/L) est néfaste pour la survie de la plupart des poissons (USEPA, 2000 dans Greccay 2002).

Peu de travaux ont étudié les besoins en oxygène chez l'aloise ou se sont attachés à déterminer les seuils létaux d'oxygène chez les jeunes stades d'aloise ainsi que les réponses physiologiques et comportementales à des conditions d'hypoxie subléthales. De faibles concentrations en oxygène dissous sont en effet susceptibles d'altérer la survie des œufs, larves ou juvéniles d'aloise. Or ces conditions de faibles concentrations en oxygène dissous peuvent survenir en milieu naturel lors de pics de température associés à de faibles débits ou au niveau d'un bouchon vaseux en estuaire.

Si sur les frayères de grande alose du bassin Gironde Garonne Dordogne, la survenue d'épisodes hypoxiques est peu probable, malgré une tendance à la baisse des débits conjointement à une tendance à la hausse des températures favorable à une baisse des taux d'oxygène dissous, l'hypoxie est en revanche fréquente surtout en été et au début de l'automne aux abords de l'agglomération bordelaise et dans la partie amont de l'estuaire de la Gironde. La pollution organique diminue fortement la concentration en oxygène près de Bordeaux jusqu'à des valeurs proches de 3 mg/l (3,14mg/L à Bordeaux en juillet 2006, Sondes Magest). Les teneurs les plus basses en oxygène sont observées en été lors des faibles coefficients de marée. Dans les eaux de l'estuaire de la Gironde se forme régulièrement un bouchon vaseux issu de la rencontre entre les eaux douces limoneuses et l'eau salée de la marée montante qui fait flocculer les particules argileuses qui seront remises en suspension à marée descendante. La masse sédimentaire du bouchon vaseux atteint 4 à 5 million de tonnes. Lors des faibles débits estivaux le bouchon vaseux se déplace de l'amont de l'estuaire vers Bordeaux et Libourne occasionnant entre autre une chute des concentrations en oxygène liée à l'oxydation du stock important de matière organique particulaire biodégradable accumulé dans le bouchon. Le niveau de saturation en oxygène peut alors devenir inférieur à 30%.

Afin d'évaluer dans quelle mesure de tels évènements peuvent affecter le recrutement en alosons sur le bassin de la Gironde, nous avons étudié la définition de dispositifs expérimentaux pour évaluer les conséquences de conditions hypoxiques sur les œufs, les larves et les juvéniles de grande alose avec comme indicateurs potentiels la survie, la durée d'incubation, le taux d'éclosion. La détermination de la DL50 (Miller et al., 2002) aux stades œuf, larve et aloson est également envisagée.

Le cadre du CPER alose 2008 prévoyait dans son volet 2 l'étude de l'impact de la teneur en oxygène dissous dans l'eau sur la survie des œufs et des larves de grande alose. Cet aspect du CPER n'a finalement pas pu être abordé d'un point de vue expérimental pour l'instant au regard de l'ampleur de la réflexion technique à mener en amont du projet. De plus, les

approvisionnement en géniteurs d'aloise se sont trouvés compliqués du fait de la mise en place d'un moratoire sur la grande alose dans le bassin Gironde Garonne Dordogne. Toutefois nous nous sommes attachés, en nous appuyant sur une analyse bibliographique et la consultation d'une personne référente (Didier Azam, INRA Rennes), à définir un système expérimental et un protocole exécutable dans les conditions prévalant à la station expérimentale de St Seurin-sur-l'Isle et autorisant l'étude de la survie des œufs et larves d'aloise en conditions hypoxiques.

Une réflexion technique doit préalablement être menée sur l'élaboration d'un dispositif expérimental autorisant le contrôle précis et stable sur plusieurs jours des concentrations en oxygène dissous dans l'eau d'alimentation de systèmes d'incubation d'œufs et d'élevage de larves et de juvéniles.

Une revue bibliographique fait apparaître que pour faire baisser la teneur en oxygène dissous dans l'eau, l'azote (N₂) est le plus fréquemment employé. L'azote peut-être mis à buller directement dans un réservoir d'eau (Grecay et Stierhoff, 2002 ; Hassell et al., 2009), ou bien être injecté dans une colonne de dégazage (passage du gaz et de l'eau à contre-courant) (Miller 1992). Il est aussi possible d'obtenir différents niveaux de concentration en oxygène par mélange d'eau riche en oxygène et d'eau appauvrie en oxygène. Le niveau d'oxygène dans le système expérimental (boite fermée hermétiquement) est contrôlé de façon manuelle ou automatique (Grecay et Stierhoff, 2002).

Sur la station il est possible, moyennant quelques aménagements, d'avoir accès à une eau de forage appauvrie en oxygène (teneur maximale 3mg/L). Cependant les caractéristiques exactes de cette eau ne sont pas connues, notamment la concentration en azote dissous et en CO₂ dissous. Cette eau est également très chargée en fer. En fonction des caractéristiques de cette eau, deux solutions sont envisageables pour mener à bien les expérimentations qui consisteront à exposer des œufs, larves et juvéniles d'aloses à différentes concentration en oxygène dissous.

6.1. Solution 1 : Mélange de deux types d'eau

Ce système nécessite d'avoir deux sources d'eau, l'une appauvrie en oxygène (eau de forage de la station de St Seurin) et l'autre à teneur en oxygène à l'équilibre avec l'air (eau du château d'eau de l'écloserie de la station de St Seurin). Ces sources sont connectées à des réservoirs hermétiquement clos dans lesquels se fait le mélange des eaux en proportions

variables selon la concentration en oxygène dissous souhaitée dans le réservoir (Figure 29). La teneur en oxygène dissous devra être régulièrement contrôlée dans l'eau des réservoirs par un oxymètre et réajustée au besoin par ajout d'eau de l'une ou l'autre des deux sources via des électrovannes ou par bullage direct d'oxygène dans le réservoir notamment pour compenser la consommation d'oxygène par le matériel biologique (larves ou alosons). Chaque réservoir pourrait alimenter en eau trois réplicats. Un filtre à poche serait intercalé entre la sortie de chaque réservoir et le circuit d'alimentation des réplicats pour retenir l'oxyde ferreux. Un deuxième filtre à poche serait branché sur la sortie d'eau oxygénée. Un agitateur sera plongé dans chaque réservoir pour assurer un bon mélange des eaux. Lors de l'utilisation des larves d'alse ou des alosons comme matériel biologique, un faible et constant renouvellement d'eau sera nécessaire. Un trop plein partira donc de chaque réplikat pour retourner au réservoir associé qui est lui-même équipé d'un siphon servant de trop-plein. Des afficheur-contrôleurs de la température, associés à des thermistances équiperont les différents réservoirs pour maintenir une température de 20°C.

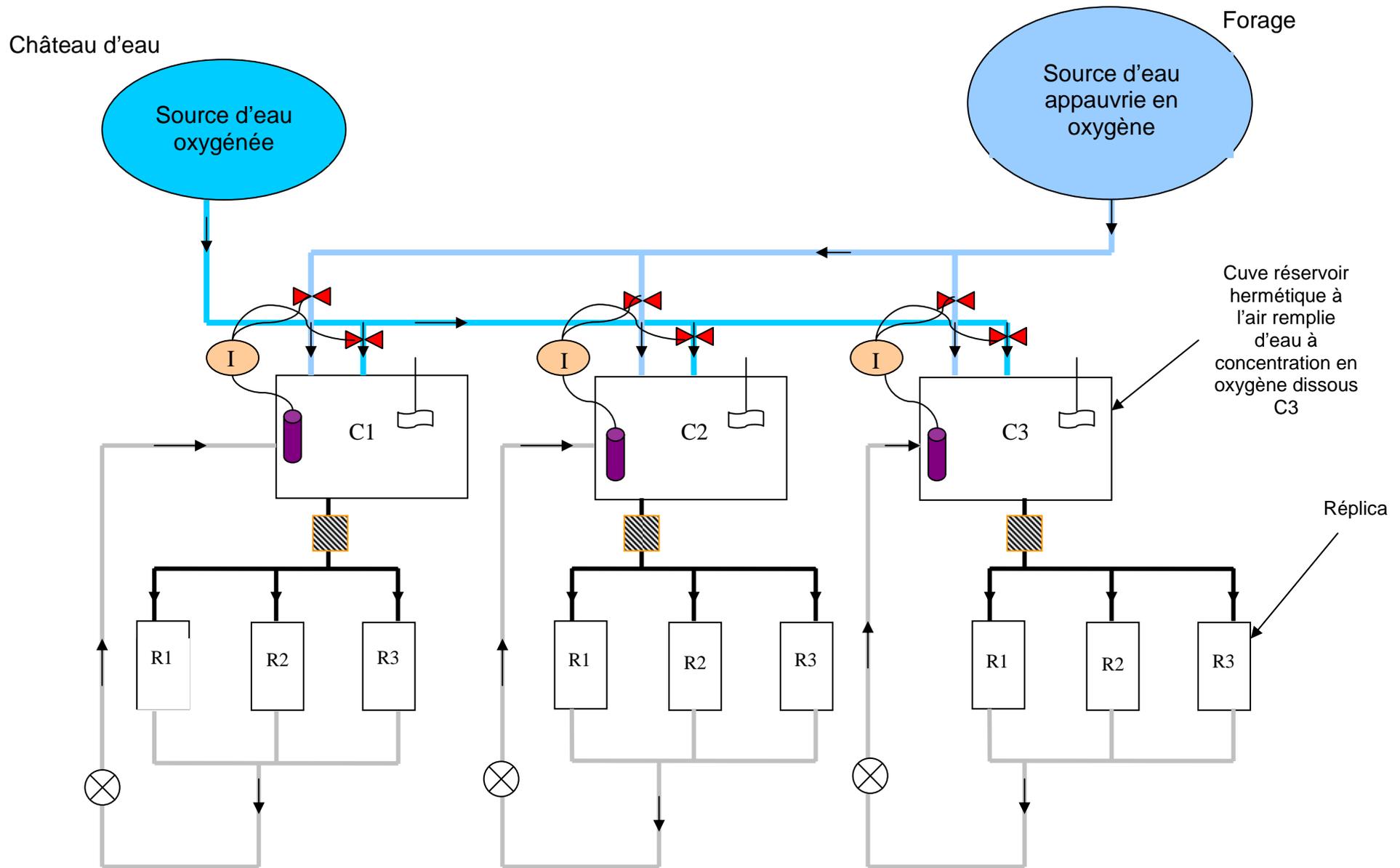


Figure 2929: Schématisation du dispositif de création de conditions d'hypoxie par mélange d'eaux (K. Marie, Cemagref Bordeaux)

Electrovannes

Interface de contrôle des électrovannes

Filtre à poche

Oxymètre

Mélangeur

Sens de circulation de l'eau

6.2. Solution 2 : Utilisation d'une colonne de dégazage (dispositif inspiré de la colonne de dégazage à dépression Brevet Ifremer-INSA, 2007)

Ce principe consiste à faire passer l'eau du forage de la station de St Seurin à faible teneur en oxygène sur une colonne de dégazage à garnissage (Figures 30 et 31). Dans la partie inférieure de cette colonne on injecte de l'oxygène pur, pour accroître la teneur en oxygène dissous, ou bien éventuellement de l'azote, pour renforcer les conditions d'hypoxie, selon la teneur en oxygène de l'eau de forage, via un injecteur relié à une bouteille d'oxygène sous pression, à une bouteille d'azote ou à un compresseur générateur d'azote. Si besoin, le branchement d'une pompe à vide sur la partie supérieure de la colonne peut accélérer la dissolution de l'oxygène dans l'eau circulant dans la colonne en créant une dépression. L'eau ayant circulé dans la colonne est recueillie dans un réservoir hermétiquement clos lequel alimente trois réplicats. Un oxymètre plongé dans le réservoir mesure la teneur en oxygène dissous de l'eau après son passage dans la colonne. Il est associé à un système qui contrôle l'injection d'oxygène ou d'azote dans la colonne pour ajuster la concentration d'oxygène dissous dans l'eau à la valeur souhaitée. Un filtre à poche destiné à retenir l'oxyde ferreux est intercalé entre la sortie de la colonne et l'entrée du réservoir et la ligne de distribution d'eau aux réplicats. Une fois le système complet rempli d'eau, l'ensemble fonctionne en circuit fermé et l'alimentation en eau de forage n'est plus nécessaire sauf dans le cas de la mise en place d'un renouvellement d'eau pour l'élevage des larves et des alosons. Un trop plein est ménagé sur chaque réplicat et l'eau récupérée est renvoyée sur la colonne de dégazage grâce à une pompe de circulation.

Si on souhaite disposer de plusieurs concentrations en oxygène dissous, il faut prévoir soit autant de colonnes de dégazage que de concentrations différentes soit une seule colonne de dégazage mais autant de systèmes d'assujettissement que de concentrations en oxygène (oxymètres dans les réservoirs, reliés à la bouteille d'oxygène ou au compresseur générateur d'azote et électrovannes le tout géré par un ordinateur). Les oxymètres seront alors interrogés successivement par l'ordinateur qui gèrera les quantités d'oxygène ou d'azote à injecter. Des électrovannes seront placées à l'entrée de chaque réservoir et sollicitées pour acheminer l'eau à la concentration x provenant de la colonne vers le réservoir à la concentration x . Des afficheur-contrôleurs de la température, associés à des thermistances équiperont les différents réservoirs pour maintenir une température de 20°C.

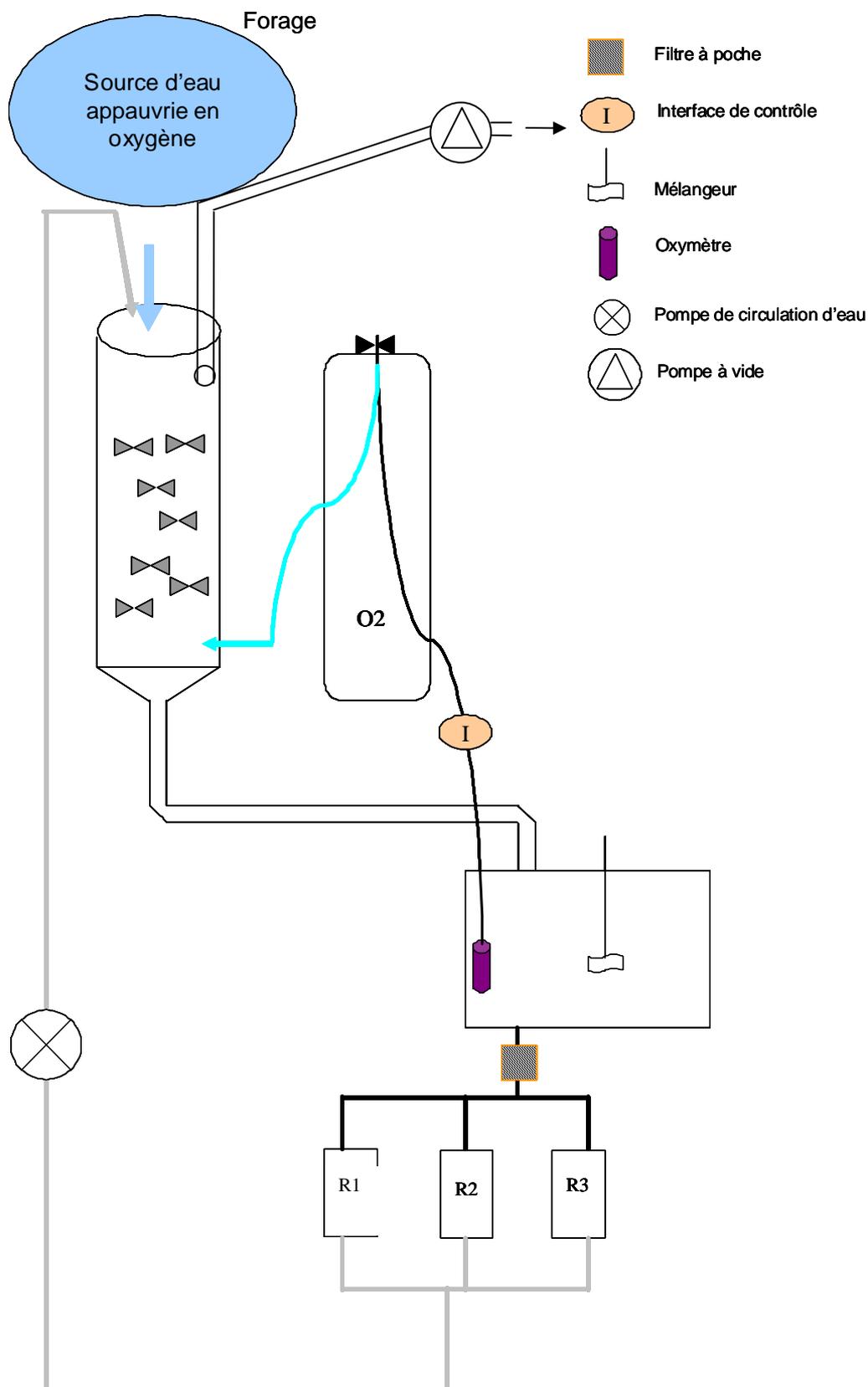


Figure 300: Schématisation du dispositif de création de conditions d'hypoxie par colonne de dégazage (K. Marie, Cemagref Bordeaux)

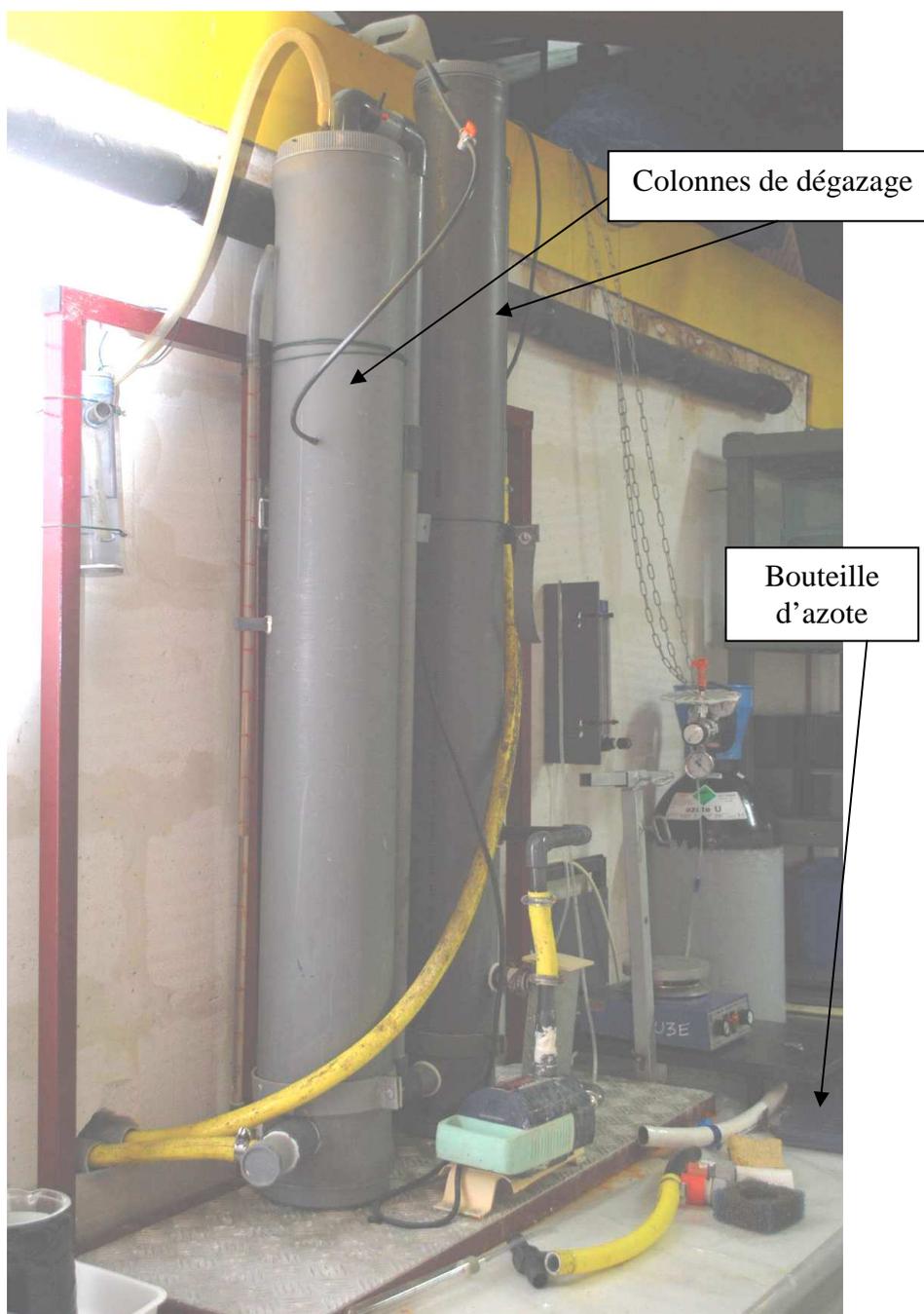


Figure 311: Exemple de dispositif à colonnes de dégazage (Réalisation Equipe U3E INRA Rennes ; Photo : K. Marie, Cemagref)

6.3. Réplicats témoins à normoxie

Concernant les réplicats témoins à normoxie, ils seront alimentés en circuit fermé par un réservoir rempli de l'eau provenant du château d'eau localisé dans l'écloserie de la station expérimentale. Un diffuseur relié à une bouteille d'oxygène pourra être placé dans le réservoir. Les réplicats seront équipés d'un trop plein ramenant l'eau au réservoir. Un oxymètre positionné sur le circuit de retour de l'eau devra communiquer avec le diffuseur

pour ajuster la concentration en oxygène dissous. Un filtre à poche sera placé à la sortie du réservoir pour collecter l'oxyde ferreux. Des afficheur-contrôleurs de la température, associés à des thermistances équiperont les différents réservoirs pour maintenir une température de 20°C.

6.4. Avantages et inconvénients des deux dispositifs

Le premier système repose sur un principe assez simple. Cependant sa réalisation d'un point de vue hydraulique serait assez lourde. Le deuxième système est plus complexe, notamment concernant les systèmes d'assujettissement, mais peut-être plus fiable. Dans les deux cas plusieurs calculs seront à effectuer et une phase de mise au point et de test assez longue sera nécessaire pour ajuster les différents débits. D'un point de vue coût, l'élément supplémentaire intervenant dans le deuxième système est la colonne de dégazage à garnissage mais son coût est relativement peu élevé. Un compresseur générateur d'azote pourra également s'avérer nécessaire selon la teneur en oxygène de l'eau de forage, ce qui représente un investissement plus conséquent.

7. Perspectives

Cette première analyse de l'impact de la température sur la survie des œufs et larves de grande alose, ne semble pas démontrer un effet négatif déterminant pour les années étudiées. Cette analyse doit être poursuivie et approfondie pour aboutir à une estimation plus précise.

La survie des jeunes stades d'alose dans le milieu naturel semble très faible. Les pourcentages de mortalité journalière estimés sur deux 2 années chez *Alosa aestivalis* et *Alosa pseudoharengus* sont de 99 et 98% (Walsh et al., 2005). Crecco et al., (1983) mentionnent une survie moyenne, calculée sur 4 années, de 1,86%, pour des larves entre l'âge de 4 jours et la métamorphose. Une estimation de la survie embryonnaire a été réalisée en 2001 sur le site Picquecos (Aveyron). Sur la totalité de la période d'incubation, la mortalité s'élève à 99,5% (Jatteau et al., 2002). Nous ne savons pas si ces données ont été obtenues pour des années normales ou défavorables pour le recrutement. Mais si le taux de survie naturelle est réellement aussi faible, la survenue d'un facteur défavorable pendant la période d'incubation et de développement larvaire peut aboutir à un recrutement quasi nul.

La température conditionne le niveau d'oxygène dissous. L'étude de l'impact du facteur oxygène, seul puis en combinaison avec la température, serait nécessaire. Néanmoins, il semble que ce facteur ne soit pas limitant sur les zones amont. En effet pour une température de 30°C, le taux d'oxygène dissous à saturation est supérieur à 7 mg.l⁻¹. Pour arriver à des

niveaux susceptibles d'avoir un impact négatif, il faut être en sous-saturation, en présence de matière organique et d'une dégradation aérobie par exemple. Cette situation se présente dans le bouchon vaseux au niveau de Bordeaux, où des taux de saturation de l'ordre de 50% peuvent être enregistrés. L'impact du facteur oxygène doit donc être envisagé également sur les juvéniles et pas seulement sur les stades précoces.

8. Bibliographie

- Aprahamian, M.W. et 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.
- Bardach, J.E. et Bjorklund, R.G. (1957). The temperature sensitivity of some american freshwater fishes. Am. Nat. XCI (859): 233-251.
- Béguer, M., Beaulaton, L. et Rochard, E. (2007). Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe : large scale explanatory factors. Ecology of Freshwater Fish 16 : 221-237.
- Bejda, A.J., Phelan, B.A., Studholme, A.L. (1992). The effects of dissolved oxygen on the growth of YOY winter flounder, *P. americanus*. Environmental Biology of Fishes 34 : 321-327.
- Boisneau, P., Menesson-Boisneau, C. et Baglinière, J.L. (1990). Description d'une frayère et comportement de reproduction de la grande alose (*Alosa alosa*) dans le cours supérieur de la Loire. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 316 : 15-23.
- Boisneau, C., Moatar, F., Bodin M. et Boisneau Ph. (2008). Does global warming impact on migration patterns and recruitment of Allis shad (*Alosa alosa* L.) young of the year in the Loire River, France ? Hydrobiologia, 602, 179-186.
- Cassou-Leins, F. et Cassou-Leins, J.J. (1981). Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'alose, *Alosa alosa* Linné. Thèse de 3^e cycle, Institut National Polytechnique de Toulouse, 393p.
- Castelnaud, G., Rochard, E. et Le Gat, Y. (2001). 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.
- Chanseau, M., Castelnaud, G., Carry, L., Martin-Vandembulcke, D. et 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.
- Chittenden, M.E., Jr. (1972). Response of young American shad, *Alosa sapidissima*, to low temperatures. Transaction of the American Fishery Society 4: 680-685.
- Ciuhandu, C.S., Stevens, E.D. et Wright, P.A. (2005). The effect of oxygen on the growth of *Oncorhynchus mykiss* embryos with and without a chorion. *Journal of Fish Biology* 67 : 1544-1551.
- Crecco, V. et Savoy, T. (1984). Effects of fluctuation in hydrographics conditions on year-class strength of American shad (*Alosa sapidissima*) in the Connecticut River. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41: 1216-1223.

- Crecco, V., Savoy, T. et Gunn, L. (1983). Daily mortality rate of larval and juvenile American shad (*Alosa sapidissima*) in the Connecticut River with changes in year-class strength. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1719-1728.
- Crecco, V., Savoy, T. et Withworth, W. (1986) Effects of density-dependent and climatic factors on American shad, *Alosa sapidissima*, recruitment: a predictive approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 457-463.
- Czerkies, P., Brzuzan, P., Kordalski, K. et Luczynski, M. (2001). Critical partial pressures of oxygen causing precocious hatching in *Coregonus lavaretus* and *C. albula* embryos. *Aquaculture* 196 : 151-158.
- Diaz, R.J. et Rosenberg, R. (1995). Marine benthic hypoxia : a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology : An Annual Review* 33 : 245-303.
- Edsall, T.A. (1970). The effects of temperature on the rate of development and survival of alewife eggs and larvae. *Transaction of American Fisheries Society* 99 (2) : 376-380.
- Fuda, K.M., Smith, B.M., Lesser, M.P., Legare, B.J., Breig, H.R., Stack, R.B. et Berlinsky, D.L. (2007). The effects of environmental factors on rainbow smelt *Osmerus mordax* embryos and larvae. *Journal of Fish Biology* 71 : 539-549.
- Girardin M., Castelnaud G., Laplaud A., Gonthier P., 2008. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi des captures 2006-2007 - étude de la faune circulante 2007. Rapport pour EDF CNPE du Blayais, étude n°124, Cemagref groupement de Bordeaux, Cestas., 250 p.
- Girardin, M., Castelnaud, G. et Laplaud, A. (2007). Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde - Suivi des captures 2005 - Etude de la faune circulante 2006. Rapport pour EDF CNPE du blayais / Etude Cemagref, groupement de Bordeaux, Cestas. N°116, 218p.
- Glebe, B.D. et Leggett, W.C. (1981). Latitudinal differences in energy allocation and use during the freshwater migrations of American shad (*Alosa sapidissima*) and their life history consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38 (7) : 806-820.
- Greycay, P.A. et Stierhoff, K.L. (2002). A device for simultaneously controlling multiple treatment levels of dissolved oxygen in laboratory experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 280 (2002) :53-62.
- Hassell, K.L., Coutin, P.C. et Nugegoda, D. (2008). Hypoxia impairs embryo development and survival in black bream (*Acanthopagrus butcheri*). *Marine Pollution Bulletin* 57 :302-306.
- Hassell, K.L., Coutin, P.C. et Nugegoda, D. (2009). A novel approach to controlling dissolved oxygen levels in laboratory experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371 : 147-154.
- Hoestlandt, H. (1958). Reproduction de l'alose atlantique (*Alosa alosa* Linné) et transfert au bassin méditerranéen. *Verhandlungen Internationala Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 13 : 736-742.
- Jatteau, P., Bardonnnet, A., Belaud, A., Dauba, F., Sabatier, R. et Véron, V. (2002). Ecologie des jeunes stades de grande alose *Alosa alosa*- première approche des habitats colonisés avant la dévalaison. Rapport Cemagref N°76, 57 pp.
- Kaur, K. et Toor, H.S. (1978). Effect of dissolved oxygen on the survival and hatching of eggs of scale Carp. *The Progressive Fish Culturist* 40 (1) : 35-37.

- Klauda, R.J., Fischer, S.A., Hall, L.W., Jr et Sullivan, J.A. (1991). American shad and hickory shad, *Alosa sapidissima* and *Alosa mediocris*. In Habitats Requirements for Chesapeake Bay Living Resources (Funderburk, S.L., Jordan, S.J., Mihursky, J.A. and Riley, D., eds), pp. 9-1~9-27. Annapolis, MD: Chesapeake Bay Program.
- Leach, S.D. et Houde, E.D. (1999). Effects of environmental factors on survival, growth, and production of American shad larvae. *Journal of Fish Biology* 54: 767-786.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E. et Elie P. (2003). Structure of the Gironde estuarine fish assemblages : a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources* 16 (2) : 47-58.
- Lochet, A. (2006). Dévalaison des juveniles et tactiques gagnantes chez la grande alose *Alosa alosa* et l'alse feinte *Alosa fallax* : Apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes. Thèse de Doctorat Université Bordeaux I 208 p.
- Marcy, B.C., Jacobson, P.M., Nankee, R.L. (1972). Observation on the reactions of young American shad to a heated effluent. *Transaction of the American Fishery Society* 4: 740-743.
- Martin-Vandembulcke, D. (1999). Dynamique de population de la grande alose (*Alosa alosa*, L. 1758) dans le bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne (France) : analyse et prévision par modélisation. Thèse de Doctorat de l'INP-ENSAT au Cemagref de Bordeaux 116 p.
- Miller, D.C., Poucher, S.L. et Coiro, L. (2002). Determination of lethal dissolved oxygen levels for selected marine and estuarine fishes, crustaceans and a bivalve. *Marine Biology* 140 : 287-296.
- Miller, W.J. (1992). An incubation system allowing multiple dissolved oxygen and temperature combinations for salmonid emergence studies. *The Progressive Fish Culturist* 54 : 259-263
- Moss, S.A. (1970). The response of young American shad to rapid temperature changes. *Transaction of the American Fishery Society* 99 (2): 381-384.
- Ross, R.M., Bennett R.M. et Johnson J.H. (1997). Habitat use and feeding ecology of riverine juvenile American shad. *North American Journal of Fisheries Management* 17, 4: 964-974.
- Roussel, J.M. (2007). Carry-over effects in brown trout : hypoxia on embryos impairs predator avoidance by alevins in experimental channels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* 64 : 786-782.
- Sabatié, M.R. (1993). Recherches sur l'écologie et la biologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa* Linné, 1758 et *Alosa fallax* Lacepede 1803). Thèse de Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale 326 pp.
- Savoy, T. et Crecco, V. (1988). The timing and significance of density-dependant and density-independant mortality of American shad, *Alosa sapidissima*. *Fishery Bulletin*, U.S. 86: 467-482.
- Secor, D.H. et Gunderson, T.E. (1998). Effects of hypoxia and temperature on survival, growth and respiration of juvenile Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus*. *Fishery Bulletin* 96 : 603-613.
- Taylor, J.C. et Miller, J.M. 2001. Physiological performance of juvenile southern flounder, *Paralichthys lethostigma* (Jordan and Gilbert, 1884), in chronic and episodic hypoxia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 258 : 195-214.

- Walsh, H.J., Settle, L.R. et Peters, D.S. (2005). Early life history of blueback herring and alewife in the lower Roanoke River North Carolina. Transaction of the American Fisheries Society 134 : 910-926
- Wu, R.S.S. (2002). Hypoxia : from molecular responses to ecosystem responses. Marine Pollution Bulletin 45 : 35-45.

Onema
Hall C – Le Nadar
5 square Félix Nadar
94300 Vincennes
01 45 14 36 00
www.onema.fr

Cemagref
Parc de Tourvoie
BP 44,
92163 Antony cedex
01 40 96 61 21
www.cemagref.fr