

CARACTÉRISATION DÉMOGRAPHIQUE DE POPULATIONS D'*ALOSA FALLAX RHODANENSIS* (CLUPEIDAE) DE LA MÉDITERRANÉE FRANÇAISE

par

Maiwenn LE CORRE (1), Richard SABATIÉ (1, 2) & Jean-Luc BAGLINIÈRE (1)

RÉSUMÉ. Deux espèces d'aloses colonisent les côtes françaises, *Alosa alosa* (la grande alose) et *A. fallax* (l'alse feinte). Une des six sous-espèces de ce dernier taxon *A. fallax rhodanensis* (l'alse feinte du Rhône) est inféodée au nord-ouest de la Méditerranée. La nature ancienne et fragmentaire des données relatives aux populations de cette sous-espèce, imposait la mise en place d'une étude approfondie de leurs caractéristiques éco-biologiques. Cette étude a été menée à partir d'échantillons d'individus adultes en migration génésique provenant du Rhône, de l'Aude, de l'Hérault et du Tavignano. Les populations ont été analysées en termes de structure démographique (distribution des classes d'âge, âge moyen de remontée, âge de maturité sexuelle et rapport des sexes, nombre de reproductions) et de biométrie (taille et poids par classes d'âge). Ainsi, il ressort que les populations de l'Atlantique diffèrent de celles de la Méditerranée. Notamment, ces dernières présentent un gabarit et une longévité supérieurs ainsi qu'un âge moyen de remontée plus élevé par rapport à ce qui est généralement observé dans l'Atlantique. Ces caractéristiques rapprochent les populations méditerranéennes de celles des grandes aloses.

ABSTRACT. Demographic characteristic of *Alosa fallax rhodanensis* (Clupeidae) populations in the French Mediterranean area.

Morphological and biological characteristics of twaite shad (*Alosa fallax rhodanensis*) populations in the French Mediterranean area are presented. Results were obtained from analysis of adults sampled during upstream migration in the Rhone, Aude, Hérault and Tavignano Rivers. Populations were analysed in terms of demographic structure (age class distribution, mean age at upstream migration, age at sexual maturity, sex ratio and number of reproductions) and of biometry (length-weight per age class). Results, showing that the Mediterranean populations have a higher size, a greater longevity and an older AMR than Atlantic populations, are discussed. These characteristics bring Mediterranean french twaite shads closer to Allis shad (*A. alosa*).

Keywords. Clupeidae - *Alosa fallax rhodanensis* - Twaite shad - MED - Demographic structure - Age.

En Europe, les aloses sont considérées comme des espèces vulnérables; pourtant, elles ne sont l'objet d'aucune mesure de protection. De plus, dans certaines parties de leur aire de distribution, très peu d'études ont été réalisées, en particulier dans le bassin méditerranéen où six sous-espèces d'*Alosa fallax* ont été reconnues dont *A. fallax rhodanensis* (alse feinte du Rhône) inféodée au nord-ouest de la Méditerranée.

Ainsi, en ce qui concerne les côtes françaises, seule l'étude réalisée par Douchement (1981) permettait d'avoir des éléments quant à la biologie des espèces méditerranéennes. Selon cet auteur, trois groupes taxinomiques pouvaient être identifiés à partir de leurs caractéristiques.

(1) MR INRA-ENSAR, Écobiologie et Qualité des Hydrosystèmes Continentaux, 65 rue de Saint Brieuc, 35042 Rennes Cedex, FRANCE.

(2) Laboratoire d'Halieutique, ENSAR, 65 rue de Saint Brieuc, 35042 Rennes Cedex, FRANCE.

téristiques méristiques et en particulier du nombre de branchiospines: les grandes aloses (*A. fallax*) avec cependant un nombre moyen de branchiospines bien inférieur à celui habituellement comptabilisé pour cette espèce (Quignard et Douchement, 1991; Sabatié, 1993; Alexandrino, 1996) et dont la présence originelle en Méditerranée est considérée comme très douteuse (Roule, 1924; Gallois, 1946; Hoestlandt, 1958); les aloses feintes du Rhône (*A. fallax rhodanensis*) (taxon majoritaire) et des hybrides entre ces espèces.

Actuellement, il semble que seules les aloses du Rhône soient présentes dans les fleuves méditerranéens français, même si sur l'Aude, quelques individus possèdent des caractéristiques qui ne sont pas incompatibles avec le statut d'hybrides [*A. fallax* × *A. fallax*] alors qu'aucune grande alose n'a été capturée en dépit d'un échantillonnage important (Le Corre, 1999). En revanche, si les aloses du Rhône appartiennent bien à l'espèce *A. fallax*, elles présentent des différences par rapport aux populations de l'Atlantique (Le Corre, 1999). Aussi, nous sommes-nous attachés à dégager la structure démographique des populations encore présentes ou à l'état de relique (Hérault) dans ces fleuves.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les populations d'aloses adultes ont été échantillonnées au cours de leur migration de reproduction dans quatre sites (Tableau 1).

L'âge et le nombre de reproductions ont été déterminés par scalimétrie suivant les méthodes d'interprétation préconisées par Baglinière *et al.* (sous presse). Sur le Rhône, des écailles ont été prélevées chaque année, sur un échantillon représentatif. Sur les trois autres cours d'eau (l'Aude, l'Hérault et le Tavignano), les prélèvements ont été effectués sur tous les individus. Le nombre d'écailles non interprétables et/ou régénérées était très faible (1,9% sur le Rhône, 5,1% sur l'Aude et 0% sur l'Hérault et le Tavignano).

Chaque poisson capturé a été sexé, mesuré (longueur à la fourche; L_f en mm) et pesé (poids en g). La confrontation de ces données à l'âge estimé, a permis d'aborder la structure démographique des populations de géniteurs capturés avec: 1) la taille moyenne par classe d'âge et par sexe; 2) le sexe-ratio (mâles/femelles); 3) l'âge moyen de remontée (AMR) et celui de première reproduction (AMPR) pour la population de géniteurs des deux sexes sur les différents fleuves, calculés selon la formule de Fahy (1978); et 4) le taux d'itéroparité.

Des analyses de variance (ANOVA, réalisées avec le logiciel SYSTAT) ont permis de comparer les caractéristiques des individus (taille, poids, AMR et AMPR): entre les sexes, les années d'échantillonnage, les classes d'âge et les deux principaux fleuves (le Rhône et l'Aude). Les résultats concernant le Tavignano et l'Hérault sont donnés à titre indicatif et ne font pas l'objet d'analyses en raison du nombre trop faible d'individus récoltés.

Tableau 1. Site, techniques et effectifs des captures d'*Alosa fallax* effectuées sur les quatre fleuves entre 1994 et 1999. [Sampling sites, technics and numbers of shads caught in the four rivers between 1994 and 1999.]

Fleuve	Site (km/mer)	Technique	Année de capture (effectif)
Aude	Moussoulens (15 km)	Pêche électrique	1997 (22) ; 1998 (17)
Rhône	Vallabrègue (58 km)		1994 (739) ; 1995 (424) ; 1996 (316) ; 1997 (453)
Hérault	Agde (5 km)	Filet maillant	1997 (9) (7 mâles)
Tavignano	Cardiccia (20 km)		1999 (12) (5 mâles)

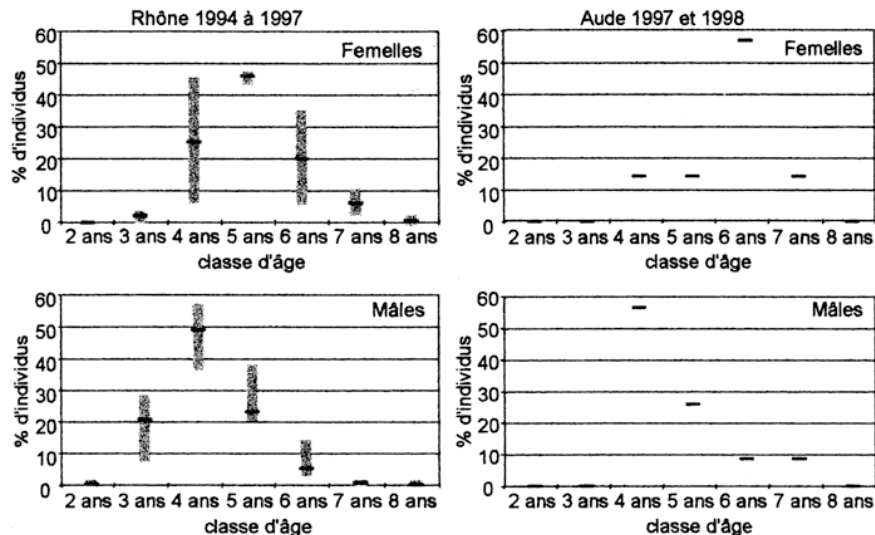


Fig. 1. Répartition par classe d'âge des aloses capturées sur le Rhône et sur l'Aude. Trait horizontal: % pour l'ensemble des quatre années; barre verticale: variations inter-annuelles avec respectivement en bas et en haut la valeur minimale et maximale. [Repartition per age class of shads caught in the Rhone River and in the Aude River. Horizontal line: for the four sample years; vertical bar: minimal (down) and maximal (up) value.]

RÉSULTATS

Spectre d'âge et âge moyen de remontée (AMR)

Sur le Rhône

Le spectre d'âge des géniteurs varie de 3 à 8 ans pour les femelles et de 2 à 8 ans pour les mâles (Fig. 1), mais il peut varier en fonction des années. La distribution des individus en classes d'âge est différente selon l'année et le sexe. La population est en moyenne plus âgée en 1995 et les femelles sont toujours plus âgées que les mâles (Tableau 1). Ainsi, 64% et 71% des mâles appartiennent aux classes d'âge de 3 et 4 ans, respectivement en 1994 et 1997, alors que 74% et 79% appartiennent à celles de 4 et 5 ans, respectivement en 1995 et 1996. De plus, 74%, 71% et 87% des femelles sont âgées de 4 à 5 ans, respectivement en 1994, 1996 et 1997, alors que 82% d'entre elles ont 5 et 6 ans en 1995 (Fig. 1).

Cette différence de répartition selon le sexe et l'année s'exprime également au travers des valeurs de l'AMR des géniteurs; ce dernier est identique en 1994 et 1996, un peu plus élevé qu'en 1997, mais plus faible qu'en 1995. L'AMR est toujours plus élevé chez les femelles que chez les mâles (Tableau 1). Sur les trois années, l'AMR est en moyenne de 4,7 ans pour la population de géniteurs (mâles: 4,16 et femelles: 5,05).

Sur l'Aude

L'âge des individus varie de 4 à 7 ans. Cependant, la répartition des classes d'âge diffère suivant les sexes. Ainsi, 14% et 57% des femelles sont âgées respectivement de 5 et 6 ans, alors que 57% et 26% des mâles sont âgés respectivement de 4 et 5 ans (Fig. 1). Ainsi, l'AMR est significativement plus élevé chez les femelles (Tableau 1) et l'AMR pour la population totale est de 5,1 ans.

Les ANOVA font apparaître des différences significatives entre les fleuves plus importantes pour les femelles que pour les mâles (Tableau 1).

Sur l'Hérault

L'âge des mâles varie de 4 à 5 ans; quant aux femelles capturées, l'une était âgée de 4 ans et l'autre de 6 ans. L'AMR pour l'ensemble des deux sexes est de 4,5 ans.

Sur le Tarn

Le spectre d'âge varie de 3 à 6 ans pour les mâles et de 5 à 6 ans pour les femelles. Ces dernières étant en moyenne plus âgées (5,3) que les mâles (4,0). L'AMR pour l'ensemble de la population est de 4,7 ans.

Spectre de taille et de poids*Sur le Rhône*

Le spectre de tailles et de poids de la population globale échantillonnée varie de 135 à 595 mm (Fig. 2) et de 110 à 300 g et reste très semblable lors des quatre campagnes. Cependant, les distributions de tailles et de poids (normales, sauf en 1995 où une proportion importante de mâles de grande taille a été capturée) diffèrent entre les années en raison de la proportion plus élevée de poissons de grande taille capturés en 1995, du moins en ce qui concerne les mâles. Chez les femelles, les différences inter-annuelles sont moins marquées (Fig. 2).

Le rapport des sexes est globalement en faveur des femelles (0,65) mais diffère selon l'année; il est équilibré en 1994 et 1996 (en raison de l'échantillonnage, mené pour obtenir le même effectif des deux sexes en 1996) et en faveur des femelles, très fortement en 1995 et plus légèrement en 1997. La taille ($F_{3,20} = 46$; $ddl_{3,20}$; $p_{3,20} < 10^{-3}$) et le poids moyen ($F_{3,20} = 20$; $ddl_{3,20}$; $p_{3,20} < 10^{-3}$) des femelles sont significativement supérieurs à ceux des mâles, quelle que soit l'année. Ces observations expliquent la différence de distribution des tailles et des poids constatée entre les campagnes d'échantillonnage.

Sur l'Aude

Il n'existe aucune différence significative des caractéristiques de la population (taille, poids, AMR) entre les deux années d'échantillonnage, sauf en ce qui concerne

Tableau 1. Âge moyen de remontée (AMR) des aloses capturées sur les deux fleuves étudiés et différences (ANOVA) entre les sexes, les années et les fleuves. [Average age of upstream migration (AMR) of shads caught in the two rivers studied and differences (ANOVA) between sexes, years of capture and rivers.]

		Femelles	Mâles	ANOVA / sexe				
				F	r ²	ddl	p	
Rhône	1994	5,0	4,1	211,97	0,23	1	< 10 ⁻³	
	1995	5,5	4,7					
	1996	5,1	4,1					
	1997	4,6	4,0					
	ANOVA / année	F	40,43	7,99				
		r ²	0,17	0,06				
		ddl	3					
	p	0,000						
Aude		5,7	4,7	9,96	0,22	1	0,003	
ANOVA / fleuve	femelles (1997-98; n = 199)			29,51	0,13	1	< 10 ⁻³	
	mâles (1997-98; n = 128)			12,96	0,09	1	< 10 ⁻³	

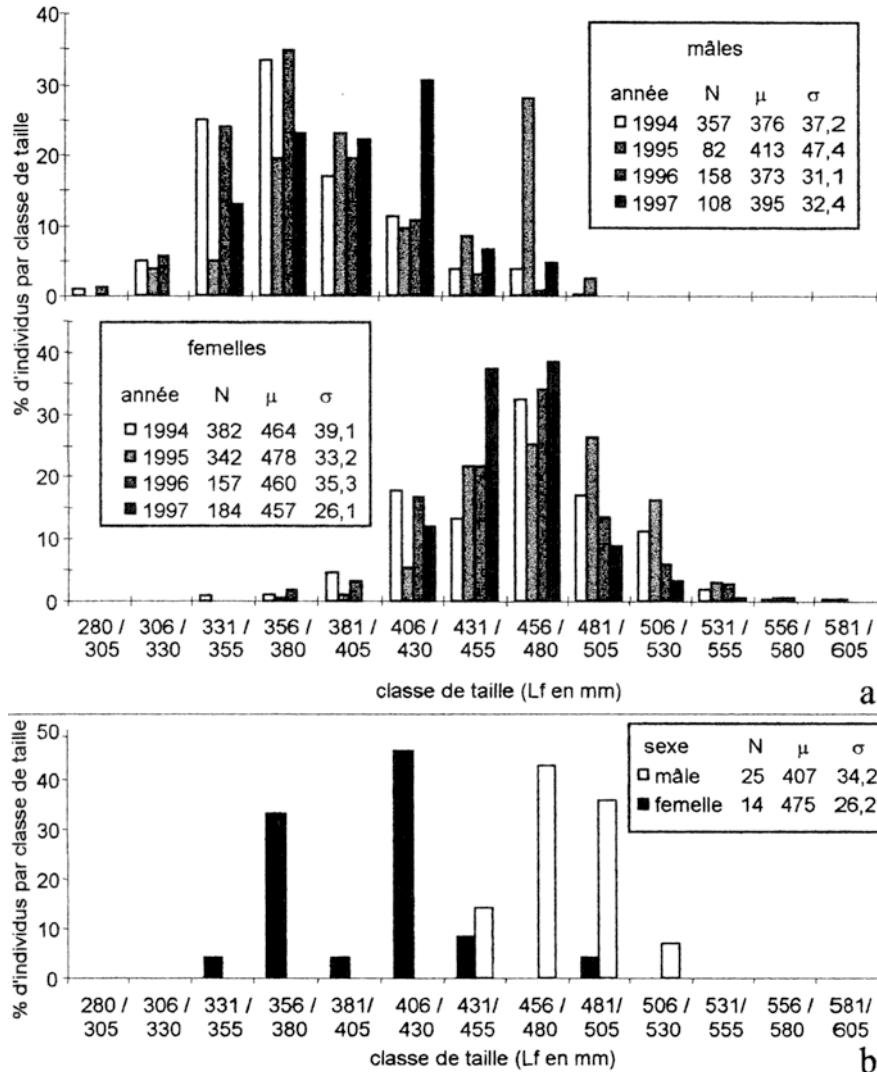


Fig. 1. Répartition (%) de tailles des aloses capturées sur le Rhône (a) et sur l'Aude (b). N: effectif; μ : moyenne; σ : écart-type. [Size class repartition of shads caught in the Rhone River (a) and in the Aude River (b). N: number of individuals; μ : mean; σ : standard deviation.]

l'AMPR pour lequel une différence faiblement significative est observée (F=3,71; p=0,022). Aussi les échantillons des deux années sont-ils traités ensemble.

L'analyse des caractéristiques biométriques générales indiquent que le spectre de taille et de poids de cette population s'étend de 352 à 530 mm (Fig. 1) et de 553 à 1786 g. Le sexe-ratio de 1,78 est largement en faveur des mâles.

Sur l'Hérault

Le spectre de taille s'étend de 373 à 485 mm (mâles: 373-421; femelles: 445-485) et le poids des individus varie de 685 à 1632 g (mâles: 685-910; femelles: 1288-1632). Ainsi, la

taille moyenne des individus est de 415 mm pour un poids moyen de 940 g (400 mm et 792 g pour les mâles).

Sur le Tavignano

Le spectre de taille s'étend de 340 à 455 mm pour l'ensemble de l'échantillon (mâles: 340-390; femelles: 415-455) et celui de poids de 478 à 1575 g pour l'ensemble de l'échantillon (mâles: 478-1038; femelles: 892-1575 g). Ainsi, la taille moyenne des mâles est de 365 mm et celle des femelles est de 438 mm (soit 407 mm pour l'ensemble des deux sexes). En ce qui concerne le poids, la moyenne est de 687 g pour les mâles et de 1244 g pour les femelles (soit 1012 g pour l'ensemble des deux sexes).

Âge moyen de première reproduction (AMPR) et taux d'itéroparité

Sur le Rhône (Fig. 3)

Le taux d'ales s'étant déjà reproduits au moins une fois est en moyenne de 45,9% dans la population (mâles: 39,2%; femelles: 50,3%) capturée au cours des quatre campagnes. Cette proportion est équivalente quelle que soit l'année (χ^2 non significatif) aussi bien pour la population totale que pour chacun des sexes.

Le nombre de marques de reproduction observées sur les écailles varie de 1 à 5. Cependant, 89,1% de la population totale de géniteurs échantillonnés sur les quatre années et s'étant déjà reproduits présentent 1 à 2 marques de fraie sur leurs écailles.

Le nombre de reproductions successives diminue avec l'âge. Par ailleurs, ce nombre est en proportion plus important chez les femelles puisque 2,2% des mâles présentent au moins 3 marques de fraie sur leurs écailles contre 6,9% chez les femelles. L'évolution du nombre de marques de reproduction en fonction de l'âge total du poisson montre qu'à partir de 6 ans, 90 à 100% des individus sont des aloses de une ou plusieurs remontées.

Ainsi, l'AMPR est bien inférieur à l'AMR. Sur les quatre années, ce dernier est globalement de 3,81 ans pour la population de géniteurs (mâles: 3,34; femelles: 4,03). Chez les mâles, 3,2% de la population se reproduisent pour la première fois à l'âge de 2 ans et 89,3% à 3 et 4 ans. En revanche, chez les femelles, 12,6% d'entre elles fraient la première fois à l'âge de 3 ans et 84,3% à 4 et 5 ans. La taille de première maturité sexuelle varie de 255 à 490 mm chez les mâles et de 335 à 520 mm chez les femelles.

Sur l'Aude (Fig. 3)

L'AMPR (inférieur à l'AMR) est en moyenne de 4,1 ans pour la population totale (mâles: 3,6; femelles: 4,8). Chez les mâles, 39% et 61% des individus se reproduisent pour la première fois respectivement à l'âge de 3 et 4 ans, alors que chez les femelles, aucun individu ne se reproduit avant l'âge de 4 ans (36%) et respectivement 43% et 21% se reproduisent à 5 et 6 ans.

La taille de première maturité sexuelle varie de 352 mm à 425 mm pour les mâles et de 431 mm à 466 mm pour les femelles.

Le taux d'itéroparité est de 62% pour la population totale. Ce taux est plus élevé pour les mâles (69%) que pour les femelles (50%). Le nombre de marques de fraie observées sur les écailles varie de 1 à 3 chez les mâles et de 1 à 2 chez les femelles. Cependant, 87% de la population totale échantillonnée durant les deux années présentent 1 à 2 marques de reproduction (mâles: 81%; femelles: 100%). L'évolution du nombre de marques de reproduction en fonction de l'âge des individus montre que chez les mâles de 5 ans et plus, tous les individus se sont déjà reproduits au moins une fois. En revanche, chez les femelles, si la majorité des individus se sont déjà reproduits au moins une fois à l'âge de 6 ans, c'est à 7 ans que tous les individus sont itéropares.

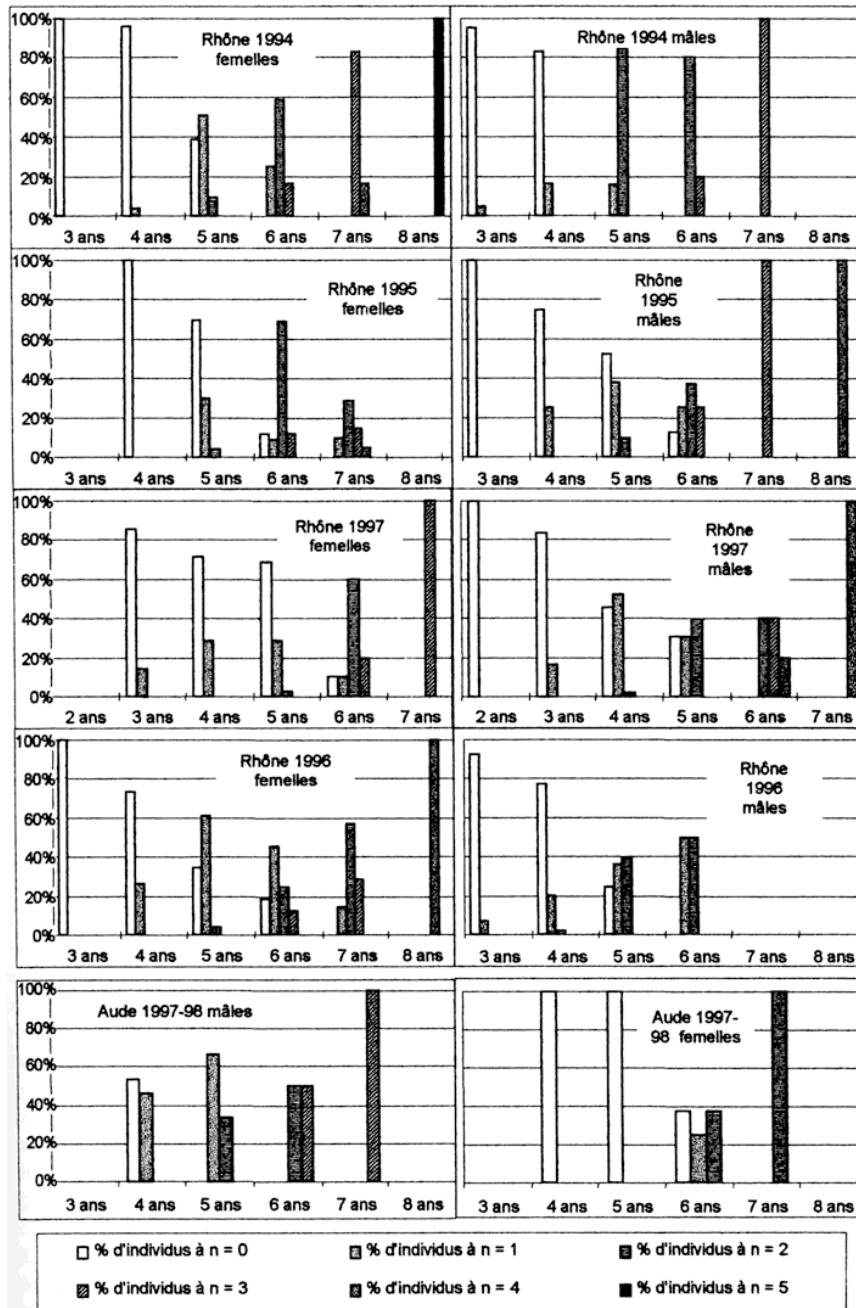


Fig. 3. Répartition (%) par groupe d'âge des aloses mâles (à gauche) et femelles (à droite) de première remontée (n=0) et de plusieurs reproductions (n=1 à 5) capturées sur le Rhône et sur l'Aude (en bas). [Repartition (%) per age class of male (left) and female (right) shads caught in the Rhone River and in the Aude River (below) (n=0: first upstream migration fishes; n=1 to n=5: multispawned fishes.)]

Seules les femelles présentent des différences significatives, de l'AMPR entre les fleuves ($F_{2,33} = 3,55$; $ddl_{2,33} = 3$; $p = 0,003$).

Sur l'Hérault

Pour les mâles, 2 individus âgés de 4 ans étaient primipares, les cinq autres s'étaient déjà reproduits une fois, dont un individu de 5 ans avec 2 reproductions antérieures. Chez les femelles, un des deux individus échantillonnés était primipare (celui de 4 ans), alors que celui de 6 ans s'était déjà reproduit une fois. Ainsi, l'AMPR est de 3,77 ans pour l'ensemble des deux sexes (mâles: 3,57).

Sur le Tavnano

Pour les mâles, trois des cinq individus (âgés de 3 à 5 ans) étaient des primipares, un individu âgé de 3 ans s'était déjà reproduit une fois et un âgé de 5 ans deux fois. Chez les femelles, 43% des individus étaient primipares (tous âgés de 5 ans), 29% s'étaient déjà reproduits une fois, 14% deux fois et 14% trois fois. Ainsi, l'AMPR est de 3,91 ans pour l'ensemble des 2 sexes (mâles: 3,4; femelles: 4,28).

DISCUSSION - CONCLUSION

L'étude des caractéristiques des adultes de ces populations d'aloses méditerranéennes permet à la fois d'analyser les variations intra et inter-populations des paramètres biométriques et démographiques, de juger de leur homogénéité, de replacer le taxon alose du Rhône dans le genre *Alosa* et de le comparer au taxon atlantique d'alse feinte. En effet, plusieurs points ressortent:

1. L'existence de variations annuelles naturelles, plus ou moins fortes selon le paramètre considéré comme cela a déjà été montré sur les taxons atlantiques (Mennesson-Boisneau et Boisneau, 1990; Taverny, 1991; Sabatié, 1993). Ainsi, sur le Rhône, la taille moyenne annuelle par classe d'âge évolue, en particulier pour les mâles. Il en est de même pour la structure d'âge (AMR et AMPR) et le sexe-ratio. Cependant, ces deux paramètres montrent une variabilité qui semble pouvoir s'expliquer en grande partie par des différences inter-annuelles de techniques d'échantillonnage. En effet, en 1996 et 1997, la large gamme de taille de mailles des filets utilisés a permis d'échantillonner correctement la population de mâles, alors que les deux autres années, les engins employés ont pu favoriser la capture des mâles les plus grands et les plus âgés. Cette variabilité annuelle de la structure d'âge en fonction des techniques et des sites d'échantillonnage apparaît plus marquée pour les mâles que pour les femelles qui ont, quelle que soit l'année, un gabarit (taille et poids) plus important. De même, la variation observée sur le rapport des sexes au cours des trois années peut être expliquée par les différences dans les sites de prélèvement. Ainsi, en 1994, la majorité des captures a été effectuée en amont du barrage alors que les années suivantes, elle a été faite essentiellement en aval. Or, il semble que les femelles, compte tenu de leur embonpoint et de leur taille, soient, en règle générale, plus gênées dans leur migration amont par la présence d'un obstacle (difficulté à le franchir) que les mâles (Mennesson-Boisneau et Boisneau, 1990). Par ailleurs, la principale frayère existant actuellement sur le Rhône est située en aval du barrage de Vallabrègue. La conjugaison de ces deux éléments pourrait alors entraîner une plus forte concentration de femelles en aval du barrage et ainsi expliquer, d'une part, la taille et l'âge moyens plus élevés et, d'autre part, la plus grande proportion de femelles capturées en 1995.

Sur l'Aude, les variations des paramètres biométriques et démographiques semblent moins prononcées que sur le Rhône, ce qui a d'ailleurs permis de regrouper les données recueillies sur les deux années. Cette observation pourrait traduire une réelle absence de variation de ces caractéristiques dans la mesure où, d'une part, la technique d'échantillonnage utilisée (pêche électrique) ne semble pas aussi sélective que celle qui est utilisée sur le Rhône et, d'autre part, l'échantillonnage a été réalisé sur les deux années avec un à deux mois de décalage dans le temps.

2. La difficulté à montrer une homogénéité des différentes populations étudiées, puisque les résultats attestent des différences significatives. Cependant, celles-ci apparaissent essentiellement dans l'estimation de la structure d'âge et plus particulièrement pour les femelles. Ces variations des caractéristiques démographiques s'expliquent, d'une part, par des différences dans les méthodes de capture (pêches électriques ou aux filets effectuées ponctuellement dans le temps sur l'Aude, l'Hérault et le Tarn; pêches aux filets effectuées à intervalles relativement réguliers sur le Rhône) et, d'autre part, par la disparité dans la taille des échantillons.

3. L'existence de spécificités biologiques de l'aloise feinte méditerranéenne par rapport aux populations atlantiques de la même espèce (Menesson-Boisneau *et al.*, 2000):

a) Un gabarit supérieur, lié à un plus fort taux de croissance, que l'on prenne en compte l'ensemble de la population, chaque sexe séparément ou les différentes classes d'âge. Cette observation se retrouve même en considérant la population d'aloses feintes du Lima (Portugal) et de la Loire qui présentent respectivement le plus fort gabarit (Alexandrino, 1996) et le plus haut taux de croissance (Menesson-Boisneau et Boisneau, 1990) dans l'Atlantique;

b) Une longévité plus élevée. Le spectre de classe d'âge chez les géniteurs est plus large que celui de l'aloise feinte atlantique (3 à 6 ans) à l'exception des populations de la Seurne et de la Wye (Pays de Galles) (2 à 13 ans: Aprahamian, données non publiées) et de l'Elbe (Thiel *et al.*, 1996). Ainsi, le spectre d'âge des populations d'aloise du Rhône est semblable à celui de la grande aloise (3 à 8 ans) (Menesson-Boisneau et Boisneau, 1990; Taverny, 1991; Sabatié, 1993). De fait, l'AMR de l'aloise du Rhône est toujours plus élevé que celui du taxon atlantique (excepté pour les populations précédemment citées); il reste assez proche (principalement pour les femelles) de celui de la grande aloise des côtes françaises (Menesson-Boisneau et Boisneau, 1990; Taverny, 1991) mais est plus faible que l'AMR de cette espèce présente dans les cours d'eau marocains et portugais (Sabatié *et al.*, 1996).

4. Cependant, au-delà des différences, il existe des ressemblances importantes entre les populations d'aloses feintes:

a) L'âge de maturité sexuelle dans les populations méditerranéennes est identique à celui qui a été observé pour les populations de l'Atlantique et ce, pour les deux sexes (Menesson-Boisneau et Boisneau, 1990; Taverny, 1991);

b) La présence d'un phénomène important d'itéroparité (jusqu'à six remontées) caractéristique de l'espèce dans toute son aire de répartition (Aprahamian, 1981; Mennesson-Boisneau et Boisneau, 1990; Alexandrino, 1990, 1996; Taverny, 1991) à l'exception des populations marocaines (Sabatié, 1993).

5. La confirmation de trois paramètres démographiques caractéristiques des adultes du genre *Alosa*, à savoir un âge moyen de remontée plus élevé et une maturité sexuelle plus tardive des femelles ainsi qu'une croissance plus élevée de ces dernières à âge égal en comparaison avec les mâles (Aprahamian, 1981; Cassou-Leins et Cassou-Leins, 1981; Douchement, 1981; Mennesson-Boisneau et Boisneau, 1990; Sabatié, 1993). Cela est observé quel que soit le cours d'eau méditerranéen étudié et même en dépit de très faibles échantillons récoltés dans certains cas.

RÉFÉRENCES

- ALEXANDRINO P.J., 1990. **□**Primeiros dados sobre a eficacia da eclusa Borland da barragem de Belver, rio Tejo. Alguns aspectos sobre a biologia das especies migradoras. Actas 2^o Conf. Nac. sobre a qualidade do ambiente, 2: 1-15.
- ALEXANDRINO P.J., 1996. **□**Estudo de populações de savel (*Alosa alosa* L.) e savelha (*Alosa fallax*, Lacépède). Análise da diferenciação interspecifica, subestruturação e hibridação. Thèse de Doctorat, 180 **□**. Univ. de Porto.
- APRAHAMIAN M.W., 1981. **□**Aspects of the biology of the twaite shad (*Alosa fallax*) in the rivers Severn and Wye. In: Proc. 2nd Brit. Freshw. Fish. Conf., Liverpool, pp. **□**11-119.
- BAGLINIÈRE J.-L., SABATIÉ R., APRAHAMIAN M.W., APRAHAMIAN C.D., ALEXANDRINO P., ASSIS C.A., CASSOU-LEINS J.-J., LE CORRE M., MENNESSON-BOISNEAU C., MARTIN VANDEMBULCKE D., ROCHARD E. & C. TEXEIRA, sous presse. **□**Guide pour l'interprétation des écailles et l'estimation de l'âge chez les aloses (*Alosa* spp.) de la façade atlantique-est et de la Méditerranée-ouest. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*
- CASSOU-LEINS F. & J.J. CASSOU-LEINS, 1981. **□**Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement de l'Alose. Thèse de 3^{ème} cycle, 393 **□**. Institut National Polytechnique de Toulouse.
- DOUCHEMENT C., 1981. **□**Les aloses des fleuves français, *Alosa fallax* Lacépède, 1803 et *A. alosa* Linné, 1758. Biométrie, écologie, autonomie des populations. Thèse de 3^{ème} cycle, 377 **□**. Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- FAHY E., 1978. **□**Variation in some biological characteristics of British sea trout, *Salmo trutta*, in Ireland. *J. Fish Biol.*, 13: 123-138.
- GALLOIS C., 1946. **□**L'alse du Rhône. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 141: 162-176.
- HOESTLANDT H., 1958. **□**Reproduction de l'alse atlantique (*Alosa alosa* Linné) et transfert au bassin méditerranéen. *Verhandlungen. Intern. Verein. theor. angew. Limnol.*, 13: 736-742.
- LE CORRE M., 1999. **□**Éco-biologie et génétique des populations d'aleses (*Alosa fallax* spp.) de la Méditerranée française. Thèse, 190 **□**. ENSA Rennes.
- MENNESSON-BOISNEAU C. & P. BOISNEAU, 1990. **□**Recherches sur les aloses du bassin de la Loire: migration, répartition, reproduction, caractéristiques biologiques et taxonomiques des aloses (*Alosa* sp.). Thèse de Doctorat, 143 **□**. Univ. de Rennes I et de Paris-Val-de-Marne.
- MENNESSON-BOISNEAU C., APRAHAMIAN M.W., SABATIÉ M.R. & J.J. CASSOU-LEINS, 2000. **□**Caractéristiques des adultes. In: Les Aloses (Atlantique-Est-Méditerranée-Ouest); Biologie, Écologie, Taxonomie et Influences des Activités humaines (Baglinière J.L. & P. Élie, eds), pp. **□**3-53. INRA-CEMAGREF.
- QUIGNARD J.-P. & C. DOUCHEMENT, 1991. **□***Alosa alosa* (Linnaeus, 1758). In: The Freshwater Fishes of Europe, 2: Clupeidae, Anguillidae (Hoestlandt H., ed.). Aula-Verlag, Wiesbaden.
- ROULE L., 1924. **□**Les aloses des eaux douces de France. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 49: 265-266.
- SABATIÉ R., 1993. **□**Recherches sur la biologie et l'écologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa* Linné, 1758 et *Alosa fallax* Lacépède, 1803): Exploitation et taxonomie des populations atlantiques, Bioécologie des aloses de l'oued Sebou. Thèse de Doctorat, 326 **□**. Univ. de Bretagne Occidentale, Brest.
- SABATIÉ M.R., ALEXANDRINO P. & J.L. BAGLINIÈRE, 1996. **□**Comparaison des caractéristiques biologiques de l'Alose vraie (*Alosa alosa* Linné, 1758) dans l'oued Sebou (façade nord-atlantique du Maroc) et dans le fleuve Lima. *Cybium*, 20(3): 59-73.
- TAVERNY C., 1991. **□**Contribution à la connaissance de la dynamique de populations d'aleses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) dans le système fluvio-estuarien de la Gironde: Pêche, Biologie, Écologie. Thèse de Doctorat, 451 p. Univ. de Bordeaux I.
- THIEL R., SEPULVEDA A. & A. OESMANN, 1996. **□**Occurrence and distribution of twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède) in the lower Elbe River, Germany. In: Conservation of endangered Freshwater Fish in Europe (Kirchhofer A. & D. Hefti, eds), pp. **□**57-170. Birkhäuser Verlag, Basel.

Reçu le 01.04.2000.

Accepté pour publication le 13.11.2000.