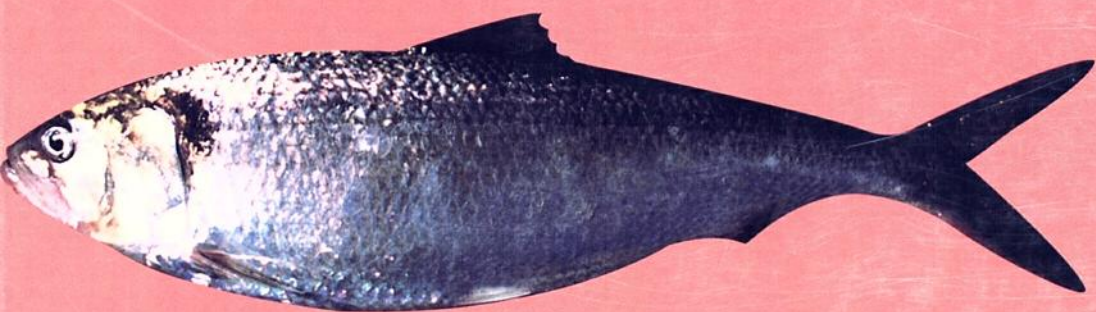


les aloses

(*Alosa alosa*

et *Alosa fallax* spp.)



Cemagref
EDITIONS

 **INRA**
EDITIONS

HYDROBIOLOGIE ET AQUACULTURE

les aloses

(*Alosa alosa*
et *Alosa fallax* spp.)

Écobiologie et variabilité des populations

J. L. BAGLINIÈRE, P. ELIE

Éditeurs

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

147, rue de l'Université, 75338 Paris Cedex 07

HYDROBIOLOGIE ET AQUACULTURE

Déjà parus dans la même collection :

Le Brochet : gestion dans le milieu naturel et élevage

Grignon (France), 9-10 septembre 1982

R. Billard, éd.

1984, 374 p.

L'Aquaculture du Bar et des Sparidés

Sète (France), 15-16-17 mars 1983

G. Barnabé et R. Billard, éd.

1984, 542 p.

**Caractérisation et essais de restauration
d'un écosystème dégradé : le lac de Nantua**

J. Feuillade, éd.

1985, 168 p.

Aquaculture of Cyprinids

Évry (France), 2-5 septembre 1985

R. Billard, J. Marcel, éd.

1986, 502 p.

La truite. Biologie et écologie

J. L. Baglinière, G. Maisse, éd.

1991, 304 p.

Les carpes. Biologie et élevage

R. Billard, coord.

1995, 388 p.

Poissons de Guyane

Guide écologique de l'Approuague

et de la réserve des Nouragues

T. Boujard, M. Pascal, J.F. Meunier,

P.Y. Le Bail, J. Gallé

1997, 262 p.

Genetics and breeding of common carp

V. S. Kirpichnikov, révisé par R. Billard,

J. Repérant, J.-P. Rio et R. Ward

1999, 102 p.

© INRA, Paris 2000 - ISBN : 2-7380-0906-9 - ISSN : 0763-1707

© Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants-droit. Le non respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20, rue des Grands Augustins, 75006 Paris.

Remerciements

Nous tenons à remercier le comité EGNP du ministère de l'Environnement qui a participé au financement de ce livre, ainsi que toutes les personnes qui, par leurs remarques et leurs suggestions, ont permis d'améliorer la qualité des articles présentés dans cet ouvrage : J. Allardi (ministère de l'Environnement, Paris), P. Berrebi (CNRS, Université de Montpellier), J. C. Hureau (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), B. Jalabert (INRA, Rennes), P. Keith (ministère de l'Environnement, Paris), F. Meunier (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), D. Ombredane (INRA-ENSA Rennes), J. S. Pierre (ENSA-INRA, Rennes), J. P. Porcher (CSP, Rennes), E. Rochard (CEMAGREF, Bordeaux), P. Saglio (INRA, Rennes), M. Thibault (INRA, Rennes).

Nous remercions également Mlle D. Ombredane (INRA, Rennes) pour l'utilisation de la photographie du filet barrage ainsi que P. Camoin (CEMAGREF, Bordeaux) pour les dessins des chapitres 4 et 5.

Table des matières

INTRODUCTION

1. Le genre <i>Alosa</i> sp. J. L. BAGLINIÈRE	3
--	---

BIOLOGIE DES ALOSES

2. Caractéristiques des adultes C. MENNESSON-BOISNEAU, M. W. APRAHAMIAN, M. R. SABATIÉ et J. J. CASSOU-LEINS	33
3. Remontée migratoire des adultes C. MENNESSON-BOISNEAU, M. W. APRAHAMIAN, M. R. SABATIÉ et J. J. CASSOU-LEINS	55
4. La reproduction J. J. CASSOU-LEINS, F. CASSOU-LEINS, P. BOISNEAU et J. L. BAGLINIÈRE	73
5. De l'œuf à l'adulte en mer C. TAVERNY, J. J. CASSOU-LEINS, F. CASSOU-LEINS et P. ELIE	93

VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE ET DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE CHEZ LES ALOSES

6. Origine et histoire des aloses O. LEGALL	127
7. Variabilité morphologique M. R. SABATIÉ, P. BOISNEAU et P. ALEXANDRINO	137
8. Diversité génétique P. ALEXANDRINO et P. BOISNEAU	179

LES ALOSES ET LES ACTIVITÉS HUMAINES

9. L'exploitation halieutique	
P. ELIE, C. TAVERNY, C. MENNESSON-BOISNEAU et M. R. SABATIÉ	199
10. Influence des activités humaines	
C. TAVERNY, A. BELAUD, P. ELIE et M. R. SABATIÉ	227
11. La conception des dispositifs de franchissement	
M. LARINIER, F. TRAVADE et J. DARTIGUELONGUE	249

CONCLUSION

12. Les aloses: une richesse patrimoniale à conserver et à valoriser	
J. L. BAGLINIÈRE, M. R. SABATIÉ, P. ALEXANDRINO, M. W. APRAHAMIAN et P. ELIE	263
Liste des auteurs	277

Introduction

Le genre *Alosa* sp.

Les Aloses (*Alosa* sp.) appartiennent à l'un des nombreux genres de la famille des Clupéidés et de l'ordre des Clupéiformes qui est divisé en deux sous-ordres (fig. 1-1). Le premier (*Denticipitoidei*) est seulement représenté par une espèce *Denticeps clupeioides* vivant uniquement dans les rivières côtières à courant rapide de l'Ouest de l'Afrique (Berra, 1981). Par contre le second sous-ordre (*Clupeioidi*) comprend 82 genres et 355 espèces répartis en quatre familles: les Chirocentridés, les Pristigastéridés, les Engraulidés (Anchois) et les Clupéidés (Whitehead, 1985; Nelson, 1994).

La famille des Clupéidés est souvent assimilée à celle des harengs qui servent d'espèces de référence (Scott et Scott, 1988). Elle est la plus importante des quatre tant par le nombre de genres (56) et d'espèces (181) qu'elle possède que d'un point de vue strictement économique (Whitehead, 1985; Nelson, 1994) en raison d'une large colonisation de tous les types de milieux aquatiques entre le 70^e N et le 60^e S de latitude (Berra, 1981).

Cette famille d'espèces pélagiques est d'abord largement représentée par des poissons marins côtiers (Scott et Scott, 1988) constituant une grande partie de deux sous-familles mondialement réparties (*Clupeinae* et *Alosinae*). Les trois autres sous-familles ne sont pas présentes en Europe (Hoestlandt, 1991) et renferment un certain nombre d'espèces vivant strictement en eau douce telles celles du genre *Pellonula* (Afrique tropicale de l'Ouest) et *Dorosoma* (Est de l'Amérique du Nord) (Berra, 1981).

Les aloses sont des poissons connus depuis très longtemps (depuis les Sauveterriens; cf. chap. 6) et bien avant l'époque romaine où les deux espèces, présentes actuellement sur les façades Est-Atlantique et Ouest-Méditerranée dans l'hémisphère Nord, la grande Alose (*Alosa alosa*) et l'Alose feinte (*Alosa fallax*) n'y étaient vraisemblablement pas distinguées (Noël, 1815). Au XVI^e siècle, Rondelet (1558) décrivait la migration anadrome de l'Alose, espèce abondante en France et estimée quant à la qualité de sa chair, en dépit de nombreuses arêtes. Il faut attendre Duhamel du Monceau (1772) et Lacépède (1803) pour que deux espèces d'Aloses, rattachées alors au genre *Clupea*, soient distinguées. Puis c'est avec Cuvier et Valenciennes (1847) qu'est défini le genre *Alosa*. Néanmoins jusqu'au premier quart du XX^e siècle les deux espèces étaient encore considérées comme appartenant au genre *Clupea* (Marchis, 1929). De même, l'Alose feinte était incluse dans un sous-genre, *Paralosa* (Roule, 1925) ou bien avait un autre nom d'espèce que celui utilisé aujourd'hui: *Alosa finta* (Leclerc, 1941). Ce n'est vraiment que dans les années 50 que les deux espèces sont désignées sous leur nom taxonomique actuel (Hoestlandt, 1958).

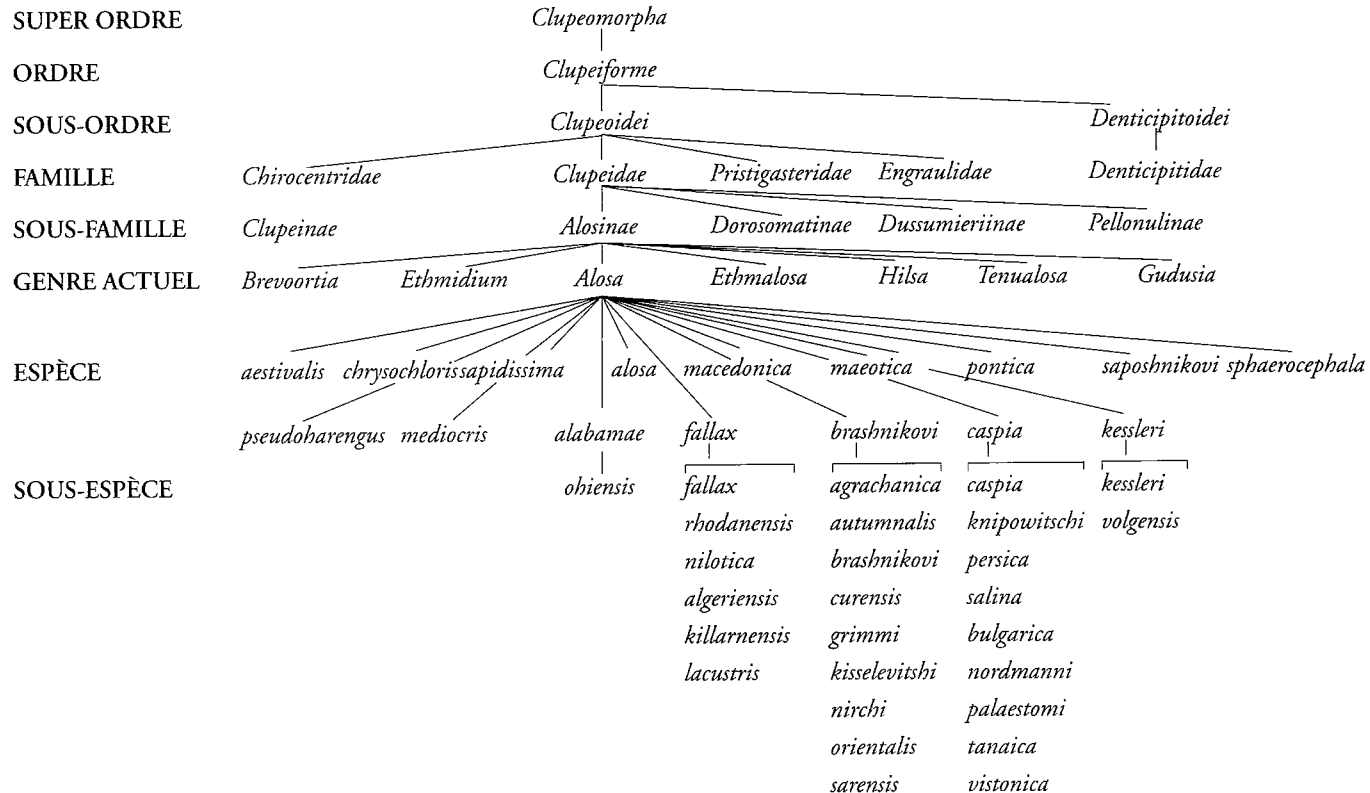


Figure 1-1: Place des espèces et sous-espèces d'Aloses dans la classification de la famille des Clupéidés (d'après Quignard et Kartas, 1977; Whitehead, 1985; Economidis et Sinis, 1986 et Nelson, 1994).

Description et systématique

Description générale et nomenclature actuelle

Les aloses, comme tous les autres Clupéidés, sont caractérisées par un corps fusiforme légèrement comprimé latéralement, par la présence de petites dents, de nombreuses branchiospines parfois serrées constituant un filtre branchial efficace, et d'une carène ventrale formée de scutelles (Whitehead, 1985).

Les aloses appartiennent au genre *Alosa* de la sous-famille des *Alosinae* qui comprend six autres genres (fig. 1-1). Ce genre se distingue plus particulièrement par une échancrure médiane sur la mâchoire supérieure, par un nombre de rayons des nageoires pelviennes égal à 8 et par un recouvrement des branchiospines inférieures et supérieures entre elles dans l'axe médian de l'arc branchial (Whitehead, *ibidem*).

Le genre *Alosa* regroupe 15 espèces (Whitehead, 1985) auxquelles il faut ajouter une dernière, *Alosa macedonica*, identifiée par Vinciguerra en 1921 et validée comme telle par Economidis et Sinis (1986). De plus 27 morphes d'aloses semblent actuellement reconnus comme sous-espèces. Ces différents morphes appartiennent à cinq espèces (fig. 1-1) : *Alosa alabamae*, *kessleri*, *fallax*, *brashnikovi* et *caspia*. Aucune sous-espèce n'est actuellement identifiée chez la grande Alose (*Alosa alosa*).

Ces espèces et sous-espèces sont différenciées à partir de critères méristiques (nombre de branchiospines, de vertèbres, de rayons des nageoires anale et dorsale, nombre d'écaillés sur la ligne longitudinale), morphologiques (forme du corps, présence de dents palatines et vomériennes), voire à partir de leur distribution géographique et de caractéristiques comportementales et biométriques (tabl. 1-1 et 1-2). Ainsi les aloses des mers Noire et Caspienne sont les seules espèces à posséder des dents vomériennes et palatines. De même, la grande Alose est généralement distinguée de l'Alose feinte par trois caractères : le nombre de branchiospines (>90 contre < 60) (Spillmann, 1961), une plus grande taille (Whitehead, 1985) et une disposition différente des écaillés (écaillure) (Mennesson-Boisneau et Boisneau, 1990) (*cf.* chap. 7).

De même parmi les six sous-espèces de l'Alose feinte, deux sont endémiques de lacs (*A. f. killarnensis* et *lacustris*) et ont des caractéristiques morphométriques et méristiques différentes des quatre autres morphes qui sont anadromes (*A. f. fallax*, *nilotica*, *algeriensis* et *rhodanensis*) (tabl. 1-2). Cette dernière sous-espèce ou Alose feinte du Rhône apparaît de par sa taille et sa colonisation des parties hautes de bassin, proche de la grande Alose (Hoestlandt, 1958).

Problèmes taxonomiques

Même si une classification actuelle des aloses a pu être présentée en utilisant les études les plus rigoureuses, la systématique et la taxonomie de ces clupes restent confuses (Quignard et Kartas, 1977 ; Whitehead, 1985). Ces difficultés proviennent de la très grande polymorphie du genre *Alosa* (Fredj et Maurin, 1987) et des membres de la famille des Clupéidés en général (Hoestlandt, 1991). Une situation comparable se retrouve dans la sous-famille des *Coregoninae* qui a de commun avec celle des *Alo-*

Tableau 1-1. Les seize espèces d'Aloses (*Alosa* sp.) identifiées actuellement : répartition, caractéristiques morphologiques et méristiques et quelques éléments de biologie.

1 – Les aloses de l'Atlantique-Ouest (États-Unis, Canada), Est (Europe, Maroc) et de Méditerranée (d'après Whitehead, 1985 et Mc Dowald, 1988).

	Espèce nom latin	Nom Français	Répartition originelle	Caractéristique		Nombre total de branchiospines	Éléments de biologie Longueur totale maximale en cm ⁽¹⁾
				forme du corps	dents sur		
Atlantique-Ouest	<i>A. aestivalis</i> (Mitchill, 1814)	Alose d'été (gaspereau)	Du cap Breton, Nelle Écosse à la rivière St-John's en Floride	fusiforme	–	62 - 76 (2)	Euryhaline, anadrome migratrice, fraie en eau douce ou saumâtre - 45 cm
	<i>A. alabamae</i> (Jordan et Evermann, 1896)	Alose de l'Alabama	N.O. du golfe du Mexique jusqu'en Floride	fusiforme	–	62 - 71 (2)	Euryhaline, anadrome, migratrice fraie en eau douce - 60 cm
	<i>A. chrysochloris</i> (Rafinesque, 1820)	Alose chrysochlore	N.E. du golfe du Mexique	fusiforme	mâchoire	33 - 39 (2)	Euryhaline, anadrome, migratrice fraie en eau douce - 60 cm
	<i>A. mediocris</i> (Mitchill, 1814)	Alose médiocre	Depuis le Maine jusqu'au sud de la Floride	fusiforme	mâchoire (très peu)	31 - 37 (2)	Euryhaline, anadrome, migratrice fraie en eau douce - 70 cm, mais en moyenne plus petite que <i>A. sapidissima</i>
	<i>A. pseudoharengus</i> (Wilson, 1811)	gaspereau	Côtes du Labrador et Terre Neuve jusqu' en Caroline du Sud	fusiforme	mâchoire (très peu)	58 - 66 (2)	Euryhaline, anadrome ou enfermée, migratrice, fraie en eau douce - 45 cm
	<i>A. sapidissima</i> (Wilson, 1811)	Alose savoureuse	Côtes du Labrador et Nelle Écosse jusqu' au centre de la Floride	fusiforme	–	86 - 104 (2)	Marine, anadrome, migratrice fraie en eau douce - 70 cm
Atlantique-Est et Méditerranée	<i>A. alosa</i> (Linné, 1758)	Grande Alose	Norvège (Bergen) jusqu'au sud du Maroc, Méditerranée occidentale	harengoïde	–	90 - 160	Marine, anadrome ou enfermée, migratrice, fraie en eau douce - 70 cm
	<i>A. fallax</i> (Lacépède, 1803)	Alose feinte	Islande, Norvège et Balti- que jusqu'au Sud Maroc, Bassin méditerranéen	harengoïde	–	30 - 60	Marine, anadrome ou enfermée migratrice, fraie en eau douce, voire en eau saumâtre - 64 cm

(1) La longueur totale (LT) est donnée à partir des valeurs de la longueur standard (LST) (Whitehead, 1985) et de la relation $LT = 9,4027 + 1,156 LST$, $r = 0,995$ (Taverny, 1991).
(2) Le nombre total de branchiospines (Nbpt) est calculé à partir du nombre de branchiospines de la partie inférieure du premier arc branchial (Nbpl) donné par Whitehead (1985) et par la relation $Nbpt = 1,33 Nbpl + 6,672$, $r = 0,984$, établie à partir des données trouvées dans Quignard et Douchement (1991a et b).

Tableau 1 (suite) — Les seize espèces d'Aloses (*Alosa* sp.) identifiées actuellement : répartition, caractéristiques morphologiques et méristiques et quelques éléments de biologie.

2 – Les aloses ponto-caspiennes (d'après Whitehead, 1985; Economidis et Sinis, 1986).

Espèce nom latin	Nom français	Répartition originelle	Caractéristique forme du corps	Caractéristique dents sur	Nombre total de branchiospines	Éléments de biologie Longueur totale maximale en cm ⁽¹⁾
<i>A. brashnikovi</i> (Borodin, 1904)	Alose caspienne marine	Mer Caspienne mais surtout au Sud	harengoïde	mâchoire vomer palatins	18-47	Eau saumâtre, non anadrome migratrice fraie en mer - 59 cm
<i>A. caspia</i> (Eichwald, 1838)	Alose caspienne	Mers Caspienne, Noire	alosoïde	mâchoire vomer palatins	50-180	Euryhaline, migratrice, anadromie et reproduction en eau douce selon la sous-espèce - 33 cm
<i>A. kessleri</i> (Grimm, 1887)	Alose caspienne anadrome	Mer Caspienne (Volga)	harengoïde	mâchoire vomer palatins	59-155	Euryhaline, anadrome, migratrice fraie en eau douce - 61 cm
<i>A. maeotica</i> (Grimm, 1901)	Alose de la mer Noire	Mers Noire et d'Azov	alosoïde	mâchoire vomer palatins	33-46	Euryhaline, anadrome, migratrice fraie en eau douce - 37 cm
<i>A. pontica</i> (Eichwald, 1938)	Alose pontique	Mers Noire et d'Azov (Danube, Don)	harengoïde	mâchoire vomer palatins	47-69	Euryhaline, anadrome, migratrice fraie en eau douce - 46 cm
<i>A. saposhnikovii</i> (Grimm, 1887)		Mer Caspienne mais surtout au Nord	alosoïde	mâchoire vomer palatins	25-41	Euryhaline, migratrice mais non anadrome, fraie en mer - 41 cm
<i>A. sphaerocephala</i> (Berg, 1913)		Nord et centre de la mer Caspienne	alosoïde	mâchoire vomer palatins	26-42	Eau saumâtre, non anadrome, fraie en mer - 30 cm
<i>A. macedonica</i> (Vinciguerra, 1921)	Alose de Macédoine	Lacs Volvi et Koronia en Grèce	alosoïde	mâchoire vomer palatins	106-128	Lacustre, migratrice, non anadrome fraie en eau douce - 35 cm

(1) La longueur totale (LT) est calculée à partir de la longueur LST (Whitehead, 1985) (excepté pour *A. macedonica*) et à partir de la relation établie par Taverny (1991)
 $LT = 1,156 LST + 9,4027$, $r = 0,995$.

Tableau 1-2. Identification des six sous-espèces d'Alose feinte (*Alosa fallax*) d'après certains critères méristiques.

Sous-espèce	Aire de répartition éléments de biologie	Nombre total de		Rayons		Longueur totale maximale (cm)	Références
		Branchios- pines	Vertèbres	de nageoire dorsale	anale		
<i>A. f. fallax</i> (Lacépède, 1803)	Atlantique Nord-Est (Scandinavie-Maroc) anadrome	36-46	54,8-56,0	< 19	< 22	50	Quignard et Kartas (1977)
<i>A. f. rhodanensis</i> (Roule, 1924)	Méditerranée Nord-Est et Occidentale: France, Italie continentale, Espagne anadrome	35-46	57,2-57	> 19	> 21	65	Même référence
<i>A. f. algeriensis</i> (Regan, 1916)	Côtes Nord africaines Tunisie - Maroc, voire Sardaigne et Sicile anadrome	41-54	54,9-55,3	> 19	> 21	45	Même référence
<i>A. f. nilotica</i> (Geoffroy St-Hilaire, 1908)	Méditerranée Sud-Est et Orientale, Adriatique anadrome	28-40	56,8-57,2	< 20	< 24	60	Même référence et Vukovic <i>in</i> Quignard et Douchement (1991 b)
<i>A. f. killarvensis</i> (Regan, 1960)	Lac Killarney en Irlande lacustre	43-53	53-57	< 22	< 25	27	O'Maioidigh <i>et al.</i> (1988)
<i>A. f. lacustris</i> (Fatio, 1890)	Lacs du Nord et du centre de l'Italie lacustre	38-72	59	< 18	< 23	30	Ferrero (1951) <i>in</i> Quignard et Douchement (1991b)

sinae, une très haute plasticité phénotypique (Bodaly *et al.*, 1991). Mais ces difficultés proviennent également de problèmes méthodologiques lorsque les taxons sont définis :

- à partir d'un très faible nombre d'individus (Lozano-Rey, 1950) ;
- en l'absence d'échelle de critères morphométriques et méristiques pour certains groupes biogéographiques (Whitehead, 1985) ;
- en utilisant un nombre réduit de ces critères (souvent le nombre de branchiospines) dont certains peuvent varier dans l'espace et dans le temps en fonction de l'âge, de la taille (Fredj et Maurin, 1987 ; Sabatié, 1993), de la zone géographique (Quignard et Kartas, 1977), des milieux fréquentés pendant le cycle (O'Maioidigh *et al.*, 1988) et des conditions environnementales pendant la phase embryo-larvaire (Douchement, 1981 ; Walton, 1983). À cela, il faut ajouter la très grande propension des ichtyologistes à employer, depuis le début du XIX^e siècle, le terme de sous-espèce pour décrire des races géographiques (Mayr, 1970). Le genre *Alosa* avec ses 27 morphes en est un bon exemple. Or d'après Mayr (*ibidem*), ce terme de sous-espèce est fallacieux et doit être remplacé par celui de population locale.

Ces difficultés taxonomiques se traduisent par des incertitudes et/ou des changements qui entraînent une absence d'homogénéité à tous les niveaux de la systématique, mais plus particulièrement à celui d'espèce et de sous-espèce (*cf.* encadré ci-dessous).

Les difficultés taxonomiques du genre *Alosa* peuvent s'illustrer à travers trois exemples de la variation du rang d'un taxon, qui se place à différents niveaux de la systématique :

- entre famille et sous-famille. Ainsi les *Pristigasterinae* étaient placées au rang de sous-famille par Nelson (1967) dans son étude comparative des arcs branchiaux des Clupeidés. Actuellement, Scott et Scott (1988) les reconnaissent toujours comme tels alors qu'ils sont considérés comme une famille à part entière par Whitehead (1985) ;

- entre genre, sous-genre et espèce. Les premiers auteurs considéraient trois genres pour décrire les espèces d'aloses, qui tenaient compte d'une certaine distribution géographique : *Pomolobus* pour l'Amérique du Nord, *Alosa* pour l'Atlantique et *Caspialosa* pour la région Ponto-caspienne (Regan, 1916 *in* Bentzen *et al.*, 1993). Il faut également signaler que Roule (1925) avait défini un autre taxon, *Paralosa* proche du sous-genre qui n'a eu pour but que de classer l'Alose feinte et qui pourtant a été repris ensuite par Gallois (1946) et Hoestlandt (1948). Puis Svetovidov (1964) a réuni les trois premiers en un seul genre *Alosa* mais en gardant uniquement *Pomolobus* comme sous-genre. Pourtant le sous-genre *Caspialosa* semble correspondre à une réalité biogéographique (Bassin ponto-caspien : Economidis et Sinis (1986) et morphologique (dents palatines et vomériennes : Whitehead, 1985)). Enfin le dernier sous-genre *Alosa* était encore utilisé par Blanc *et al.* (1971) dans leur classification des aloses et par Lelek (1980) dans sa liste des poissons d'Europe menacés. Actuellement, ces trois sous-genres ont été totalement abandonnés dans la nomenclature ;

- entre espèce et sous-espèce. Ainsi *Alosa obiensis* était considérée comme espèce par Gallois (1946) alors qu'elle n'est en réalité qu'une sous-espèce d'*Alosa alabamiae*, la seule parmi les aloses américaines (Whitehead, 1985). De même, il a été attribué à tort deux morphes à la grande Alose : *Alosa alosa bulgarica* et *A. a. macedonica* (Blanc *et al.*, 1971 ; Lelek, 1980). En fait, ces deux formes sont retenues comme sous-espèces d'*Alosa caspia* par Whitehead (1985) alors que la deuxième est reconnue comme une espèce à part entière par Economidis et Sinis (1986). D'après ces auteurs, il semble que cette alose grecque puisse se situer notamment, au niveau morphologique, entre les aloses vraies de l'Atlantique et les caspialoses dont elle serait voisine, compte tenu de ces caractéristiques morphologiques assez proches d'*Alosa caspia bulgarica* (présence de dents vomériennes et palatines).

Chez *Alosa fallax*, Quignard et Kartas (1977) mettent en évidence quatre morphes anadromes à partir d'une étude approfondie des caractéristiques méristiques (*fallax*, *rhodanensis*, *nilotica*, *algeriensis*). Ces sous-espèces déjà pressenties par Roule (1924) ont été confirmées par Douchement (1981) et reprises par Quignard et Douchement (1991b) dans le livre sur les Clupéidés d'Europe. Par contre dans sa classification, Whitehead (1985) n'en retient que deux *A. f. fallax* et *nilotica*, les deux autres étant incluses dans la dernière forme comme le suggérait déjà Lozano-Rey (1950) ou comme le pense actuellement Bianco (1995). De même, cet auteur ne considère pas *Alosa fallax lacustris* comme une sous-espèce de l'Alose feinte mais comme un écophénotype d'eau douce de *A. f. nilotica*.

Compte tenu de ces difficultés taxonomiques, on comprend pourquoi certains auteurs comme Furnestin et Vincent (1958), Fredj et Maurin (1987) et Kottelat (1997) mettent en doute la validité de certaines espèces et sous-espèces du genre *Alosa* dans l'établissement de leur banque de données sur les poissons méditerranéens ou européens. De même, Wheeler (1992) considère qu'une évaluation critique du nombre de sous-espèces d'Alose feinte est actuellement nécessaire. Enfin, Whitehead (1985) précise dans sa présentation générale de la classification des aloses pour les catalogues FAO que la taxonomie des aloses ponto-caspiennes et de l'Atlantique-Est-Méditerranée nécessite encore de nombreuses recherches. Il considère qu'en l'absence de diagnostic complet des caractéristiques méristiques et morphométriques, le meilleur moyen pour résoudre les problèmes taxonomiques chez les aloses et notamment pour valider ou infirmer l'existence de sous-espèces, est l'utilisation de techniques de biochimie et de génétique moléculaire.

Habitat, biologie générale et répartition

Habitat et biologie générale

Le genre *Alosa* est présent dans tous les types de milieux aquatiques depuis les zones littorales et pélagiques marines jusqu'aux corridors fluviaux et aux lacs en passant par les milieux estuariens. Le genre est représenté par un grand nombre de poissons euryhalins (la totalité ou presque) et anadromes (11 espèces). En effet seules quelques espèces ont développé des formes résidentes en lacs dulçaquicoles. De même seulement deux espèces sont totalement marines mais fréquentent des mers de faible salinité (Caspienne et Noire).

La quasi-totalité des membres du genre *Alosa* est migratrice (tabl. 1-1 et 1-2), y compris les formes résidentes en eau douce (Whitehead, 1985; Paleari *et al.*, 1993). Ils passent, généralement au cours de leur cycle, de zones de grossissement à celles de reproduction dont l'époque se situe entre le début du printemps et le milieu de l'été (Whitehead, 1985; Economidis et Sinis, 1986). Le nombre de fraies effectuées au cours du cycle biologique varie en fonction de l'espèce et du lieu géographique (Carscaden et Leggett, 1975; Mennesson-Boisneau et Boisneau, 1990; Sabatié, 1993; Baglinière *et al.*, 1996); il peut atteindre huit chez *Alosa aestivalis* (Scott et Scott, 1988). Géné-

ralement, les aloses vivent en bancs et se nourrissent d'invertébrés, de petits poissons et de phytoplancton pour les espèces possédant un peigne branchial dense et serré.

La taille (longueur totale moyenne) varie entre 30 et 70 cm selon l'espèce, le milieu fréquenté, la stratégie démographique et la zone biogéographique (tabl. 1-1 et 1-2). Les plus gros individus appartiennent aux espèces *A. alosa* et *A. sapidissima*, et les plus petits aux espèces ponto-caspiennes et résidentes en eau douce.

Généralement l'âge de ces poissons peut être déterminé à partir des écailles (Judy, 1961 ; Porumb, 1968 ; Sinis et Economidis, 1987 ; Mennesson-Boisneau et Boisneau, 1990). Cependant, dans certains cas, la scalimétrie a nécessité des mises au point méthodologiques (*cf.* chap. 2).

Répartition

Répartition originelle

Les aloses sont originellement localisées dans les mers Méditerranée, Noire, Caspienne, d'Azov et dans l'Atlantique Nord. Trois grands groupes peuvent être distingués en fonction de leur répartition géographique (fig. 1-2) :

- un groupe Atlantique-Ouest qui comprend six espèces (tabl. 1-1) : *Alosa aestivalis*, *A. alabamae*, *A. chrysochloris*, *A. mediocris*, *A. pseudoharengus* et *A. sapidissima*. Il s'étend depuis les côtes sud du Labrador jusqu'au centre de la Floride et au nord du golfe du Mexique. L'Alose savoureuse (*A. sapidissima*, American Shad) et le gaspareau (*A. pseudoharengus*, alewife) ont la répartition la plus large et la plus septentrionale. Toutes les espèces sont anadromes et seule *A. pseudoharengus* a développé des formes résidentes en eau douce naturelles, en particulier dans les grands lacs (Scott et Crossman, 1974) ou bien dues à l'intervention humaine (McDowald, 1988). Ce groupe est, géographiquement, totalement indépendant des deux autres ;

- un groupe ponto-caspien (caspihaloses) avec sept espèces (tabl. 1-1). Quatre d'entre elles sont spécifiquement rattachées à la mer Caspienne (*Alosa brashnikovi*, *A. kessleri*, *A. saposhnikovii*, *A. sphaerocephala*) et deux autres aux mers Noire et d'Azov (*A. maeotica* et *A. pontica*). Par contre l'Alose caspienne (*Alosa caspia*) se répartit sur l'ensemble de ces trois mers entre ses nombreuses sous-espèces. Une dernière est par ailleurs endémique de lacs du Nord de la Grèce (Economidis et Sinis, 1986) où se localise également *Alosa macedonica* qui peut être rattachée au groupe. À l'exception de ces deux dernières espèces (dulçaquicoles) et de deux autres vivant uniquement en mer, tous ces poissons sont anadromes (tabl. 1-1).

- un groupe Atlantique-Est et Méditerranée (tabl. 1-1). Il comprend seulement deux espèces : *Alosa alosa* et *A. fallax*. L'aire de répartition de la grande Alose s'étendait sur toutes les côtes atlantiques depuis la Norvège jusqu'au Maroc (Blanc *et al.*, 1971 ; Lelek, 1980) en passant par les îles Britanniques, par les côtes allemandes, néerlandaises, belges et françaises, par celles d'Espagne et du Portugal. La grande Alose était également présente en Méditerranée occidentale sur les côtes nord marocaines (Sabatié, 1993) et sur celles d'Espagne, mais en étant moins abondante qu'en Atlantique (Lozano-Rey, 1947) à l'exception de l'Ebre (Lozano-Cabo, 1964). Sa présence sur les côtes françaises méditerranéennes était rare, voire douteuse (Roule, 1924 ; Gallois, 1946 ; Hoestlandt, 1958).

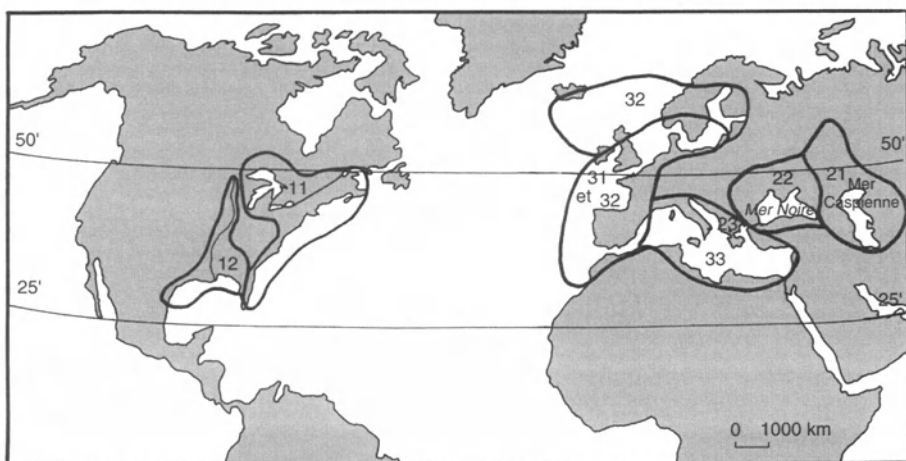


Figure 1-2: Aire de répartition originelle des espèces du genre *Alosa* sp.

- 1 – Groupe Atlantique-Ouest : 11. *A. aestivalis, mediocris, pseudoharengus, sapidissima*; 12. *A. alabamae, chrysochloris* (d'après Whitehead, 1985 et McDowald, 1988).
- 2 – Groupe ponto-caspien : 21. *A. brasknikovi, caspia, kessleri, saposhnikov, sphaerocephala*; 22. *A. caspia, maeotica, pontica*; 23. *A. macedonica* (d'après Whitehead, 1985 et Economidis et Sinis, 1986).
- 3 – Groupe Atlantique-Est et Méditerranée : 31. *A. alosa* (d'après Lacépède, 1803; Blanchard, 1866; Lozano-Rey, 1947; Lozano-Cabo, 1964; Blanc *et al.*, 1971; Lelek, 1980; Aprahamian et Aprahamian, 1990; Assis, 1990; Sabatié, 1933); 32. *A. fallax fallax* (d'après Noel, 1815; Yarrell, 1841; Blanc *et al.*, 1971 et Lelek, 1980); 33. *A. fallax algeriensis, nilotica, rhodanensis* (d'après Lozano-Rey, 1950; Quignard et Kartas, 1977 et Whitehead, 1985).

L'Alose feinte sous la forme de la sous-espèce, *Alosa fallax fallax*, avait une distribution atlantique tout à fait similaire à celle de la grande Alose (Blanc *et al.*, 1971; Lelek, 1980) à deux exceptions près. D'abord sa répartition était plus nordique (Noel, 1815) puisqu'elle s'étendait jusqu'en Islande d'après Lelek (1980) et ensuite les populations d'Alose feinte étaient plus abondantes sur les côtes de Scandinavie (mer Baltique) et des îles Britanniques (y compris l'Écosse) (Yarrell, 1841). En revanche, à la différence de la grande Alose, l'espèce était présente sur l'ensemble du pourtour méditerranéen que ce soit avec une seule sous-espèce, *A. f. nilotica*, ou avec trois (*A. f. rhodanensis, algeriensis* et *nilotica*) dont la répartition spécifique est donnée dans le tableau 1-2.

La grande Alose et l'Alose feinte, avec ses quatre morphes cités précédemment, sont des espèces anadromes. Elles ont cependant développé des formes résidentes en eau douce très localisées dans l'espace. Ce développement a pu se faire naturellement dans le cas de l'Alose feinte avec ses deux sous-espèces (voire écophénotypes) présentes l'une, *A. f. lacustris*, dans les lacs du Nord de l'Italie (Paleari *et al.*, 1993) et l'autre, *A. f. killar-nensis*, uniquement dans le lac Killarney (Sud-Ouest de l'Irlande) (O'Maioleidigh *et al.*, 1988). Mais ces formes résidentes proviennent également de populations anadromes bloquées dans des grands lacs de barrages, comme ceux d'El Kansera (Maroc) (Furnestin, 1952) et du Castelo do Bode (Portugal) (Eiras, 1981) pour la grande