

Adaptabilité et réponses des jeunes stades de poissons migrateurs aux conditions environnementales, le cas des aloses européennes face à la contamination chimique.

Co-Directeurs de thèse : Eric Rochard et Olivier Geffard

Unité d'accueil : Irstea, Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux, Cestas

Résumé

Les poissons migrateurs sont parmi les espèces aquatiques les plus menacées et de très nombreuses populations ont montré de très importantes diminutions d'abondance. Si les changements globaux sont le plus souvent proposés comme responsables de ces effets, il reste toutefois particulièrement difficile de déconvoluer et pondérer les effets des différents facteurs environnementaux et anthropiques. Cette thèse se focalise sur l'adaptabilité des embryons de deux espèces d'aloses aux conditions environnementales, notamment sur les frayères de ces espèces, avec un regard particulier sur la contamination chimique. L'étude proposée combinera des approches d'une part en écophysiologie chez les deux espèces, dans le but de combler les connaissances sur les stades embryonnaires et d'autre part des expositions *ex situ*, visant à comprendre la réponse des embryons aux milieux naturels, notamment les frayères. Pour ceci, il s'agira de développer et appliquer des marqueurs physiologiques, comportementaux, mais également de nouvelles méthodologies moléculaires que sont les omiques. La méthodologie d'exposition *ex situ* sera utilisée pour aborder deux points clés dans l'évaluation de la qualité des milieux, 1 – la vulnérabilité des populations d'aloses, en expérimentant des populations de diverses origines, 2 – la proposition d'une approche pour le diagnostic.

Summary

Diadromous fish are among the most endangered aquatic species and their populations exhibited drastic decline of abundance. Global changes are generally mentioned as responsible but it is however very difficult to clearly identify and weight the impacts of environmental and anthropogenic factors. This thesis focuses on the adaptability of embryos from two shad species to environmental conditions, especially those encountered on their spawning grounds. We will pay a special attention to the chemical contamination. This proposal will combine on both species i) an ecophysiological approach to get reference knowledges on embryo stages; ii) *ex situ* expositions to understand the responses of embryo to environmental conditions on spawning grounds. To do this we will develop and use different biomarkers (physiological, behavioural...) and also new molecular methodologies "omics". The *ex situ* exposure method will be used to address two key points to assess the quality of the environment, i) the vulnerability of shads populations, testing individuals from different origins; ii) to propose a diagnosis approach.

Contexte et enjeux

Introduction

L'importance des stades embryo-larvaires

La phase embryon-larvaire est une période critique du fait de la très forte sensibilité des individus en développement à la température, à l'oxygène et aux contaminants avec des effets létaux et sublétaux (du moins à court terme) : tératogènes, comportementaux et génomiques (Secor & Gunderson, 1998 ; Niklitschek & Secor, 2009 ; Aluru et al., 2010 ; Lo et al., 2011 ; Barjhoux et al., 2012 ; Barjhoux et al., 2014). Cette phase mal connue, mais sous forte influence environnementale est un élément clé de la dynamique des populations et donc de la viabilité des populations. Elle explique par ailleurs vraisemblablement une partie importante de la niche écologique réalisée des espèces.

Les poissons migrateurs amphihalins, biens et services associés

Les poissons migrateurs amphihalins constituent un petit groupe de 160 espèces, soit 0.6% des espèces de poissons connues. Leur particularité est de devoir utiliser à la fois des habitats en eau douce et en eau de mer pour accomplir leur cycle de vie et donc de migrer entre ces deux milieux. Les deux tiers de ces espèces se reproduisent en rivière (potamotoques) et effectuent leur croissance en mer (saumons, esturgeons, lamproies...), on les rencontre principalement dans les eaux froides à tempérées des deux hémisphères. Le tiers restant se reproduit en mer (thalassotoques) et effectue sa croissance en eau douce (anguilles, mulot...), on les rencontre principalement dans les zones tropicales et tempérées chaudes de l'hémisphère sud (McDowall, 1988). Les biens et services associés à ces espèces sont variés : supports de ressources alimentaires, pour la subsistance en Afrique (Charles-Dominique & Albaret, 2003) et en Asie (Blaber et al., 2003), pour la gastronomie dans le reste du monde (caviar, poissons fumés...), de loisirs (pêche, écotourisme) (Stoll et al., 2009), de traditions et de symboles avec un poids économique important, mais aussi composante originale des écosystèmes, seul flux de matière de la mer vers les eaux douces (Naiman et al., 2002 ; Helfield & Naiman, 2006)(Figure 1).



Figure 1 : Quelques illustrations de nos relations avec les poissons migrateurs : caviar d'esturgeon, pêche du Poulamon atlantique *Microgadus tomcod* l'hiver sous la glace, éperlans *Osmerus eperlanus* sur le blason de Caudebec en Caux et enfin la grande alose, poisson de l'année 2007 en Allemagne.

Ces espèces sont en forte régression depuis le milieu du 19^{ème} siècle (Limburg & Waldman, 2009). Les raisons de leur raréfaction varient selon les espèces et les régions mais le plus souvent cela résulte de la combinaison d'obstacles peu/pas franchissables, d'habitats dégradés et d'une exploitation non durable. De ce fait, plusieurs d'entre elles bénéficient aujourd'hui d'un statut réglementaire (national, européen ou international) imposant des principes de gestion prudente voire de conservation. Toutefois, pour traduire ces principes en mesures, il est nécessaire d'acquérir de meilleures connaissances chez ces espèces, aussi bien sur leur écophysiologie, leur écologie, le

fonctionnement de leurs populations, mais également leur sensibilité aux autres pressions telles que la contamination chimique.

Contexte et enjeux du sujet de thèse : les aloses européennes et leur déclin sur le bassin Gironde Garonne Dordogne

Leur écologie

Alosa alosa et *Alosa fallax* sont des espèces migratrices amphihalines de la famille des clupéidés. Jusqu'au milieu du XX^{ème} siècle la grande alose *A. alosa* avait une aire de distribution allant du Maroc à l'Allemagne (Baglinière et al., 2003), tandis que celle de l'alose feinte *A. fallax* se rencontrait de l'Italie à l'Allemagne et aux îles britanniques (Aprahamian et al., 2003). Leur régime alimentaire en mer est bien différent, la grande alose se nourrit principalement de proies de petite taille (plancton), alors que l'alose feinte exploite des proies de plus grande taille comme les poissons et crustacés (Aprahamian, 1989 ; Oesmann & Thiel, 2001).

La dynamique de migration des adultes dans les fleuves a été largement analysée que ce soit les facteurs déclenchant cette migration (Aprahamian & Lester, 2001 ; Lambert et al., 2001) ou son déroulement (Boisneau et al., 1985 ; Aprahamian & Aprahamian, 2001 ; Rochard, 2001). La reproduction chez ces espèces a fait l'objet de plusieurs travaux que ce soit en terme de physiologie (Bengen, 1992 ; Gonnet et al., 2016) ou de comportement (Boisneau et al., 1990). La Figure 2 schématise le cycle de reproduction de l'alose. Les aloses viennent se reproduire en eaux douces au printemps (avril-mai) en remontant les fleuves et les rivières, puis vont effectuer l'essentiel de leur croissance en mer (Baglinière & Elie, 2000 ; Aprahamian et al., 2002). Lors de leur migration de reproduction, les grandes aloses remontent généralement plus amont dans les rivières que les aloses feintes qui se reproduisent généralement dans des zones soumises à la marée dynamique (Caswell & Aprahamian, 2001 ; Esteves & Andrade, 2008). Les œufs sont émis en pleine eau sur des zones de frayères dont on connaît les caractéristiques pour *A. alosa* (Boisneau, et al., 1990 ; Belaud et al., 2001) et *A. fallax* (Caswell & Aprahamian, 2001) lors d'une phase comportementale particulière nommée « bull » et connue depuis longtemps (Roule, 1924), très légèrement adhésifs et de petite taille (1-2 mm de diamètre) se développent rapidement (si la température est au-dessus de 17°C : de 4 à 8 jours pour *A. alosa* et de 3 à 5 jours pour *A. fallax*) dans les anfractuosités du substrat (ICES, 2015). On connaît peu de choses concernant les jeunes stades en eau douce. A l'éclosion la larve mesure de 7 à 12 mm (TL) et préfère les zones à faible courant (Véron et al., 2003). Les rares travaux menés en milieu naturel sur les stades plus âgés concernent la biologie et les parasites des alosons du fleuve Minho (Mota & Antunes, 2012 ; Mota, 2014). Quelques aspects comportementaux des jeunes stades ont été établis expérimentalement, comme par exemple leur réaction vis-à-vis de la lumière (Jatteau et al., 2004) et leur sensibilité à la température (Jatteau et al., 2017). En revanche, leur passage puis leur séjour en estuaire ont fait l'objet de nombreux travaux s'attachant à décrire *i*) la durée du séjour des jeunes poissons dans les différents compartiments (eau douce, estuaire et mer) et les modalités du passage entre ces compartiments (Taverny, 1991 ; Lochet, 2006 ; Bardonnnet & Jatteau, 2008 ; Lochet et al., 2008 ; Lochet et al., 2009) ; *ii*) les effets de différents facteurs de mortalité (Taverny, 1990 ; 1991) et enfin *iii*) les caractéristiques des habitats fréquentés (Gerkens & Thiel, 2001). Les informations concernant la phase marine sont limitées à l'analyse de captures effectuées lors de certaines campagnes océanographiques ce qui permet de disposer d'éléments concernant leurs distributions géographiques (Taverny & Elie, 2001b ; Trancart et al., 2014) et leurs régimes alimentaires (Taverny & Elie, 2001a). Ces travaux ont montré une répartition des aloses dans le Golfe de Gascogne de type « agrégatif », en panache autour des embouchures des principaux bassins versants d'accueil (Gironde, Loire), avec une distribution plus côtière pour l'alose feinte que pour la grande alose. Chez les deux espèces, et particulièrement pour l'alose feinte, les individus de plus grande

taille sont rencontrés dans les zones les plus profondes. La dynamique de ces populations a fait l'objet de plusieurs approches à la fois en Gironde (Taverny & Elie, 1989 ; Taverny, 1991 ; Martin Vandembulcke, 1999), dans l'Adour (Prouzet et al., 1994), les rivières Ulla et Minho (Mota et al., 2015 ; Nachon-Garcia, 2016) et en Grande Bretagne (Aprahamian & Lester, 2001). Un fonctionnement de type source (Dordogne) – puits (Garonne) évoqué pour la première fois par Tomas et al (2005) puis par Martin et al (2015) a été confirmé récemment par Randon et al. (2017).

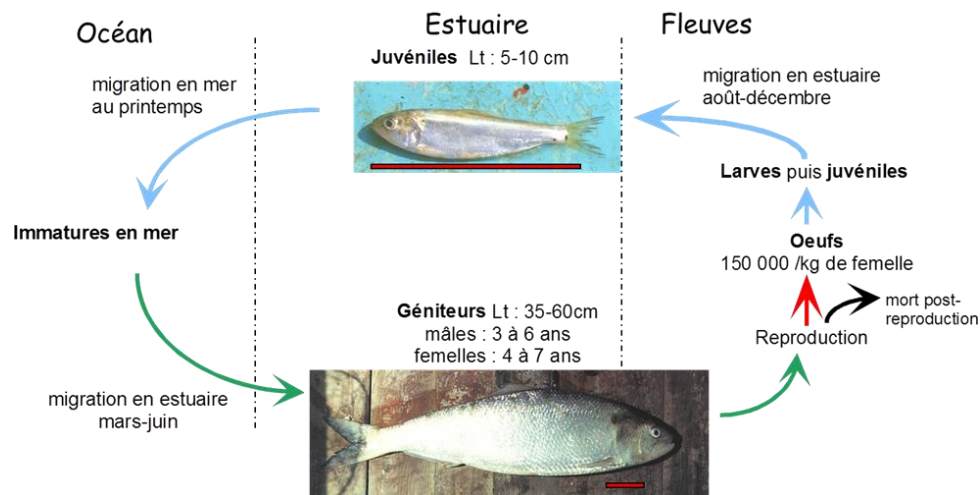


Figure 2 : Cycle de vie de la grande alose *Alosa alosa*

Etat des populations

La population de grandes aloses du bassin Gironde Garonne Dordogne a longtemps été considérée comme la plus abondante de l'espèce. Des travaux visant à quantifier l'abondance des flux ont été réalisés à plusieurs occasions (Chanseau et al., 2005). Cette population s'est effondrée au tout début des années 2000 (Castelnaud et al., 2001 ; Rougier et al., 2012) (Figure 3, **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**) et la population d'alose feinte a également baissé même si elle n'a pas fait l'objet d'un suivi aussi régulier. Un moratoire a été établi pour la pêche de la grande alose en 2007 sur le bassin de la Gironde et le stock ne s'est non seulement pas encore reconstitué mais la population continue à décroître. Les indicateurs portant sur l'abondance des géniteurs et les juvéniles (alosos) de grande alose sont à un niveau historiquement bas. Le comptage des bulls et le comptage aux passes montrent que les effectifs continuent de baisser. Moins de 5000 géniteurs ont été comptabilisés au niveau des stations de comptages des barrages de Tuilières (rivière Dordogne) et de Golfech (rivière Garonne) en 2013 (Association MIGADO, 2013). En accompagnement des méthodes ont été développées pour aider à la gestion de cette population désormais de faible abondance (Collin & Rochard, 2012).

La population de grande aloses du Rhin, éteinte au milieu du 20ème siècle (De Groot, 1990 ; Castelnaud et al., 2000) fait l'objet d'un ambitieux programme de réintroduction à partir de juvéniles produits en captivité à l'aide de géniteurs capturés dans le bassin Gironde Garonne Dordogne (Jatteau & Rouault, 2004 ; Scharbert et al., 2011 ; Jatteau et al., 2016). A cette occasion des individus ont été conservés en captivité à l'aquarium de La Rochelle sur le long terme (Morinière et al., 2016). La reproduction dans le milieu naturel a même de nouveau été attestée (Hundt et al., 2015). Les populations portugaises, longtemps très abondantes sont aujourd'hui très contraintes, notamment par la multiplication des barrages qui limitent leurs habitats en rivière (Costa et al., 2001). La population d'*Alosa fallax* de l'Ebre (Espagne) a fait l'objet de quelques travaux ces dernières années (Lopez et al., 2007), un programme Life MigratoEbre visant à la conservation des différentes espèces de poisson migrateurs y est en cours.

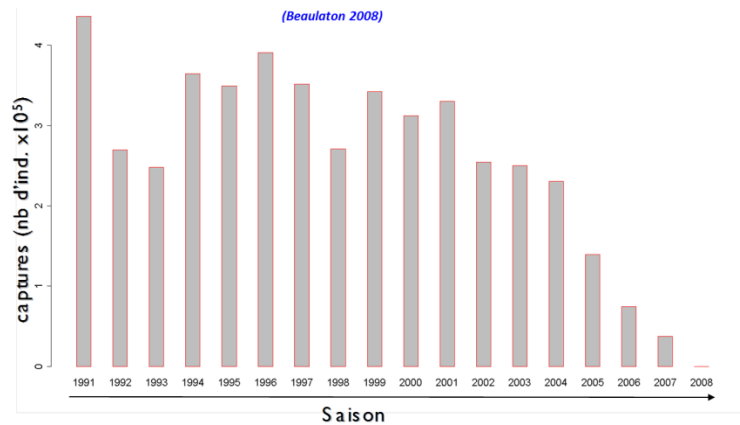


Figure 3: Captures de géniteurs d'*Alosa alosa* dans le bassin Gironde-Garonne Dordogne (Beaulaton, 2008)

Pistes d'explication du crash de la population de Gironde

Le crash de la population de grandes aloses de Gironde a fait l'objet d'une analyse approfondie (Rougier, et al., 2012). Plusieurs pistes visant à comprendre et/ou préciser les changements en cours ont été identifiées et ont donné lieu à des travaux en cours ou programmés dans deux vastes programmes (Fauna et Shad'Eau¹) dans lesquels s'inscrit cette thèse en complémentarité d'autres actions :

Mortalité en zone marine – elle est considérée comme élevée mais stable dans le temps ce qui ne permet pas d'expliquer le crash de l'espèce. Peut-être a-t-elle augmentée à la fin des années 1990 : captures par pêche mal estimées ou favorabilité insuffisante des zones marines (Trancart et al., 2014) (stage ingénieur en cours de Chloé Dambrine), conduisant à une chute de la population à partir des années 2000.

Manque de ressources trophiques en fleuve - Cette hypothèse en liaison avec la baisse générale de productivité des fleuves et rivières suite à la généralisation du traitement des eaux ne fait pas l'objet d'une action de recherche programmée. On sait que la combinaison de la disponibilité des proies avec l'éclosion des jeunes aloses est un point très sensible (Limburg, 1995) mais les données historiques dont nous avons pu avoir connaissance concernant les invertébrés à l'échelle du bassin sont aujourd'hui encore insuffisantes pour tester cette hypothèse fonctionnelle.

Effets du changement climatique - Cette thématique a été fréquemment évoquée pour expliquer la contraction de l'aire de distribution de la grande alose au sud et sa recolonisation de certains fleuves de la partie nord (ex la Vire en Normandie). Les effets attendus à l'échelle d'une population ont été abordés en examinant la variabilité de l'âge et de la taille à la reproduction le long d'un gradient latitudinal considéré comme un proxy du gradient thermique (Lassalle et al., 2008b). Les évolutions attendues des aires de distribution des deux espèces, la grande alose et l'aloise feinte, ont été explorées par des modèles empiriques (Béguier et al., 2007 ; Lassalle, 2008 ; Lassalle et al., 2008a ; 2009a ; Lassalle et al., 2009b ; Lassalle & Rochard, 2009). Les possibilités de (re)colonisation ont ensuite été explorées à l'aide d'un modèle déterministe (Rougier, 2014 ; Rougier et al., 2014a ; Rougier et al., 2014b ; Rougier et al., 2015). Ces approches ne font pas apparaître le bassin Gironde-Garonne-Dordogne comme défavorable selon les scénarios climatiques explorés. Ces travaux de modélisation ont été couplés à des approches d'expérimentation, notamment sur les effets de la température sur les jeunes stades de la grande alose (Figure 4). Ces résultats montrent une tolérance assez large des jeunes stades à la température (Jatteau, et al., 2017). Contrairement à ce qui pouvait être imaginé ce sont plutôt les températures fraîches de certaines années qui interpellent sur leurs effets potentiels sur cette population. Une thèse est en cours (Alexis Paumier)

¹ Financement Région Nouvelle Aquitaine et Agence de l'Eau Adour Garonne

pour examiner à quel point les grandes aloses parviennent à pondre dans des conditions optimales (température x débit) pour le développement de leur descendance.

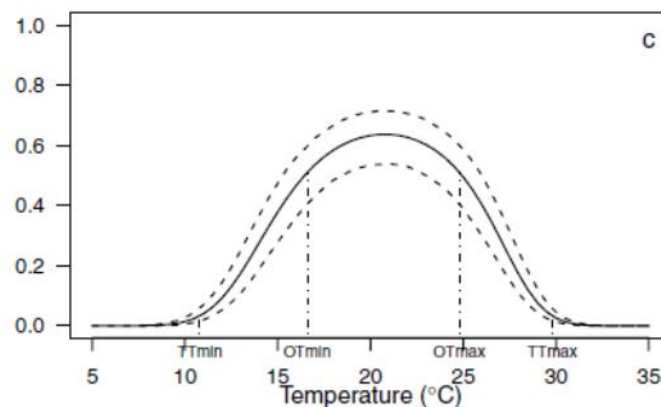


Figure 4: Survie de jeunes *A. alosa* de l'éclosion à 14 jours après éclosion (Jatteau, et al., 2017)

L'existence certaines années d'épisodes hypoxiques sur les secteurs situés de part et d'autre de Bordeaux sur la Garonne lors de la dévalaison des juvéniles ne semble pas à même d'expliquer le crash. Ces épisodes n'ont pas été observés tous les ans et n'ont concerné que la Garonne, pas la Dordogne. Il est toutefois possible que compte tenu des modifications environnementales à venir, que ce soit un facteur à prendre en compte. Une première expérimentation a été menée (Jatteau & Fraty, 2012) basée sur la fréquence des battements operculaires et la perte d'équilibre. Elle a montré que le taux limite en oxygène se situerait à 27 et 35% de saturation à 20 et 25°C respectivement (2.5 et 2.9 mg l⁻¹). La raréfaction de l'aloise feinte dans l'Escaut a été expliqué par la dégradation globale de la qualité de l'eau (Maes et al., 2008), avec une part importante de l'hypoxie.

Métapopulation - Les mouvements d'individus entre populations de grande aloses ont été analysés en croisant les outils génétiques et microchimiques (Tomás et al., 2005 ; Martin, et al., 2015 ; Randon, et al., 2017). Un travail en cours (post doc de David Nachon-Garcia) vise à préciser ce mode de fonctionnement et le niveau des échanges entre bassins.

Plasticité des espèces - On postule que les deux espèces *Alosa alosa* et *Alosa fallax* n'ont pas la même plasticité vis à vis de l'environnement au sens large. La thèse en cours de Loïc Bauman se focalise sur l'utilisation des habitats et des ressources trophiques par les jeunes stades des deux espèces en alimentation exogène (jusqu'à 3 mois environ). Le sujet de thèse proposé ici s'intéresse aux stades embryo-larvaires (avant la prise d'alimentation).

Effets des contaminants chimiques – La littérature sur l'impact de contaminants chimiques chez les aloses est très faible, voire inexistante concernant la toxicité chez les deux espèces d'intérêt dans ce projet. Les quelques travaux de toxicité existants se sont principalement centrés sur la problématique des blooms toxiques, ou encore l'étude des effets liés au transfert trophique de microcystines. Une étude nord-américaine s'est intéressée à la toxicité d'un insecticide pyréthrinöide (La Bifenthrine) chez *Dorosoma cepedianum*, via une expérience en mésocosme, montrant notamment des changements de comportement (Drenner et al., 1993). La majorité des données disponibles chez l'aloise, mais aucune sur les populations du bassin Gironde-Garonne-Dordogne, concerne des études sur leur niveau de contamination en contaminants organiques, comme les PCBs, les DDTs (Bettinetti et al., 2012) ou inorganiques comme les métaux (Simionov et al., 2016 ; Makedonski et al., 2017). Seule une étude sur les populations françaises d'aloses a été menée sur l'estuaire de la Vilaine, étudiant les niveaux de contamination en pesticides organochlorés, en PCBs, dioxines et PBDEs. Il est à noter une étude très intéressante menée par Schultz et al. (1999) sur la variabilité interspécifique de l'accumulation en composés hydrophobes chez les poissons. Ces travaux rapportent notamment que chez l'aloise *D. cepedianum* le taux d'accumulation en herbicide Trifluraline est directement proportionnel à la consommation en oxygène, et par conséquent, directement influencé par le taux d'oxygénation des milieux.

Objectifs de l'étude et méthodologies proposées :

L'objectif de ce sujet de thèse est d'étudier l'adaptabilité et les réponses de jeunes stades d'alose aux conditions environnementales du bassin Gironde – Garonne – Dordogne et plus particulièrement celles rencontrées sur les frayères. Ces travaux s'articuleront autour de deux espèces, la grande alose et l'alose feinte, visant à apporter des éléments d'explication à la chute de ces populations, intervenant visiblement lors de leur phase en milieu d'eau douce, avant leur dévalaison vers l'estuaire et le milieu côtier.

Descriptif des travaux :

Le projet proposé s'articule autour de deux volets.

- Le premier vise à acquérir de la connaissance en écophysiologie et écologie chez les jeunes stades, chez la grande alose et l'alose feinte. Il s'agira d'une part de définir les critères et paramètres physiologiques qui caractérisent le développement chez ces espèces et d'autre part d'évaluer l'impact des facteurs environnementaux, dans le but d'aller vers la définition de valeurs de référence pour les marqueurs biologiques retenus.
- Le second sera entièrement consacré à l'approche milieu, reposant sur la mise en place d'expérimentation *ex-situ*, en conditions plus ou moins contrôlés.

Pour ce travail, l'approvisionnement en embryons se fera soit directement par les personnes de la station de St Seurin, soit via l'association Migado. Au début des années 2000, Irstea bordeaux a mis au point la méthode de reproduction assistée de la grande alose et a transféré le savoir-faire à l'association Migado qui produit régulièrement des alosons pour le programme de réintroduction dans le Rhin. Dans le cadre d'un partenariat entre Irstea et Migado, l'association mettra à disposition du projet des embryons. Pour l'alose feinte, la reproduction sera testée dès 2018 par le personnel de la station d'expérimentation, à partir de géniteurs qui seront capturés à la ligne sur les sites de frayères.

Volet 1 : Développement et proposition des marqueurs biologiques et du référentiel associé

Ce volet s'articulera autour de deux étapes :

- **Etude de l'écophysiologie des espèces d'intérêt** : cette partie du travail consistera, en conditions optimales et contrôlées à la station de St Seurin, à décrire et proposer un biotest pour chacune des deux espèces et les protocoles associés pour la mesure des marqueurs biologiques..
- **Définition d'un référentiel** – sur la base des protocoles définis lors de la première étape, il s'agira ici de comprendre, décrire et formaliser l'impact des principaux facteurs environnementaux, dont l'oxygénation, sur les niveaux de base des marqueurs biologiques et leur variabilité. Ces travaux doivent permettre d'une part de combler le manque de données disponibles en écophysiologie et écologie chez les jeunes stades d'aloses afin d'écartier ou non l'importance de ces facteurs dans le déclin des populations et d'autre part définir et proposer un référentiel qui permettra, en deuxième volet de ce travail de tenir compte de l'influence des facteurs environnementaux non contrôlés et d'interpréter ainsi les réponses biologiques mesurées en termes d'impact toxique.

Volet 2 : Etude de la qualité des frayères – impacts toxiques et sensibilité des espèces

Pour le volet 2, les marqueurs biologiques mis en place dans les différentes étapes seront les réponses biologiques validées dans le premier volet. Les dispositifs d'exposition seront mis au point en 2018 en mobilisant les expériences des deux UR impliquées dans ce projet.

Ce volet s'articulera autour de deux étapes :

- **Caractérisation de la toxicité potentielle des frayères principales pour les aloses** – . Il s'agira ici de se focaliser sur la mise en place d'expositions *ex-situ*.
- **Qualité des frayères d'aloise** – Cette partie du travail consiste à développer une approche permettant de tester l'eau des sites d'intérêt de façon la plus « réaliste » possible, c'est-à-dire sous les conditions physico-chimiques que l'on observe *in situ*.

Profil du candidat

Nous recherchons un candidat avec de très solides bases théoriques en écologie - écophysiologie et une compétence secondaire en écotoxicologie. Il/elle devra être intéressé(e) par l'expérimentation et ne pas rechigner au travail sur le terrain.

Références bibliographiques

- Aluru, N., Leatherland, J.F., and Vijayan, M.M. (2010) Bisphenol a in oocytes leads to growth suppression and altered stress performance in juvenile rainbow trout. *Plos ONE* 5, 1-10
- Aprahamian, M.W. (1989) The diet of juvenile and adult twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède) from the rivers Severn and Wye (Britain). *Hydrobiologia* 179, 173-182
- Aprahamian, M.W., and 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. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 953-972
- Aprahamian, M.W., Bagliniere, J.L., Sabatié, M.R., Alexandrino, P., and Aprahamian, C.D. (2002) Synopsis of biological data on *Alosa alosa* and *Alosa fallax* spp., 346, Environment Agency
- Aprahamian, M.W., Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., Alexandrino, P., Thiel, R., and Aprahamian, C.D. (2003) Biology, status, and conservation of the anadromous Atlantic twaite shad *Alosa fallax fallax*. In *Biodiversity, status, and conservation of the world's shads* (Limburg, K.E., and Waldman, J.R., eds), 103-124, American Fisheries Society
- Aprahamian, M.W., and Lester, S.M. (2001) Variation in the age at first spawning of female twaite shad (*Alosa fallax fallax*) from the River Severn, England. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 941-951
- Baglinière, J.L., and Elie, P. (2000) *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.) : écobiologie et variabilité des populations*. INRA Cemagref Editions
- Baglinière, J.L., Sabatié, M.R., Rochard, E., Alexandrino, P.J., and Aprahamian, M.W. (2003) The Allis shad (*Alosa alosa* Linneus, 1758): biology, ecology, range and status of populations. In *Biodiversity, status, and conservation of the World's shads* (Limburg, K.E., and Waldman, J.R., eds), 85-102, American Fisheries Society
- Bardonnat, A., and Jatteau, P. (2008) Salinity tolerance in young Allis shad larvae (*Alosa alosa* L.). *Ecol. Freshw. Fish.* 17, 193-197
- Barjhoux, I., Baudrimont, M., Morin, B., Landi, L., Gonzalez, P., and Cachot, J. (2012) Effects of copper and cadmium spiked-sediments on embryonic development of Japanese medaka (*Oryzias latipes*). *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 79, 272-282
- Barjhoux, I., Cachot, J., Gonzalez, P., Budzinski, H., Le Menach, K., Landi, L., Morin, B., and Baudrimont, M. (2014) Transcriptional responses and embryotoxic effects induced by pyrene and methylpyrene in Japanese medaka (*Oryzias latipes*) early life stages exposed to spiked sediments. *Environmental Science and Pollution Research* 21, 13850-13866
- Beaulaton, L. 2008 Analyse comparative et fiabilité des indicateurs halieutiques obtenus sur les espèces amphihalines et les crustacés dans le bassin de la Gironde PhD
- Béguet, M., Beaulaton, L., and Rochard, E. (2007) Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large scale explanatory factors. *Ecol. Freshw. Fish.* 16, 221-237
- Belaud, A., Carette, A., Cassou-Leins, F., and Cassou-Leins, J.J. (2001) Choix des sites de fraie par la grande alose (*Alosa alosa*) en moyenne Garonne (F). *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 869-880
- Bengen, G.S.H. 1992 Suivi de la maturation gonadique des aloses *Alosa alosa* lors de leur migration en Garonne PhD
- Bettinetti, R., Quadroni, S., Manca, M., Piscia, R., Volta, P., Guzzella, L., Roscioli, C., and Galassi, S. (2012) Seasonal fluctuations of DDTs and PCBs in zooplankton and fish of Lake Maggiore (Northern Italy). *Chemosphere* 88, 344-351
- Blaber, S.J.M., Milton, D.A., Brewer, D.T., and Salini, J.P. (2003) Biology, fisheries and status of tropical shads (*Tenuulosa*) in south and south east Asia. In *Symposium 35* (Limburg, K.R., and Waldman, J.R., eds), 49-58, American Fisheries Society

Boisneau, P., Mennesson-Boisneau, C., and Bagliniere, J.L. (1985) Observations sur l'activité de migration de la grande alose *Alosa alosa* L. en Loire (France). *Hydrobiologia* 128, 277-284

Boisneau, P., Mennesson-Boisneau, C., and Bagliniere, J.L. (1990) Description d'une frayère et comportement de reproduction de la grande alose (*Alosa alosa* L.) dans le cours supérieur de la Loire. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 316, 15-23

Castelnaud, G., Lose, C., and Champion, L. (2000) La pêche commerciale dans les eaux intérieures françaises à l'aube du XXIème siècle : bilan et perspectives. In *Symposium CECP on fisheries and society, Budapest, HUN, 1-3 juin 2000*, 36

Castelnaud, G., Rochard, E., and Le Gat, Y. (2001) Analyse de la tendance de l'abondance de l'aloise *Alosa alosa* en Gironde à partir de l'estimation d'indicateurs halieutiques sur la période 1977-1998. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 989-1015

Caswell, P.A., and Aprahamian, M.W. (2001) Use of river habitat survey to determine the spawning habitat characteristics of twaite shad (*Alosa fallax fallax*). *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 919-929

Chanseau, M., Castelnaud, G., Carry, L., Martin-Vandembulcke, D., and Belaud, A. (2005) Essai d'évaluation du stock de géniteurs d'aloise *Alosa alosa* du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne sur la période 1987-2001 et comparaison de différents indicateurs d'abondance. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 374, 1-19

Charles-Dominique, E., and Albaret, J. (2003) African Shads, with emphasis on the West African Shad *Ethmalosa fimbriata*. In *Biodiversity, status and Conservation of the World's Shads*. (Limburg, K.E., and Waldman, J.R., eds), American Fisheries Society

Collin, S., and Rochard, E. (2012) Projet de tableau de bord de la grande alose du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne Méthodes, résultats et perspectives de la démarche 153, Irstea

Costa, M.J., Almeida, P.R., Domingos, I.M., Costa, J.L., Correia, M.J., Chaves, M.L., and Teixeira, C.M. (2001) Present status of the main shads' populations in Portugal. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 1109-1116

De Groot, S.J. (1990) The former allis and twaite shad fisheries of the lower Rhine, The Netherlands. *J. Appl. Ichthyol.* 6, 252-256

Drenner, R.W., Hoagland, K.D., Smith, J.D., Barcellona, W.J., Johnson, P.C., Palmieri, M.A., and Hobson, J.F. (1993) Effects of sediment-bound bifenthrin on gizzard shad and plankton in experimental tank mesocosms. *Environ. Toxicol. Chem.* 12, 1297-1306

Esteves, E., and Andrade, J.P. (2008) Diel and seasonal distribution patterns of eggs, embryos and larvae of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in a lowland tidal river. *Acta Oecol.* 34, 172-185

Gerkena, M., and Thiel, R. (2001) Habitat use of age-0 twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède, 1803) in the tidal freshwater region of the Elbe River, Germany. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/636, 773-784

Gonnet, F., Baloche, S., Campo, A., Jatteau, P., Morinière, P., and Dufour, S. (2016) Suivi histologique du développement des gonades chez la grande alose, *Alosa alosa*, élevée pour la première fois ex situ. In *XXIXème Congrès de l'Association Française d'Histotechnologie, 09/06/2016 - 10/06/2016*, 1

Helfield, J., and Naiman, R. (2006) Keystone Interactions: Salmon and Bear in Riparian Forests of Alaska. *Ecosystems* 9, 167-180

Hundt, M., Scharbert, A., Weibel, U., Kuhn, G., Metzner, K., Jatteau, P., Pies, A., Schulz, R., and Gergs, R. (2015) First evidence of natural reproduction of the Allis shad *Alosa alosa* in the River Rhine following re-introduction measures. *J. Fish Biol.* 87, 487-493

ICES (2015) Report of the Workshop on Lampreys and Shads (WKLS). 208, ICES

Jatteau, P., Bardonnnet, A., Belaud, A., Dauba, F., Sabatié, M.R., and Véron, V. (2004) Ecologie des jeunes stades d'*Alosa alosa* - contribution à la connaissance des habitats colonisés avant la dévalaison. 64

Jatteau, P., Drouineau, H., Charles, K., Carry, L., Lange, F., and Lambert, P. (2017) Thermal tolerance of allis shad (*Alosa alosa*) embryos and larvae: Modeling and potential applications. *Aquat. Living Resour.* 30, 8

Jatteau, P., Dufour, S., Morinière, P., Baloche, S., and Gonnet, F. (2016) Life+ *Alosa alosa* - Actions C1 D7: Final Irstea report 2011-2015. 59

Jatteau, P., and Fraty, R. (2012) Hypoxia tolerance in *Acipenser sturio* juveniles: Experimental approach. In *Annual Research Coordination and Development Workshop on European Sturgeon A *sturio* Conservation, 11/04/2012 - 13/04/2012*, 14

Jatteau, P., and Rouault, T. (2004) Guideline for shad program in North Rhine Westfalia: controlled reproduction, eggs and larvae productions of allis shad *Alosa alosa*. 33, Etude Cemagref N°94, Bordeaux

Lambert, P., Martin-Vandembulcke, D., Rochard, E., Bellariva, J.L., and Castelnaud, G. (2001) Age à la migration de reproduction des géniteurs de trois cohortes de grandes aloises (*Alosa alosa*) dans le bassin versant de la Garonne (France) la (France). *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 973-987

Lassalle, G. 2008 Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs amphihalins, une approche par modélisation à l'échelle continentale PhD

Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., and Rochard, E. (2008a) Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. *Biol. Conserv.* 141, 1105-1118

Lassalle, G., Béguer, M., Beaulaton, L., and Rochard, E. (2009a) Learning from the past to predict the future: responses of European diadromous fish to climate change. In *Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment* (Haro, A.J., et al., eds), 175-193, American Fisheries Society

Lassalle, G., Crouzet, P., and Rochard, E. (2009b) Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshw. Biol.* 54, 587-606

Lassalle, G., and Rochard, E. (2009) Impact of twenty-first century climate change on diadromous fish spread over Europe, North Africa and the Middle East. *Global Change Biology* 15, 1072-1089

Lassalle, G., Trancart, T., Lambert, P., and Rochard, E. (2008b) Latitudinal variations in age and size at maturity among Allis shad *Alosa alosa* populations. *J. Fish Biol.* 73, 1799-1809

Limburg, K., and Waldman, J.R. (2009) Dramatic declines in North Atlantic diadromous fishes. *Bioscience* 59, 955-965

Limburg, K.E. (1995) Otolith strontium traces environmental history of subyearling american shad *Alosa sapidissima*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 119, 25-35

Lo, K.H., Hui, M.N.Y., Yu, R.M.K., Wu, R.S.S., and Cheng, S.H. (2011) Hypoxia Impairs Primordial Germ Cell Migration in Zebrafish (*Danio rerio*) Embryos. *Plos ONE* 6

Lochet, A. 2006 Dévalaison des juvéniles et tactiques gagnantes chez la grande alose *alosa alosa* et l'aloise feinte *alosa fallax* : Apports de la microchimie et de la microstructure des otolithes PhD

Lochet, A., Boutry, S., and Rochard, E. (2009) Estuarine phase during seaward migration for allis shad *Alosa alosa* and twaite shad *Alosa fallax* future spawners. *Ecol. Freshw. Fish.* 18, 323-335

Lochet, A., Jatteau, P., Tomás, J., and Rochard, E. (2008) Retrospective approach to investigating the early life history of a diadromous fish: allis shad *Alosa alosa* (L.) in the Gironde ;Garonne ;Dordogne watershed. *J. Fish Biol.* 72, 946-960

Lopez, M.A., Gazquez, N., Olmo-Vidal, J.M., Aprahamian, M.W., and Gisbert, E. (2007) The presence of anadromous twaite shad (*Alosa fallax*) in the Ebro River (western Mediterranean, Spain): an indicator of the population's recovery? *J. Appl. Ichthyol.* 23, 163-166

Maes, J., Stevens, M., and Breine, J. (2008) Poor water quality constrains the distribution and movements of twaite shad *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803) in the watershed of river Scheldt. *Hydrobiologia* 602, 129-143

Martin, J., Rougemont, Q., Drouineau, H., Launey, S., Jatteau, P., Bareille, G., Berail, S., Pécheyran, C., Feunteun, E., Roques, S., Clavé, D., Nachón, D.J., Antunes, C., Mota, M., Réveillac, E., and Daverat, F. (2015) Dispersal capacities of anadromous Allis shad population inferred from a coupled genetic and otolith approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 72, 991-1003

Martin Vandembulcke, D.1999Dynamique de la population de la grande alose (*Alosa alosa* L. 1758) dans le bassin versant Gironde - Garonne - Dordogne (France) : analyse et prévision par modélisation

McDowall, R.M. (1988) Fighting the flow: downstream-upstream linkages in the ecology of diadromous fish faunas in west coasts new Zealand rivers. *Freshw. Biol.* 40, 111-122

Morinière, P., Jatteau, P., Dufour, S., Baloché, S., and Gonnet, F. (2016) First rearing attempt of the diadromous allis shad *Alosa alosa*: from larvae to adult. In *International Aquarium Congress, 25/09/2016 - 30/09/2016*, 25

Mota, M.2014Biology and ecology of the Allis shad, *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758), in the Minho river

Mota, M., and Antunes, C. (2012) A preliminary characterisation of the habitat use and feeding of Allis shad (*Alosa alosa*) juveniles in the Minho River tidal freshwater wetland. *Limnetica* 31, 165-172

Mota, M., Bio, A., Bao, M., Pascual, S., Rochard, E., and Antunes, C. (2015) New insights into biology and ecology of the Minho River Allis shad (*Alosa alosa* L.): contribution to the conservation of one of the last European shad populations. *Rev. Fish Biol. Fish.* 25, 395-412

Nachon-Garcia, D.2016Dinamica poblacional y microquímica de los otolitos de las poblaciones de saboaga, *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) de los ríos Ulla y Minho I

Naiman, R.J., Bilby, R.E., Schindler, D.E., and Helfield, J.M. (2002) Pacific Salmon, Nutrients, and the Dynamics of Freshwater and Riparian Ecosystems. *Ecosystems* 5, 399-417

Niklitschek, E.J., and Secor, D.H. (2009) Dissolved oxygen, temperature and salinity effects on the ecophysiology and survival of juvenile Atlantic sturgeon in estuarine waters: I. Laboratory results. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 381, S150-S160

Oesmann, S., and Thiel, R. (2001) Feeding of juvenile twaite shad (*Alosa fallax* Lacépède, 1803) in the Elbe estuary. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 785-800

Prouzet, P., Martinet, J.P., and Badia, J. (1994) Caractérisation biologique et variation des captures de la grande alose (*Alosa alosa*) par unité d'effort sur le fleuve Adour (Pyrénées Atlantiques, France). *Aquat. Living Resour.* 7, 1-10

Randon, M., Daverat, F., Bareille, G., Jatteau, P., Martin, J., Pecheyran, C., and Drouineau, H. (2017) Quantifying exchanges of Allis shads between river catchments by combining otolith microchemistry and abundance indices in a Bayesian model, .. *ICES J. Mar. Sci.*

Rochard, E. (2001) Migration anadrome estuarienne des géniteurs de grande alose *Alosa alosa*, allure du phénomène et influence du rythme des marées. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 853-867

Rougier, T.2014Repositionnement des poissons migrateurs amphihalins européens dans un contexte de changement climatique : une approche exploratoire par modélisation dynamique mécanisteUniversité de Bordeaux, école doctorale sciences et environnement spécialité écologie aquatique

Rougier, T., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. (2014a) The GR3D model, a tool to explore the Global Repositioning Dynamics of Diadromous fish Distribution. *Ecol. Model.* 283, 31-44

Rougier, T., Drouineau, H., Lassalle, G., Rochard, E., and Lambert, P. (2014b) Past, present and future of the Allis shad, *Alosa alosa*, assessed by a two-step population dynamics approach. In *American Fisheries Society Annual Meeting, 17/08/2014 - 21/08/2014*, 1

Rougier, T., Lambert, P., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., Aprahamian, M.W., Drouineau, H., Rivot, E., and Rochard, E. (2012) Collapse of Allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (SW France): Allee effect or environmental change? . *ICES J. Mar. Sci.* 69, 1802-1811

Rougier, T., Lassalle, G., Drouineau, H., Dumoulin, N., Faure, T., Deffuant, G., Rochard, E., and Lambert, P. (2015) The Combined Use of Correlative and Mechanistic Species Distribution Models Benefits Low Conservation Status Species. *Plos ONE*

Roule, L. (1924) Le thermotropisme dans la migration de l'aloise. *CR de la 48e session Association française pour l'avancement des sciences*, 954-957

Scharbert, A., Beeck, P., Rochard, E., Saint Pierre, R., and Jatteau, P. (2011) Management plan to the Life project: the re-introduction of the Allis shad (*Alosa alosa*) to the Rhine system. 37

Secor, D.H., and Gunderson, T.E. (1998) Effects of hypoxia and temperature on survival, growth and respiration of juvenile Atlantic sturgeon, *Acipenser oxyrinchus*. *Fish. Bull.* 96, 603-613

Stoll, J.R., Ditton, R.B., and Stokes, M.E. (2009) Sturgeon viewing as nature tourism: to what extent do participants value their viewing experiences and the resources upon which they depend? *Journal of Ecotourism* 8, 254 - 268

Taverny, C. (1990) An attempt to estimate *Alosa alosa* and *Alosa fallax* juvenile mortality caused by three types of human activity in the Gironde Estuary, 1985-1986. In *Management of freshwater fisheries. Proceedings of a symposium organized by the EIFAC, Goteborg*, 215-229

Taverny, C.1991Contribution à la connaissance de la dynamique des populations d'aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) dans le système fluviéo-estuarien de la Gironde : pêche, biologie et écologie - Etude particulière de la dévalaison et de l'impact des activités humainesThèse de doctorat

- Taverny, C., and Elie, P. (1989) Les aloses du système estuarien Gironde-Garonne-Dordogne. Mortalités engendrées par l'industrie et la pêche dans le cas des juvéniles d'*Alosa alosa* et d'*Alosa fallax* de 1985 à 1988. 252
- Taverny, C., and Elie, P. (2001a) régime alimentaire de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362/363, 837-852
- Taverny, C., and Elie, P. (2001b) Répartition spatio-temporelle de la grande alose *Alosa alosa* (Linné, 1766) et de l'alose feinte *Alosa fallax* (Lacépède, 1803) dans le golfe de Gascogne. *Bull. Fr. Peche Piscic.* 362-363, 803-821
- Tomás, J., Augagneur, S., and Rochard, E. (2005) Discrimination of the natal origin of young-of-the-year Allis shad (*Alosa alosa*) in the Garonne-Dordogne basin (south-west France) using otolith chemistry. *Ecol. Freshw. Fish.* 14, 185-190
- Trancart, T., Rochette, S., Acou, A., Lasne, E., and Feunteun, E. (2014) Modeling marine shad distribution using data from French bycatch fishery surveys. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Véron, V., Jatteau, P., and Bardonnnet, A. (2003) Firsts results on the behavior of young stages of allis shad *Alosa alosa*. In *Biodiversity, status and conservation of the world's shads* (Limburg, K.E., and Waldman, J.R., eds), 241-251, American Fisheries Society Symposium