

## ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE DES PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DE L'ÉCOLOGIE DES LARVES D'ACIPENSÉRIDES.

Philippe JATTEAU

Cemagref Groupement de Bordeaux, Unité Ressources Aquatiques Continentales,  
33612 Cestas Cedex, France.

### RÉSUMÉ

Cette synthèse bibliographique fait le point sur les connaissances concernant les principaux traits de l'écologie des larves d'acipenseridés.

Le comportement des larves évolue avec l'âge, de l'éclosion jusqu'au début de l'alimentation strictement exogène, et peut être décrit selon 4 étapes, en prenant comme critères principaux l'activité natatoire et la position par rapport au substrat. Les observations en milieu naturel montrent une évolution des *preferendum* de substrat, allant vers une diminution de la granulométrie moyenne. Ces résultats sont en accord avec les données comportementales et sont également expliqués par le passage à l'alimentation exogène. La recherche de nourriture se fait par l'intermédiaire du goût dès le début de l'alimentation mixte, puis l'olfaction devient prépondérante chez les larves plus âgées. Par contre la vision, très peu développée chez l'esturgeon, ne semble pas intervenir. Le spectre alimentaire des larves est restreint. Il se compose presque exclusivement de larves d'insectes et, plus particulièrement, de larves de chironomidés.

Ce travail préliminaire a mis en évidence le manque de résultats issus du milieu naturel, ce qui ne permet généralement pas de valider les informations tirées des expérimentations réalisées en laboratoire. Néanmoins, il semble acquis que les phases d'activité en pleine eau, identifiées en structures expérimentales, correspondraient aux périodes de déplacement mises en évidence par les captures dans le milieu naturel. La dérive passive des larves puis leur migration seraient expliquées d'abord par un nombre limité d'habitats favorables dans la zone d'incubation et, ultérieurement, par les disponibilités alimentaires.

### BIBLIOGRAPHIC STUDY ON THE MAIN CHARACTERISTICS OF THE ECOLOGY OF ACIPENSERID LARVAE.

### ABSTRACT

This review summarizes data concerning the main ecological features of acipenserid larvae. The behavior of the larvae can be described in 4 steps according to age, from hatching to strict exogenous feeding. Swimming activity and position related to substrate are used as major criteria.

Field studies have shown an evolution of habitat *preferendum* toward fine substrate. These results are in agreement with literature on behavior, and are also explained by the onset of exogenous feeding. Foraging activity is based on gustatory sensitivity at the

beginning of mixed feeding. Olfactory sensitivity became more important for older larvae. Vision plays an insignificant role during feeding behavior. Sturgeon larvae have restricted diet. They eat almost exclusively insect larvae, and particularly chironomid larvae.

This preliminary work points out the lack of field information, which does not allow to confirm experimental results. Nevertheless, swimming activity periods in the water column seem to be related to moving periods identified by fishing catches. Drift and migration of larvae could be explained first by a limited number of appropriate habitats and second by feeding disponibility.

### INTRODUCTION

L'esturgeon européen *Acipenser sturio* est une espèce rare et menacée. La population issue du bassin Gironde-Garonne-Dordogne est la dernière recensée en Europe. Cette espèce fait l'objet d'un programme de restauration en France, soutenu par la Communauté Européenne (Programme Life Nature). Sa protection et sa restauration nécessitent notamment :

- d'améliorer notre connaissance de la dynamique de la population et de son cycle migratoire ;
- de gérer les habitats essentiels et les couloirs de migration.

*Acipenser sturio* est un migrateur amphihalín potamotoque. Le suivi de la population par pêches expérimentales et marquage a permis de préciser son cycle écologique. Ce cycle est caractérisé par une dévalaison séquentielle (Figure 1).

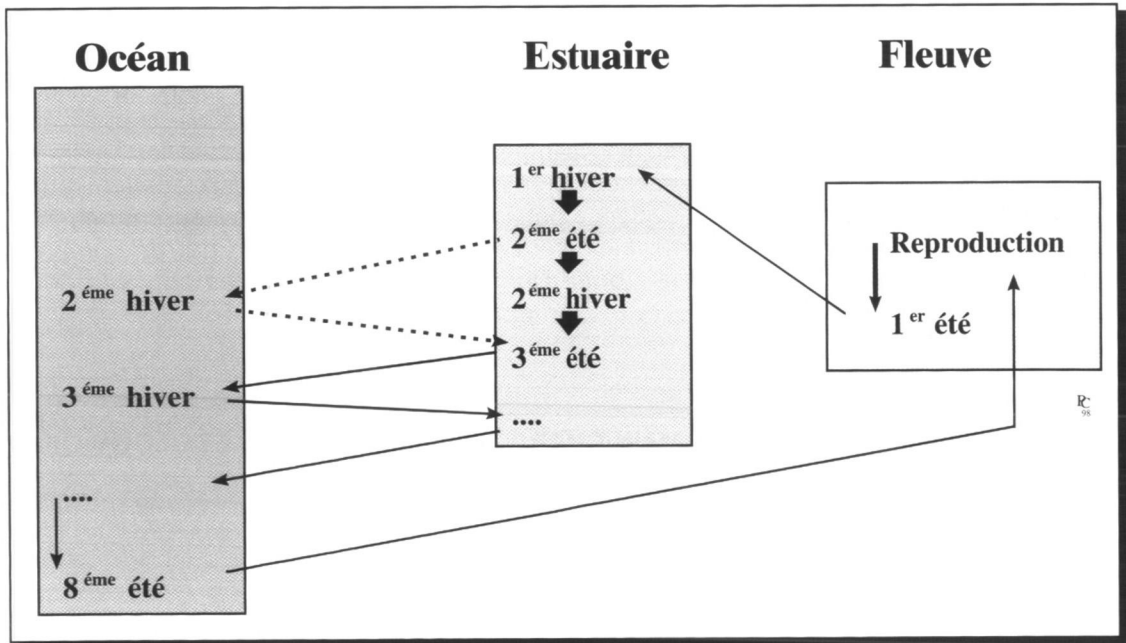


Figure 1  
Cycle écologique de l'esturgeon européen *Acipenser sturio* (d'après ROCHARD et al., 1997a).

Figure 1  
Life history of European sturgeon *Acipenser sturio* (after ROCHARD et al., 1997a).

Les jeunes, nés à la fin du printemps, arrivent dans l'estuaire à l'automne ou au début du 1<sup>er</sup> hiver. Ils y séjournent jusqu'à l'âge de 2 ans, en effectuant des migrations saisonnières entre le haut et bas estuaire. Les animaux débutent ensuite leur phase marine. Si les déplacements au cours de la phase marine (ROCHARD *et al.*, 1997b) et surtout en zone estuarienne (ROCHARD *et al.*, 1997a) commencent à être bien cernés, on ne dispose d'aucune information sur la phase dulçaquicole. Une étude bibliographique sur la typologie des frayères des acipenseridés (ELIE *et al.*, 1997) ainsi qu'un recensement des frayères potentielles d'*Acipenser sturio* (JEGO *et al.*, 1997) ont permis de connaître la limite aval de la zone occupée durant la phase de reproduction. Mais concernant le stade larvaire, il n'existe pas de données bibliographiques et la rareté des reproductions naturelles ne nous permet pas d'envisager la capture de larves pour étudier leur dévalaison.

Pour nous aider à identifier les zones où l'on pourra potentiellement capturer des larves, nous avons réalisé l'analyse des données publiées sur les larves appartenant à 15 espèces d'acipenseridés (Tableau I). Le champ couvert s'étend de l'incubation des oeufs au stade larvaire qui se termine avec l'acquisition de la forme adulte vers l'âge de 30-40 jours.

**Tableau I**

**Liste des espèces prises en compte dans cette synthèse.**

**Table I**

**List of the species taken into account in this review.**

<b>Espèces</b>	<b>Nombre de références</b>
<i>Acipenser baeri</i>	7
<i>Acipenser brevirostrun</i>	7
<i>Acipenser fulvescens</i>	14
<i>Acipenser gueldenstaedti</i>	7
<i>Acipenser medirostris</i>	2
<i>Acipenser nudiventris</i>	2
<i>Acipenser oxyrhynchus</i>	4
<i>Acipenser persicus</i>	1
<i>Acipenser ruthenus</i>	1
<i>Acipenser sinensis</i>	1
<i>Acipenser stellatus</i>	8
<i>Acipenser sturio</i>	2
<i>Acipenser transmontanus</i>	11
<i>Huso huso</i>	6
<i>Scaphirhynchus platorhynchus</i>	1

Ce travail s'attache plus particulièrement à décrire l'environnement naturel dans lequel on rencontre ces stades, ainsi que l'influence des facteurs du milieu sur le comportement des larves. L'analyse portera sur des résultats acquis aussi bien en milieu naturel qu'en conditions expérimentales.

Parmi les principaux facteurs abiotiques recensés, certains ont été plus particulièrement étudiés (Tableau II).

**Tableau II**

**Niveau des connaissances concernant les principaux facteurs abiotiques liés à l'écologie des larves d'acipenseridés.**

**Table II**

**State of knowledge of the main abiotic factors related to the ecology of acipenserid larvae.**

<b>Facteurs</b>	<b>Nombre de références</b>
Substrat	18
Profondeur	15
Courant	10
Lumière - Phototropisme	10
Température	6
Oxygène	2
Turbidité	1
Minéralisation - Conductivité	0

L'analyse bibliographique montre que le comportement des larves a été particulièrement étudié vis-à-vis du courant, de la lumière, de la profondeur et du substrat.

Il est important de remarquer que de nombreux travaux réalisés dans l'ex-URSS et surtout en Chine n'ont pu être pris en compte. Ces publications sont généralement publiées dans la langue du pays, ce qui restreint leur utilisation.

## **A. DE LA FIXATION DES OEUFS À L'ÉCLOSION**

Pour les travaux réalisés en milieu naturel, le terme de « frayère » regroupe généralement à la fois les aires de frai et de fixation des oeufs, car il est très difficile de faire une distinction entre les 2 zones. ELIE *et al.* (1997) ont dégagé quelques caractéristiques biologiques et physiques des conditions de reproduction de différentes espèces d'esturgeons. Cette section du présent travail se focalisera sur les facteurs abiotiques intéressants la fixation et le développement des oeufs.

D'après les modalités de leur reproduction, les esturgeons sont classés parmi les espèces litho-pélagophiles (BALON, 1975 ; BALON, 1981), caractérisées par :

- le substrat des frayères composé de rochers et de graviers ;
- des oeufs adhésifs ;
- des larves pélagiques juste après l'éclosion, sans phototropisme.

### **A.1 La profondeur**

Quelle que soit l'espèce, les valeurs relevées pour le facteur profondeur montrent une variabilité importante. Elles sont par exemple de 4 à 15 m pour *Huso huso* (PIROGOVSKII *et al.*, 1989), 4 à 25 m pour *Acipenser gueldenstaedti* (TANASIIISHUK 1964, *in* VLASENKO *et al.*, 1989), 7 à 15 m pour *Acipenser ruthenus* (SOKOLOV *et* VASILEV, 1989a), 4 à 27 m pour *Acipenser transmontanus* (PARSLEY *et al.*, 1993), 1 à 6 m pour *Acipenser brevirostrum* (KIEFFER *et* KINARD, 1996). Des oeufs d'*Acipenser oxyrhynchus desotoi* ont été collectés entre 5,5 et 9,5 m (MARCHANT *et* SHUTTERS, 1996).

Selon VLASENKO (1974), la turbidité de l'eau expliquerait ces différences. Celle-ci interviendrait sur la luminosité au niveau du substrat. Plus l'eau est claire, plus la profondeur est importante. Ceci permettrait, selon cet auteur, de mieux protéger les oeufs des prédateurs et de les préserver des radiations lumineuses qui pourraient être néfastes à leur développement. Aucune expérimentation en éclosérie n'a étudié cet aspect (DETLAFF *et al.*, 1993). Les incubations artificielles réalisées dans une ambiance lumineuse, naturelle ou artificielle, modérée, n'affectent pas le développement de l'embryon.

Il ne semble pas exister de différences entre les espèces dulçaquicoles (*Acipenser ruthenus*) ou euryhalines (*Acipenser transmontanus*) et les espèces amphihalines (*Acipenser gueldenstaedti*, *Huso huso*).

Le cas d'*Acipenser fulvescens* semble un peu particulier. Les frayères de cette espèce ont une profondeur maximale de l'ordre de 3 m (PROVOST *et al.*, 1982 ; LECLERC, 1987 ; LAMONTAGNE et GILBERT, 1990). La fixation des oeufs s'échelonne de quelques centimètres sous la surface (KEMPINGER, 1988) jusqu'au fond de la frayère. Néanmoins, aucune donnée ne permet de connaître le taux d'éclosion des oeufs situés près de la surface.

## A.2 Le courant

Les vitesses de courant relevées sur les frayères se situent entre 0,5 et 2 m/s selon l'espèce considérée. BUCKLEY et KINARD (1985) soulignent l'importance de ce facteur pour la fixation des oeufs. Selon ces auteurs, une vitesse insuffisante ne permet pas une dispersion correcte des oeufs qui s'agglutinent alors en amas. A l'inverse, si le courant est trop fort, les oeufs dérivent sans pouvoir se fixer avant de perdre leur pouvoir d'adhésivité, ou, lorsque la zone est perturbée par des remous ou des turbulences, les oeufs forment des amas compacts (KEMPINGER, 1988). Dans ces cas de formation d'agglomérats, l'oxygénation devient insuffisante, des colonies de champignons se développent, ce qui provoque des mortalités massives.

KEMPINGER (1988) a étudié la répartition spatiale des oeufs d'*Acipenser fulvescens* en installant des pièges sur une frayère et en aval de celle-ci. Il a observé la fixation d'oeufs sur les pièges uniquement dans les zones de courant supérieur à 0,1 m/s. On peut supposer que, pour les pièges où les vitesses de courant étaient inférieures, ce dernier n'était pas suffisant pour entraîner les oeufs jusque dans ces zones et qu'ils ont dû se fixer en amont.

PARSLEY *et al.* (1993) ont mesuré, en pleine eau et près du fond, la vitesse moyenne du courant entre les zones de frai et les zones d'incubation (Tableau III).

**Tableau III**

**Vitesses de courant (m/s) relevées sur des zones de reproduction et d'incubation d'*Acipenser transmontanus* (d'après PARSLEY *et al.*, 1993).**

**Table III**

**Water velocities (m/s) measured on spawning and incubating areas of *Acipenser transmontanus* (after PARSLEY *et al.*, 1993).**

	Zone reproduction		Zone incubation	
	colonne d'eau	fond	colonne d'eau	fond
Valeurs limites	0,8-2,8	0,5-2,4	0,5-2,8	0,2-2,4
Médiane	1,8	1,2	1,6	1,1

Ils ont observé, entre les zones de reproduction et d'incubation, une diminution statistiquement significative du courant, de 11 % dans la colonne d'eau et de 8 % sur le fond. Les oeufs, fécondés en pleine eau dans un courant rapide, sont donc entraînés pendant leur descente jusqu'à la zone de fixation qui semble présenter une vitesse de courant plus faible.

Pour *Acipenser sturio*, NINUA (1976, in HOLCIK *et al.*, 1989) mentionne que les courants relevés dans la rivière Rioni (Russie) sur les zones de frayères sont compris entre 1,5 et 2 m/s.

Les valeurs de courant rapportées par les différents auteurs correspondent généralement à des données ponctuelles mesurées légèrement au-dessus du fond. Elles ne rendent pas compte des valeurs au niveau des microhabitats de fixation des oeufs, où les conditions de courant peuvent être très variables selon l'agencement des éléments de différentes granulométries composant le substrat.

### A.3 Le substrat

Les informations concernant le substrat sont nombreuses mais souvent peu précises. Les auteurs emploient des termes généraux comme sable, cailloux, avec parfois des qualificatifs (*fin, moyen, gros*), mais les références à des classes granulométriques précises sont rares, ce qui limite fortement la portée de ces indications. De plus lorsqu'elles existent, les échelles texturales sont différentes d'un auteur à l'autre. Deux échelles sont principalement employées, celle élaborée par BOVEE (1986, in LA HAYE *et al.*, 1992) et celle de l'ASTM (American Association of State Highway Officials). Ceci explique pourquoi dans la suite du texte plusieurs granulométries peuvent être rattachées à une même dénomination.

Les oeufs sont retrouvés fixés au niveau de la frayère et en aval de celle-ci. Les substrats sur lesquels ils sont fixés sont essentiellement constitués de graviers, cailloux, rochers et plus rarement de sable.

LA HAYE *et al.* (1992) n'ont pas observé de fixation d'oeufs d'*Acipenser fulvescens* sur les substrats homogènes de sable fin, limon ou argile. Les eaux chargées en ces mêmes particules fines peuvent engendrer un colmatage du substrat par sédimentation ce qui entraîne une mortalité importante (KEMPINGER, 1988).

Un substrat rocheux, plat et uniforme, n'apparaît pas non plus idéal pour la fixation des oeufs (LA HAYE *et al.*, 1992).

DENG XHONG-LING et XU YUNGAN ZHAO YAN, (1991) ont décrit le substrat observé sur une frayère fonctionnelle d'*Acipenser sinensis* sur le fleuve Yangtsé. La granulométrie varie de 10 cm pour les cailloux, de 5 à 7 cm pour les galets et de 3 à 5 cm pour les graviers. Les frayères artificielles du fleuve Kuban (Russie) ont été aménagées avec des éléments d'une granulométrie allant de 5 à 10 cm, qui semble permettre une bonne fixation des oeufs (VLASENKO, 1974). Les substrats décrits pour les frayères d'*Acipenser brevirostrum* sont composés d'éléments de 2 à 7,5 cm et plus (BUCKLEY et KINARD, 1985 ; KIEFFER et KINARD, 1996).

Les zones d'incubation des oeufs d'*Acipenser transmontanus* sont caractérisées par un substrat principalement composé de galets et de rochers (Mc CABE et TRACY, 1994). PARSLEY *et al.* (1993) précisent que 50 % des oeufs sont fixés sur de gros galets (6,5 à 25,5 cm) et 38 % sur des roches (25,5 cm et plus), les 8 % restant sont répartis entre sable, gravier et fond rocheux plat.

LA HAYE *et al.* (1992) ont montré que le maximum de fixation des oeufs d'*Acipenser fulvescens* est observé sur un substrat « modérément hétérogène composé de graviers fins à moyens (3 à 16,9 mm) ou graviers grossiers (17 à 64,9 mm) avec des galets et rochers éparpillés (65 mm et plus) ». Cette caractéristique est également mentionnée pour cette espèce par différents auteurs (LECLERC 1987 ; LA HAYE et FORTIN, 1990).

Les connaissances sur les zones de reproduction et de fixation des oeufs d'*Acipenser sturio* sont quasiment inexistantes. MAGNIN (1962) mentionne que les sites de reproduction correspondent à des zones profondes, caillouteuses avec un fort courant.

#### A.4 La température

La température optimale d'incubation, en termes de survie, est comprise entre 10 et 18 °C (WANG *et al.*, 1985). L'étendue de cette gamme est expliquée par les différences de latitudes sous lesquelles vivent les acipenseridés.

La relation entre la température et la vitesse de développement a été particulièrement étudiée par DETTLAFF *et al.* (1993) chez les espèces soviétiques et par WANG *et al.* (1985) chez *Acipenser transmontanus* et *Acipenser fulvescens*. Ces auteurs ont mis en évidence une relation exponentielle entre la température et la durée du développement embryonnaire. Ces résultats expérimentaux sont en accord avec les observations effectuées en milieu naturel portant sur *Acipenser fulvescens* (KEMPINGER, 1988). Par contre ils sont en contradiction avec ceux de KHOLHORST (1976) qui, en regroupant les informations concernant 4 espèces, a établi une relation linéaire entre la durée d'incubation et la température.

Les vitesses de développement, pour une température donnée, varient d'une espèce à l'autre. Ainsi à 14 °C, l'éclosion des oeufs surviendra environ 200 heures après la fécondation chez *Acipenser transmontanus* contre 245 heures chez *Acipenser fulvescens* (WANG *et al.*, 1985).

#### A.5 Conclusion sur la fixation des oeufs

L'analyse des travaux réalisés sur les zones de frayères d'esturgeons permet de dégager les principales caractéristiques physiques des zones de fixation et d'incubation des oeufs.

La profondeur où les oeufs se fixent au substrat est directement liée à la profondeur de frai. Cette dernière doit être suffisante pour permettre les ébats nuptiaux de grands poissons comme les acipenseridés. Elle semble également être fonction de la turbidité de l'eau qui conditionne la pénétration de la lumière. Les oeufs peuvent être collectés à des profondeurs très variables, ce qui laisse supposer que leur développement n'est pas influencé par la pression, facteur physique associé de la profondeur. Ceci est conforté par le fait que les incubations artificielles d'oeufs de différentes espèces sont réalisées à des pressions hydrostatiques négligeables. Contrairement à BUCKLEY et KINARD (1985) qui estiment que la profondeur et le courant jouent un rôle essentiel, l'analyse des données bibliographiques fait ressortir la prépondérance du couple substrat-courant pour la fixation et le développement des oeufs.

Malgré des différences interspécifiques, les études les plus complètes montrent que les zones de frayères doivent avoir un courant suffisant pour assurer une bonne dispersion des oeufs. Elles doivent être prolongées à l'aval par une zone propice à la fixation des oeufs avec un substrat hétérogène (de 5 à 255 mm) et baignées par un courant soutenu d'au moins 0,5 à 1,5 m/s.

## B. LES LARVES

La taille des larves à l'éclosion est généralement fonction de la taille des adultes de l'espèce. Ainsi pour l'espèce la plus petite, *Acipenser ruthenus*, les larves font 6 à 7 mm ; tandis que pour l'espèce la plus grande, *Huso huso*, elles mesurent entre 12,5 et 14,5 mm (Tableau IV). Par contre chez *Acipenser oxyrhynchus*, l'une des espèces de très grande taille, les larves sont classées parmi les plus petites avec une longueur de 7 à 9 mm. WANG *et al.* (1987) ont mis en évidence que la taille des larves d'*Acipenser transmontanus* à l'éclosion diminuait quand la température d'incubation augmentait.

**Tableau IV**

Tailles des larves (mm) à l'éclosion pour différentes espèces d'esturgeon.

**Table IV**

Lengths (mm) of different sturgeon species hatching larvae.

Espèces	Tailles des larves mm	Références
<i>Acipenser ruthenus</i>	6-7	LUKIN, 1949 in SOKOLOV et VASIL'EV, 1989a
<i>Acipenser oxyrhynchus</i>	7-9	SNYDER, 1988
<i>Acipenser transmontanus</i>	10-11	WANG <i>et al.</i> , 1985
<i>Acipenser fulvescens</i>	9-11	SNYDER, 1988 ; WANG <i>et al.</i> , 1985
<i>Acipenser baeri</i>	10,5	CHUSOVITINA, 1963 in SOKOLOV et VASIL'EV, 1989b
<i>Acipenser sturio</i>	9,5-11	ERHENBAUM, 1894 in HOLCIK <i>et al.</i> , 1989
<i>Acipenser gueldenstaedti</i>	10,5-12	VLASENKO <i>et al.</i> , 1989
<i>Acipenser brevirostrum</i>	9-11	BUCKLEY et KINARD, 1981 ; SNYDER, 1988
<i>Acipenser medirostris</i>	12,3	ARTYUKHIN et ANDRONOV, 1990
<i>Huso huso</i>	12,5-14,5	DRAGOMINOV, 1961 in PIROGOVSKII <i>et al.</i> , 1989

Les larves à l'éclosion sont caractérisées par un sac vitellin de grande taille et richement vascularisé, par lequel se font les échanges gazeux (BALON, 1975).

La vitesse de résorption de la vésicule vitelline est fonction de la température (Tableau V).

L'alimentation exogène débute chez les larves ayant une taille comprise entre 15 et 25 mm. Chez une espèce donnée, il semble que cette transition soit plus liée à la taille des larves qu'à leur âge.

Durant cette première phase comprise entre l'éclosion et le début de l'alimentation exogène, les données issues du milieu naturel sont rares du fait des difficultés d'observation. La majeure partie des informations provient donc d'expérimentations réalisées en structures artificielles.

### B.1 Le comportement

Il est possible de distinguer 2 types de séquence comportementale.

- La première séquence a été décrite chez 6 espèces pour lesquelles on dispose d'informations : *Acipenser baeri*, *Acipenser brevirostrum*, *Acipenser gueldenstaedti*, *Acipenser stellatus*, *Acipenser transmontanus* et *Huso huso*. Elle est scindée en 4 étapes. Les âges ne sont mentionnés qu'à titre indicatif. La durée des étapes fluctue en fonction de la température du milieu.

**Tableau V**

**Caractéristiques des larves de différentes espèces d'esturgeon au début de l'alimentation exogène ; âge en jours - taille en mm - température en °C.**

**Table V**

**Characteristics of different sturgeon species larvae at the beginning of exogenous feeding ; age in days - length in mm - temperature in °C.**

Espèces	Age	Taille	Température	Références
<i>A. baeri</i>	14-15	22	17-18	CHUSOVITINA, 1963 in SOKOLOV et VASIL'EV, 1989b
<i>A. gueldenstaedti</i>	7-10	18	13-17	MATVEEV, 1953 in VLASENKO <i>et al.</i> , 1989
<i>A. ruthenus</i>	6-10	-	-	LUKIN, 1949 in SOKOLOV et VASIL'EV, 1989a
<i>A. stellatus</i>	10	18	-	ALYAVIDNA, 1951 in SHUBINA <i>et al.</i> , 1989
<i>A. sturio</i>	11-14	16-18	-	ERHENBAUM, 1894 in HOLCIK <i>et al.</i> , 1989
<i>A. brevirostrum</i>	12	15	17	BUCKLEY et KINARD, 1981
<i>A. transmontanus</i>	20	21	11	WANG <i>et al.</i> , 1985
	10	23	16-20	BEER, 1981
	8-11	17-19	16-18	DOROSHOV <i>et al.</i> , 1983
<i>A. oxyrhynchus</i>	7	14,5	-	SNYDER, 1988
<i>A. fulvescens</i>	17-23	20-21	-	LA HAYE et FORTIN, 1990
	37	19	10	WANG <i>et al.</i> , 1985
	10	20	20	CZESKLEBA <i>et al.</i> , 1985
<i>H. huso</i>	8-14	18-21	13-15	VERNIDUB, 1951 in PIROGOVSKII <i>et al.</i> , 1989

**Etape 1 :** Aussitôt après l'éclosion et pendant une durée de 2 à 3 jours environ (7-8 jours pour *Huso huso*), les larves ont une activité natatoire en pleine eau. Elles nagent vigoureusement vers la surface dans une position verticale. Puis elles coulent et se posent sur le fond avant de repartir à nouveau (BEER, 1981 ; BELYAEVA et KHODOREVSKEYA, 1972 ; BUCKLEY et KINARD, 1981 ; CONTE *et al.*, 1988 ; GISBERT et WILLIOT, 1997 ; MATVEEV, 1953 in VLASENKO *et al.*, 1989 ; VERNIDUB, 1951 in PIROGOVSKII *et al.*, 1989). Ces larves sont également caractérisées par un phototropisme positif, mais BRANNON *et al.* (1985) ont montré que les larves d'*Acipenser transmontanus* étaient plus actives la nuit.

Les résultats de RICHMOND et KINARD (1995) montrent que les larves d'*Acipenser brevirostrum* ont un phototropisme négatif et restent cachées sur le fond. Ces résultats, en désaccord avec ceux obtenus précédemment, sont discutables. Les larves sont prélevées après l'éclosion et subissent un transfert de bassin. Cette manipulation est susceptible de modifier leur comportement étant donné qu'aucune période d'adaptation n'est respectée. Les résultats sont obtenus à partir d'observations d'une durée de 5 mm, à un seul moment de la journée. L'éclairage de 770 lux choisi semble trop important et la position des larves dans la zone d'ombre, qui présente un gradient d'obscurité, n'est pas précisée.

La durée de cette étape est inversement proportionnelle à la vitesse du courant (BRANNON *et al.*, 1985).

A partir de ces informations, on peut supposer qu'en milieu naturel un tel comportement aura pour conséquence d'entraîner les larves dans le courant. Les larves ayant ce comportement quittent donc rapidement le lieu d'incubation en dérivant vers l'aval (BRANNON *et al.*, 1985). BEER (1981) a estimé que la dérive des larves d'*Acipenser transmontanus* pouvait atteindre 40 km par jour.

**Etape 2 :** A partir du 3<sup>ème</sup> ou 4<sup>ème</sup> jour (du 8<sup>ème</sup> pour *Huso huso*), ces larves ont un comportement benthique qui se maintient jusqu'au 10<sup>ème</sup> jour environ (14<sup>ème</sup> pour *Huso*

*huso*). Elles deviennent moins actives, forment des agrégats et se cachent sous les pierres (BRANNON *et al.*, 1985). Leur phototropisme devient négatif et elles se réfugient dans les zones d'ombre (GISBERT et WILLIOT, 1997). Parallèlement, l'alimentation exogène se met en place. A la fin de cette phase de transition les larves ont donc une alimentation mixte, à la fois exogène et endogène à partir des réserves contenues dans le sac vitellin. Durant cette étape apparaissent les dents larvaires (MATVEEV, 1953 *in* VLASENKO *et al.*, 1989). Les larves d'*Acipenser brevirostrum* possèdent 9-12 dents sur la mâchoire supérieure et 7-11 dents sur la mâchoire inférieure (DADSWELL *et al.*, 1984 ; TAUBERT et DADSWELL, 1980).

**Etape 3 :** Cette étape est caractérisée par une augmentation importante de l'activité nataoire (MATVEEV, 1953 *in* VLASENKO *et al.*, 1989 ; VERNIDUB, 1951 *in* PIROGOVSKII *et al.*, 1989). Le comportement grégaire disparaît (BUKLEY et KINARD, 1981). En ce début de l'alimentation exclusivement exogène, les larves se nourrissent de zooplancton qu'elles capturent en pleine eau (MATVEEV, 1953 *in* VLASENKO *et al.*, 1989). Ce dernier auteur considère que durant cette étape de 2 jours environ, les larves d'*Acipenser gueldenstaedti* vivent en pleine eau. Il semble plus juste de dire que les larves partagent leur temps entre le fond et la colonne d'eau.

**Etape 4 :** Lorsque l'alimentation exogène est bien établie, la proportion de larves restant sur le fond augmente avec l'âge. Elles ont un phototropisme positif mais sont plus actives la nuit (RICHMOND et KINARD, 1995 ; ROSS et BENNETT, 1997). Elles se nourrissent de proies benthiques (MATVEEV, 1953 *in* VLASENKO *et al.*, 1989). Elles nagent de temps en temps vers la surface, redescendent sur le fond et se déplacent pour chercher de la nourriture (BUCKLEY et KINARD, 1981). Les larves d'*Acipenser brevirostrum* changent de couleur au cours de la journée. Elles sont noires le jour et deviennent plus claires la nuit (BUCKLEY et KINARD, 1981 ; RICHMOND et KINARD, 1995).

• Le second type de séquence comportementale comprend 3 étapes, et est observé chez *Acipenser fulvescens* et *Acipenser medirostris*. La dénomination des étapes est inchangée afin de pouvoir effectuer des comparaisons entre les espèces.

**Etape 1 :** Cette étape n'a pas été observée chez ces 2 espèces.

**Etape 2 :** Après l'éclosion, les larves restent cachées sur le fond, protégées du courant. Des études réalisées en structures artificielles (CZESKLEBA *et al.*, 1985 ; BRANCHAUD, 1989) précisent que les larves d'*Acipenser fulvescens* ont un phototropisme négatif et restent cachées pendant 10 jours environ. Les études réalisées en milieu naturel confirment ce comportement. Des récoltes de larves effectuées lors de prélèvements de substrat par pompage ont montré que les animaux se situaient sur les zones de reproduction et légèrement en aval de celles-ci (GENDRON, 1988).

**Etape 3 :** Les premières larves dérivantes sont recueillies entre 14 et 23 jours après l'éclosion (LA HAYE et FORTIN, 1990). GENDRON (1988) et KEMPINGER (1988) précisent que cette modification du comportement survient la nuit. Ces observations sont en accord avec une expérience réalisée en structures artificielles. BRANCHAUD (1989) observe que les larves sont plus actives la nuit et montent vers la surface. Ce phénomène est concomitant au début de l'alimentation exogène. Durant cette période les larves se nourrissent en pleine eau (BRANCHAUD, 1989). A la fin de cette étape, les différentes études montrent que la taille des larves est constante, indépendante de l'âge et d'environ 20 mm. Les larves d'*Acipenser fulvescens* acquièrent à ce moment là un phototropisme positif et nagent activement (CZESKLEBA *et al.*, 1985). Les larves d'*Acipenser medirostris* conservent un phototropisme négatif, forment toujours des agrégats dans les zones d'ombre et se dispersent uniquement la nuit (ARTYUKHIN et ANDRONOV, 1990).

**Etape 4** : Lorsque l'alimentation exogène est bien établie, les larves nagent essentiellement sur le fond et se nourrissent de proies benthiques (BRANCHAUD, 1989).

Les travaux de ROSS et BENNETT (1997) sur *Acipenser fulvescens*, *Acipenser oxyrinchus* et *Scaphirhynchus platorhynchus* montrent des modifications du comportement en fonction de l'âge. Mais l'absence d'observations durant les tous premiers jours suivant l'éclosion et la trop faible fréquence des observations ne permettent pas de resituer les différentes phases observées par rapport aux schémas comportementaux décrits précédemment.

Les résultats de BELYAEVA et KHODOREVSKAYA (1972) remettent en cause le comportement systématique de nage en pleine eau observé par les autres auteurs au cours de l'étape 1. Ils ont remarqué que, durant les 5 premiers jours après l'éclosion, les larves de *Huso huso* et d'*Acipenser gueldenstaedti* se trouvent dans la colonne d'eau en présence de sable et sur le fond en présence de gravier. Ce phénomène n'est pas observé pour les larves d'*Acipenser stellatus* qui sont toujours en pleine eau quel que soit le substrat.

Le comportement de nage en pleine eau durant cette étape ne fait pas l'unanimité parmi les auteurs et son existence est donc sujette à caution. Mais les vitesses de courant utilisées dans les expériences ne sont pas toujours mentionnées. Ceci est regrettable car il semble que le courant ait une grande importance sur le comportement des larves vis-à-vis du substrat.

Par contre le phototropisme positif observé durant cette étape est généralement admis, bien qu'il semble être très modéré. Les conditions d'éclairage sont très variables d'une expérimentation à l'autre, ce qui limite la portée de ces résultats. Il serait peut être plus juste de parler d'absence de phototropisme.

Au cours de l'étape 3, la nouvelle dispersion des larves facilite l'accès à la nourriture et diminue la compétition alimentaire (BRANNON *et al.*, 1985). Ces auteurs ont également montré que lorsque la nourriture venait à manquer sur un site, une part importante des larves entrait dans la tranche d'eau et dérivait, probablement pour trouver des sites plus riches.

Le déterminisme du comportement observé durant l'étape 1 reste obscure. On peut écarter les raisons alimentaires car les larves n'ont pas encore débuté leur alimentation exogène. Le gonflement de la vessie natatoire survient au cours du passage du stade larvaire au stade juvénile, vers l'âge de 30-40 jours (BUDDINGTON et DOROSHOV, 1986), et ne peut expliquer ce comportement. On peut évoquer une modification des *preferendum* des facteurs environnementaux, dont la lumière, et la recherche d'un habitat plus adapté à leur développement.

Selon SBIKIN et KHOMENKOV (1980), lorsque les larves d'*Acipenser stellatus* sont en présence d'un substrat qui ne leur convient pas, elles se maintiennent alors en pleine eau. Ce comportement est observé, quel que soit le substrat, pour plus de 50 % des larves âgées de 1-2 jours et 14-18 jours. Il n'est plus observé que pour moins de 40 % des larves de 5-7 jours et a disparu chez celles âgées de 26 jours. Les auteurs interprètent ce comportement comme un moyen d'échapper à un habitat défavorable en dérivant avec le courant jusqu'à rencontrer un substrat plus propice. Le large choix de substrat offert aux larves au cours de cette expérience privilégie une interprétation différente. L'analyse de ces résultats montre que ces variations de comportement avec l'âge cadrent avec la séquence comportementale observée chez d'autres espèces. Leur situation en pleine eau pourrait donc être expliquée, non pas par l'absence de substrat idéal, mais par un comportement obligatoire permettant la dispersion des larves.

Pour BRANNON *et al.* (1985), ce comportement est interprété comme un phénomène adaptatif permettant de diminuer la densité de larves qui serait très importante si elles restaient sur la zone d'incubation. Ce comportement permet également de diminuer

le risque de contamination par les champignons qui se développent sur les oeufs morts, et de coloniser un habitat plus protégé des prédateurs.

Le même type de raisonnement prévaut pour expliquer le comportement des larves d'*Acipenser medirostris*. Elles restent tapies sur le fond et ne sont donc pas entraînées vers des habitats défavorables. Les rivières où se reproduit cette espèce sont courtes et les larves arriveraient rapidement en zone estuarienne où la salinité serait néfaste à leur survie (ARTYUKHIN et ANDRONOV, 1990). Là encore le comportement n'est pas dicté par un choix de substrat mais plutôt par un comportement d'adaptation au milieu qui s'est inscrit au cours des générations.

## **B.2 L'habitat**

### *B.2.1 Les facteurs physiques*

#### B.2.1.1 Les larves vésiculées

Les connaissances sur l'habitat des larves durant leurs 10 premiers jours de vie sont très limitées. Durant cette période les relations avec le substrat sont plus ou moins étroites selon les espèces (cf. **B.1**).

SBIKIN et KHOMENKOV (1980) ont montré que pendant une durée de 5 jours après l'éclosion, les larves vésiculées d'*Acipenser stellatus* ont une préférence marquée pour un substrat de graviers ayant un diamètre moyen de 1,5 cm, par rapport au sable. Le 3<sup>ème</sup> substrat de cette expérience, l'argile, est toujours délaissé. Les larves vésiculées séjournent moins de 10 % de leur temps sur ce substrat.

Les larves d'*Acipenser transmontanus* âgées de 2 à 9 jours occupent à plus de 95 % un substrat de sable et de graviers comportant des abris (BREWER, 1987).

Une étude en milieu naturel sur les larves vésiculées d'*Acipenser transmontanus* (PARSLEY *et al.*, 1993) a montré que plus de 50 % d'entre elles étaient récoltées sur un fond de galets (6,4-25 cm), environ 20 % sur un fond de sable (0,062-0,2 cm), autant sur un fond de grosses roches (> 25 cm), et 6 % sur un fond de graviers (0,2-6,4 cm). Jusqu'au début de l'alimentation exogène, les larves vésiculées de cette espèce occupent les habitats où elles peuvent se mettre à l'abri du courant et de la lumière (BRANNON *et al.*, 1985).

Une expérience sur des larves vésiculées de *Huso huso*, âgées de 12 jours, montre que 81 % des animaux se répartissent à parts égales entre le sable et le fond nu de l'aquarium. Les 19 % restant se répartissent entre l'argile (11 %) et 8 % sur un substrat plus grossier de 0,5 à 3,5 cm de diamètre (SBIKIN et KHOMENKOV, 1980).

Les vitesses de courant relevées sur le fond des lieux de captures de larves vésiculées d'*Acipenser transmontanus* étaient de l'ordre de 1 m/s (PARSLEY *et al.*, 1993).

BREWER (1987) a observé, durant le 1<sup>er</sup> jour après l'éclosion, que la répartition des larves entre le fond et la tranche d'eau était identique pour des vitesses de courant de 0,025 et 0,086 m/s. SBIKIN et KHOMENKOV (1980) ont également étudié le comportement des larves vésiculées d'*Acipenser stellatus* âgées de 5 à 9 jours (longueur totale de 11 mm) en présence de courant. A partir d'une vitesse de 0,02 m/s, la proportion de larves sur le fond augmente avec la vitesse.

Selon SEMENOV (1957, *in* DETTLAFF *et al.*, 1993), l'exposition directe des larves à la lumière du soleil serait responsable d'un retard dans la croissance et la différenciation, et favoriserait l'apparition de malformations.

### B.2.1.2 Les larves à vésicule résorbée

La résorption de la vésicule vitelline et le passage à une alimentation exclusivement exogène correspondent à un changement d'habitat chez la plupart des espèces.

LA HAYE et FORTIN (1990) observent que les sites rocheux ne semblent pas être appréciés par les larves d'*Acipenser fulvescens* au début de leur alimentation exogène. Ces auteurs précisent que lors d'une expérience en aquarium, les larves « s'activaient » principalement sur un substrat de sable plutôt que sur des substrats de roches (5-7 cm de diamètre), de graviers grossiers (2-3,5 cm de diamètre) ou de graviers fins (0,5-1,5 cm de diamètre).

Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus chez d'autres espèces. SBIKIN et KHOMENKOV (1980) ont montré que les larves d'*Acipenser stellatus*, âgées de 10 jours et plus, choisissaient un substrat de sable plutôt qu'un substrat de graviers ou argileux, contrairement aux larves plus jeunes (0-5 jours) que l'on trouvait préférentiellement sur les graviers de 1,5 cm de diamètre.

SBIKIN et BIBIKOV (1988) ont obtenu des résultats similaires avec des larves d'*Acipenser gueldenstaedti* âgées de 30 à 45 jours (50-65 mm de longueur totale). Elles résidaient sur le sable pour plus de 90 % de leur temps plutôt que sur des graviers de 5 à 11 cm de diamètre.

PARSLEY *et al.* (1993) ont récolté environ 90 % des larves d'*Acipenser transmontanus* sur des fonds de sable.

Une expérience sur *Acipenser brevirostrum* montre une augmentation de la colonisation de substrat grossier (2,5 cm de diamètre) avec l'âge des larves (RICHMOND et KINARD, 1995).

Par contre les larves semblent être sensibles aux obstacles présents sur le fond. Ceci a été démontré par SBIKIN et BIBIKOV (1988) sur des larves d'*Acipenser stellatus* âgées de 12 à 23 jours. Plus la densité de plantes aquatiques augmente, plus les larves évitent la zone. Elles ont une réaction du même type avec des obstacles inertes (baguettes de bois ou de verre). Ces animaux sont gênés par tout obstacle présent sur le fond du fait de leur faible « agilité ».

On dispose de peu d'informations précises sur les *preferendum* de courant de ces larves. LA HAYE et FORTIN (1990) mentionnent que les larves d'*Acipenser fulvescens* semblent éviter les zones à vitesse de courant élevée. SBIKIN et KHOMENKOV (1980) ont montré que le comportement des larves n'était pas affecté par un courant allant jusqu'à 0,1 m/s, ce qui correspondait à 2,5 fois la longueur des larves par seconde. Des larves d'*Acipenser brevirostrum* de 20 jours supportent une vitesse de courant de 0,054 m/s (RICHMOND et KINARD, 1995).

Les études en milieu naturel ont montré que les larves se trouvaient à des profondeurs très variables, mais plutôt dans les zones profondes des fleuves (PARSLEY *et al.*, 1993 ; LA HAYE et FORTIN, 1990).

### B.2.2 Les facteurs physico-chimiques

BRANNON *et al.* (1985) ont montré que les larves d'*Acipenser transmontanus* âgées de 2 jours étaient sensibles à des variations de température. Une élévation de 5 °C par rapport au niveau du contrôle (16 °C) provoquait une augmentation de l'activité de nage, tandis qu'une diminution de 5 °C induisait une baisse de l'activité. Les mêmes expériences réalisées avec des larves de 12 et 27 jours ne montraient aucune influence de la température sur l'activité et le comportement des larves.

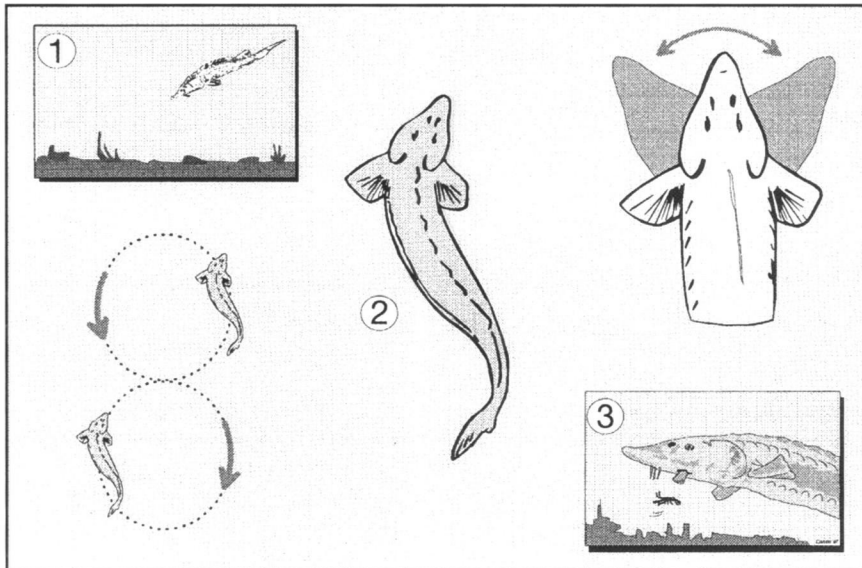
Ces expériences mettent en évidence qu'une variation de la température (provoquée par une vidange de barrage par exemple) durant les 3 à 4 jours après l'éclosion peut influencer la dispersion des larves en augmentant ou en diminuant la durée de la dérive passive qui a lieu à cet âge.

Une diminution de la concentration en oxygène (de 10 à 5,7 mg/l) provoque une augmentation de l'activité chez des larves d'*Acipenser transmontanus* âgées de 5 jours, sans modifier leur comportement (BRANNON *et al.*, 1985).

Durant la période d'alimentation mixte, les larves d'*Acipenser baeri* ne désertent pas une zone sous-oxygénée car leur mécanisme d'orientation n'est pas encore développé (KHAKIMULLIN, 1987). Mais en fin de période larvaire les individus abandonnent les zones sous-oxygénées au profit des zones normoxiques (BRANNON *et al.*, 1985). Ces résultats sur la réaction vis-à-vis du facteur oxygène montrent, qu'en milieu naturel, une zone sous-oxygénée (due à l'étiage et à une température élevée) peut être à l'origine de mortalités chez de jeunes larves.

### B.3 Le comportement alimentaire

Le goût est fonctionnel dès le début de l'alimentation mixte (DEVITSINA et GADZHIEVA, 1996 ; DEVITSINA et KAZHLAYEV, 1993 ; KASUMYAN et KAZHLAYEV, 1993b). Les premiers récepteurs se situent sur les barbillons. Les larves mises en présence de l'aliment dès cette période peuvent s'en imprégner, ce qui facilite son acceptation ultérieurement. Pour les larves plus âgées, l'olfaction devient prépondérante et permet de détecter les proies à distance. Lorsqu'une proie est ainsi repérée par son odeur, les larves modifient leur trajectoire et parcourent la zone jusqu'à ce que la proie soit localisée par les barbillons (BRANNON *et al.*, 1985). KASUMYAN et KAZHLAYEV (1993a) ont décrit la séquence comportementale des larves en présence de nourriture (Figure 2) :



**Figure 2**

**Comportement alimentaire des larves d'esturgeon (d'après KASUMYAN et KAZHLAYEV, 1993a) - voir texte pour explications.**

**Figure 2**

**Feeding behavior of sturgeon larvae (after KASUMYAN and KAZHLAYEV, 1993a) - see text for explanations.**

1. descente sur le fond ; les barbillons sont en contact avec le substrat ;
2. trajectoire en forme de S autour des proies repérées ; balancement de la partie antérieure du corps de part et d'autre de la trajectoire (scouring) ;
3. mouvements buccaux de capture de proie (seizing).

MILLER (1987) a observé que, plus l'intervalle entre 2 repas était important, plus le nombre de larves en pleine eau augmentait. Dès que des proies étaient introduites dans le bassin, toutes les larves revenaient sur le fond et exhibaient un comportement de recherche de nourriture. Ce comportement est interprété comme une réponse à la pénurie de proies, permettant de coloniser des zones plus riches.

Quelle que soit l'âge des larves, la vision ne semble pas jouer un rôle dans la recherche de nourriture (PAVLOV *et al.*, 1970 ; SBIKIN, 1981).

#### **B.4 Le régime alimentaire**

Quelques auteurs rapportent que durant les premiers jours de l'alimentation exogène, les larves d'esturgeons se nourrissent plutôt à partir de proies planctoniques (BUCKLEY et KINARD, 1981 ; MATVEEV, 1953 in VLASENKO *et al.*, 1989). ZHELTENKOVA (1964, in SHUBINA *et al.*, 1989) précise que le plancton ne semble jouer un rôle dans l'alimentation que durant les premiers stades larvaires d'*Acipenser stellatus*. L'équipement enzymatique des larves au début de l'alimentation exogène étaye ces observations. L'importante activité des lipases permettrait la digestion des lipides qui entrent à près de 50 % dans la composition corporelle des copépodes et cladocères (BUDDINGTON, 1985 ; BUDDINGTON et CHRISTOFFERSON, 1985). L'activité lipolytique diminue ensuite au profit des protéases.

Chez *Acipenser fulvescens*, qui a un comportement benthique durant la période d'alimentation mixte, KEMPINGER (1988) a décrit le contenu stomacal de 2 larves de 20 et 21 mm. L'une avait ingéré une larve de chironome (benthique) ; l'autre un nauplius de copépode (planctonique). Ce résultat portant sur 2 individus seulement n'apporte pas d'informations fiables sur l'alimentation des larves d'*Acipenser fulvescens* durant la période d'alimentation mixte.

Lorsque l'alimentation est uniquement exogène et que les larves ont un comportement benthique, elles se nourrissent préférentiellement à partir de larves d'insectes. L'analyse des contenus stomacaux de 30 larves d'*Acipenser fulvescens* a révélé qu'environ 99 % des proies étaient des larves d'éphéméroptères et de diptères (KEMPINGER, 1996).

#### **B.5 Conclusion sur les larves**

L'analyse des différents résultats permet de dégager les principales caractéristiques de l'écologie des larves.

Larves vésiculées :

- elles se trouvent principalement dans des zones profondes des fleuves ;
- le substrat est grossier (type galet) et présente de nombreux abris ;
- la vitesse limite de courant est de l'ordre de 5 cm/s.

Larves à vésicule résorbée :

- le substrat de leur habitat est presque exclusivement composé de sable ; dégagé des obstacles pouvant entraver leur déplacement et leur recherche de nourriture ;
- elles supportent des vitesses de l'ordre de 10 cm/s.

Ces caractéristiques montrent une évolution de l'habitat, chez certaines espèces comme *Acipenser transmontanus*, depuis la zone de fixation des oeufs jusqu'au stade larvaire. La granulométrie du substrat devient de plus en plus fine et la vitesse du courant diminue. Ces modifications d'habitat renforcent l'hypothèse de l'existence de 2 périodes de déplacement (dérive passive ou migration), correspondant aux phases de vie en pleine eau.

La détection des proies est d'abord gustative, puis chez les larves plus âgées l'olfaction devient prépondérante.

Le régime alimentaire est essentiellement composé de larves d'insectes.

## CONCLUSION

Les connaissances sur la biologie des larves d'acipenseridés sont encore très fragmentaires.

Des lacunes majeures subsistent dans la description de l'habitat et du régime alimentaire des larves. Les difficultés d'investigation dans le milieu naturel et la faiblesse des échantillons récupérés rendent l'interprétation des données délicate.

Le domaine le mieux connu concerne le comportement général et alimentaire qui a été étudié en structures expérimentales. Ceci a permis d'obtenir des informations précises sur l'évolution du comportement avec l'âge, sur les réactions vis-à-vis de certains facteurs environnementaux comme la nature du substrat, le courant ou la luminosité. Mais ces informations obtenues en milieu confiné nécessiteraient une confirmation par des observations de terrain.

Par contre on ne dispose de quasiment aucune information sur l'environnement des différents sites, zone de fixation des oeufs et habitat des larves. Ce type d'information concernant le contexte géomorphologique et faunistique des sites serait un outil précieux pour leur caractérisation et la réhabilitation ou l'aménagement de zones naturelles, particulièrement chez *Acipenser sturio*, espèce pour laquelle nous ne disposons que d'informations très fragmentaires.

Un premier inventaire des zones de frayères de cette espèce en Garonne et Dordogne a pu être réalisé en 1980 (ANONYME, 1980a et b). Ce travail a été repris et complété (JEGO *et al.*, 1997). Les sites de frayères décrits en 1997 sont uniquement potentiels car ils n'ont jamais été confirmés par la récupération sur les lieux de produits de la reproduction. Etant donné le faible effectif estimé de la population d'*Acipenser sturio*, les chances de réussite d'une campagne de collecte d'oeufs ou de larves sont infimes tant que l'on n'aura pas établi la liste des sites effectivement fréquentés.

L'analyse des données de capture de larves en milieu naturel en relation avec les résultats comportementaux nous montre que la capturabilité des larves est liée à leur présence et probablement à la durée du séjour dans la tranche d'eau. Les périodes propices à la capture de larves se limiteraient donc aux étapes 3 et 4. Cette analyse nous permet d'orienter nos recherches dans l'identification de zones pour lesquelles la capture de larves serait probable en cas de reproduction naturelle. Les principales caractéristiques de ces zones sont :

- situation nettement en aval des frayères du fait des phases de dérive des larves ;
- substrat composé de sable ou de graviers fins ;
- richesse en larves d'insectes, composant l'essentiel du régime alimentaire des larves.

## REMERCIEMENTS

J'adresse mes plus sincères remerciements à Eric ROCHARD et Patrick LAMBERT pour leur lecture critique du manuscrit, ainsi qu'à Philippe CAMOIN pour la réalisation des figures.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1980a. Recueil de données sur l'état des zones de pêche et des frayères potentielles de l'esturgeon (*Acipenser sturio*) en Dordogne du Bec d'Ambes à Castillon-la-Bataille. CTGREF, Rapport préliminaire, 19 p.
- ANONYME, 1980b. Recueil de données sur l'état des zones de pêche et des frayères potentielles de l'esturgeon (*Acipenser sturio*) en Garonne du Bec d'Ambes à Casseuil. CTGREF, Rapport préliminaire, 16 p.
- ARTYUKHIN E., ANDRONOV A., 1990. A morphobiological study of the green sturgeon, *Acipenser medirostris* (Chondrostei, Acipenseridae), from the Tumnin (Datta) river and some aspects of the ecology and zoogeography of Acipenseridae. *J. Ichthyol.*, 30, 11-21.
- BALON E., 1975. Reproductive guilds of fishes : a proposal and definition. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32, 821-864.
- BALON E., 1981. Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Env. Biol. Fish.*, 6, 377-389.
- BEER K., 1981. Embryonic and larval development of white sturgeon (*Acipenser transmontanus*). Master of Science Thesis, Université de Californie, Davis, 93 p.
- BELYAEVA V., KHODOREVSKAYA R., 1972. The behavior of sturgeon in the early stages of ontogeny. *Ibid.*, 4, 40-51. (En russe).
- BRANCHAUD A., 1989. Comportement des embryons, larves et juvéniles chez l'esturgeon jaune (*Acipenser fulvescens*) en captivité. Rapport de stage de recherche, B. Sc. Biologie, Université du Québec, Montréal, 9 p.
- BRANNON E., BREWER S., SETTER A., MILLER M., UTTER F., HERSHBERGER W., 1985. Columbia River white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) early life history and genetics study. Rapport final, Bonneville Power Admin., University of Washington, Nat. Mar. Fish. Serv., 68 p.
- BREWER S., 1987. Behavioral responses and patterns of distribution during the early life history of white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. Master of Science Thesis, Université de Washington, 71 p.
- BUCKLEY J., KINARD B., 1981. Spawning and rearing of shortnose sturgeon from the Connecticut River. *Prog. Fish Cult.*, 43, 74-76.
- BUCKLEY J., KINARD B., 1985. Habitat use and behavior of pre-spawning and spawning sturgeon, *Acipenser brevirostrum*, in the Connecticut River. In North American Sturgeons, Binkowski and Doroshov eds, 111-117, Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 163 p.
- BUDDINGTON R., 1985. Digestive secretions of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, during early development. *J. Fish Biol.*, 26, 715-723.
- BUDDINGTON R., CHRISTOFFERSON J., 1985. Digestive and feeding characteristics of the chondrosteans. *Env. Biol. Fish.*, 14, 31-41.
- BUDDINGTON R., DOROSHOV S., 1986. Structural and functional relations in white sturgeon alimentary canal (*Acipenser transmontanus*). *J. Morphol.*, 190, 201-213.
- CONTE F., DOROSHOV S., LUTES P., STRANGE E., 1988. Hatchery manual for the white sturgeon *Acipenser transmontanus* Richardson. University of California, Division of Agriculture and Natural Resources, Publication 3322, 103 p.

- CZESKLEBA D., AVELALLEMANT S., THUEMLER T., 1985. Artificial spawning of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, in wild Rose State Fish Hatchery, Wisconsin, 1982-1983. In North American Sturgeons, Binkowski and Doroshov eds, 79-85, Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 163 p.
- DADSWELL M., TAUBERT B., SQUIERS T., MARCHETTE D., BUCKLEY J., 1984. Synopsis of biological data on shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum* Le Sueur 1818. *FAO Fisheries Synopsis*, 140, 45 p.
- DENG XHONG-LING, XU YUNGAN ZHAO YAN, 1991. Analysis on *Acipenser sinensis* spawning ground and spawning scales below Gezhouba hydro-electric dam by the means of examining the digestive contents of benthic fishes, 243-250. In *Acipenser*, Actes du premier colloque international sur l'esturgeon, Bordeaux, 3-6 octobre 1989, Williot P. ed., Cemagref, 518 p.
- DETLAFF T., GINSBURG A., SCHMALHAUSEN O., 1993. Sturgeon fishes : developmental biology and aquaculture. Springer-Verlag ed., Berlin, 300 p.
- DEVITSINA G., KAZHLAYEV A., 1993. Development of Chemosensory organs in Siberian sturgeon, *Acipenser baeri*, and stellate sturgeon, *A. stellatus*. *J. Ichthyol.*, 33, 9-19.
- DEVITSINA G., GADZHIEVA A., 1996. Dynamics of morphological development of gustatory system during early ontogenesis of two representatives of Acipenserids, *Acipenser nudiventris* and *A. persicus*. *J. Ichthyol.*, 36, 674-686.
- DOROSHOV S., CLARK W., LUTES P., SWALLOW R., BEER K., Mc GUIRE A., COCHRAN M., 1983. Artificial propagation of white sturgeon, *Acipenser transmontanus* Richardson. *Aquaculture*, 32, 93-104.
- ELIE P., ROCHARD E., TAVERNY C., 1997. Détermination actuelle des zones de frayères - synthèse des connaissances et perspectives. In Restauration de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*, Rapport final du contrat Life n°B4-3200/94/754 - Cemagref, Département Gestion des Milieux Aquatiques, Unité Ressources Aquatiques Continentales, Bordeaux, 129-171, Etude Cemagref n°9, 190 p.
- GENDRON M., 1988. Rivière des Prairies, suivi de l'aménagement du haut-fond, résultats printemps 1988 et synthèse 1982-1988. Groupe de Recherche Seeeq Ltée., 95 p.
- GISBERT E., WILLIOT P., 1997. Larval behaviour and effect of the timing of initial feeding on growth and survival of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) larvae under small scale hatchery production. *Aquaculture*, 156, 63-76.
- HOLCIK J., KINZELBACH R., SOKOLOV L., VASILEV V., 1989. *Acipenser sturio* Linnaeus, 1758, 367-394. In The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1, Part II : General introduction to fishes - Acipenseriformes, Holcik ed., 76-117, Aula-Verlag Wiesbaden, 469 p.
- JEGO S., GAZEAU C., ROCHARD E., ELIE P., 1997. Etat actuel des zones de frayères - proposition d'actions de protection et de réhabilitation, 175-269. In Restauration de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*, Rapport final du contrat Life n°B4-3200/94/754 - Cemagref Département Gestion des Milieux Aquatiques, Unité Ressources Aquatiques Continentales, Bordeaux, 175-269, Etude Cemagref n°24, 381 p.
- KASUMYAN A., KAZHLAYEV A., 1993a. Formation of searching behavioral reaction and olfactory sensitivity to food chemical signals during ontogeny of sturgeons (*Acipenseridae*). *J. Ichthyol.*, 33, 51- 65.
- KASUMYAN A., KAZHLAYEV A., 1993b. Behavioral responses of early juveniles of Siberian sturgeon, *Acipenser baeri*, and stellate sturgeon, *A. stellatus* (*Acipenseridae*), to gustatory stimulating substances. *J. Ichthyol.*, 33, 85-97.
- KEMPINGER J., 1988. Spawning and the early life history of lake sturgeon in the lake Winnebago system, Wisconsin. *Trans. Am. Fish. Soc. Symp.*, 5, 110-122.
- KEMPINGER J., 1996. Habitat, growth, and food of young lake sturgeons in the lake Winnebago system, Wisconsin. *North Am. J. Fish. Manag.*, 16, 102-114.

- KHAKIMULLIN A., 1987. Oxygen preferendum (preferred oxygen regime) of hatchery young of the Siberian sturgeon, *Acipenser baeri*. *J. Ichthyol.*, 27, 111-115.
- KHOLHORST D., 1976. Sturgeon spawning in the Sacramento river in 1973, as determined by distribution of larvae. *Calif. Fish and Game*, 62, 32-40.
- KIEFFER M., KINARD B., 1996. Spawning of the shortnose sturgeon in the Merrimack River, Massachusetts. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 125, 179-186.
- LA HAYE M., FORTIN R., 1990. Caractérisation de l'habitat de frai et de l'habitat des juvéniles de l'esturgeon jaune (*Acipenser fulvescens*) dans la région de Montréal. Université du Québec, Montréal, Département des Sciences Biologiques, 81 p.
- LA HAYE M., BRANCHAUD A., GENDRON M., VERDON R., FORTIN R., 1992. Reproduction, early life history, and characteristics of the spawning grounds of the lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) in Des Prairies and l'Assomption Rivers near Montréal, Quebec. *Can. J. Zool.*, 70, 1681-1689.
- LAMONTAGNE D., GILBERT L., 1990. Etude des frayères de la rivière St Maurice en aval de la centrale de la Gabelle. G.D.G. Environnement Ltée, Hydro-Québec, 111 p.
- LECLERC P., 1987. Localisation d'une frayère à esturgeon jaune (*Acipenser fulvescens*) dans la rivière de l'Assomption entre Joliette et l'embouchure de la rivière Ouareau. Min. Loisir Chasse et Pêche, Québec, Direction de la Faune Aquatique, 22 p.
- MAGNIN E., 1962. Recherches sur la systématique et la biologie des Acipenseridés. *Ann. Sta. Centr. Hydrobiol. Appl., Paris*, 9, 7-242.
- MARCHANT S., SHUTTERS M., 1996. Artificial substrates collect gulf sturgeon eggs. *North Am. J. Fish. Manag.*, 16, 445-447.
- Mc CABE G., TRACY C., 1994. Spawning and early life history of white sturgeon *Acipenser transmontanus*, in the lower Columbia River. *Fish. Bull.*, 92, 760-772.
- MILLER M., 1987. Feeding in white sturgeon *Acipenser transmontanus* : ontogeny, functional morphology and behavior. Master of Science Thesis, Université de Washington, 81 p.
- PARSLEY M., BECKMAN L., Mc CABE G., 1993. Spawning and rearing habitat use by white sturgeons in the Columbia River downstream from McNary dam. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 122, 217-227.
- PAVLOV D., SBIKIN Y., POPOVA I., 1970. Role of sense organs in the nutrition of juvenile sturgeons. *Zool. Zhurn.*, 49, 872-880. (En russe).
- PIROGOVSKII M., SOKOLOV L., VASIL'EV V., 1989. *Huso huso* (Linnaeus, 1758). In The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1, Part II : General introduction to fishes - Acipenseriformes, Holcik ed., 156-200, Aula-Verlag Wiesbaden, 469 p.
- PROVOST J., FORTIN R., PATENAUDE G., PICOTTE J., HAZEL P.P., 1982. Localisation des frayères et utilisation des hauts-fonds par la faune ichtyenne, sur le site de la rivière des Prairies. Université du Québec, Montréal, Département des Sciences Biologiques, 90 p.
- RICHMOND A., KINARD B., 1995. Ontogenetic behavior of shortnose sturgeon, *Acipenser brevirostrum*. *Copeia*, 1, 172-182.
- ROCHARD E., CASTELNAUD G., LEPAGE M., 1991. Sturgeons (*Pisces : Acipenseridae*) ; threats and prospects. *J. Fish Biol.*, 37 suppl. A, 123-132.
- ROCHARD E., LEPAGE M., GAZEAU C., 1997a. Visualisation des zones estuariennes fréquentées par des juvéniles d'esturgeon, compréhension des migrations. In Restauration de l'esturgeon européen *Acipenser sturio*, Rapport final du contrat Life n°B4-3200/94/754 - Cemagref Département Gestion des Milieux Aquatiques, Unité Ressources Aquatiques Continentales, Bordeaux, 295-348, Etude Cemagref n°24, 381 p.
- ROCHARD E., LEPAGE M., MEAUZÉ L., 1997b. Identification de l'aire de répartition marine de l'esturgeon européen *Acipenser sturio* à partir des déclarations de captures. *Aquat. Living Resour.*, 10, 101-109.

- ROSS R., BENNETT R., 1997. Comparative behaviour and dietary effects in early life phases of American sturgeons. *Fish. Manag. Ecol.*, 4, 17-30.
- SBIKIN Y., KHOMENKOV A., 1980. Effect of the ground character and current on the behaviour of Acipenserid fry in the experiment. *Zool. Zhurn.*, 59, 1661-1670. (En russe).
- SBIKIN Y., 1981. The optomotor reaction and some characteristics of the vision of young sturgeon. *J. Ichthyol.*, 21, 167-171.
- SBIKIN Y., BIBIKOV N., 1988. The reaction of juvenile sturgeons to elements of bottom topography. *J. Ichthyol.*, 28, 155-160.
- SHUBINA T., POPOVA A., VASIL'EV V., 1989. *Acipenser stellatus* Pallas, 1771. In The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1, Part II : General introduction to fishes - Acipenseriformes, Holcik ed., 395-443, Aula-Verlag Wiesbaden, 469 p.
- SNYDER D., 1988. Description and identification of shortnose and Atlantic sturgeon larvae. *Am. Fish. Soc. symp.*, 5, 7-30.
- SOKOLOV L., VASIL'EV V., 1989a. *Acipenser ruthenus* Linnaeus, 1758. In The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1, Part II : General introduction to fishes - Acipenseriformes, Holcik ed., 227-262, Aula-Verlag Wiesbaden, 469 p.
- SOKOLOV L., VASIL'EV V., 1989b. *Acipenser baeri* Brandt, 1869. In The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1, Part II : General introduction to fishes - Acipenseriformes, Holcik ed., 263-284, Aula-Verlag Wiesbaden, 469 p.
- TAUBERT B., DADSWELL M., 1980. Description of some larval shortnose sturgeon (*Acipenser brevirostrum*) from the holyoke pool, Connecticut River, Massachusetts, USA, and the Saint John River, New Brunswick, Canada. *Can. J. Zool.*, 58, 1125-1128.
- VLASENKO A., 1974. Au sujet des frayères artificielles du fleuve Kuban. *Travaux du VNIRO*, 102, 29 p.
- VLASENKO A., PAVLOV A., VASIL'EV V., 1989. *Acipenser gueldenstaedti* Brandt, 1833. In The Freshwater Fishes of Europe, Vol. 1, Part II : General introduction to fishes - Acipenseriformes, Holcik ed., 294-344, Aula-Verlag Wiesbaden, 469 p.
- WANG Y., BINKOWSKI F., DOROSHOV S., 1985. Effect of temperature on early development of white and lake sturgeon, *Acipenser transmontanus* and *A. fulvescens*. In North American Sturgeons, Binkowski and Doroshov eds, 43-50, Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 163 p.
- WANG Y., BUDDINGTON R., DOROSHOV S., 1987. Influence of temperature on yolk utilization by the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *J. Fish Biol.*, 30, 263-271.