PREMIERS ÉLÉMENTS DE CARACTÉRISATION GÉNÉTIQUE DE L'ALOSE DU RHÔNE (*ALOSA FALLAX RHODANENSIS* ROULE, 1924).

M. LE CORRE (1-2), D. LINHARES (3-4), F. CASTRO (3-4), P. ALEXANDRINO (3-4),
R. SABATIÉ (1-2), J.L. BAGLINIERE (1)

-
- (1) INRA, Laboratoire d'Ecologie Aquatique, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France.
 - (2) ENSAR, Laboratoire d'Halieutique, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cedex, France.
 - (3) CECA, ICETA, Université de Porto, Campus Agrario de Vairao, R. Monte-Crasto, 4480 Vila do Conde, Portugal.
 - (4) Département de Zoologie et Anthropologie, Faculté des Sciences, Université de Porto, Pr. Gomez Teixeira, 4000 Porto, Portugal.

RÉSUMÉ

La systématique des deux espèces du genre *Alosa* (*A. alosa* Linné, 1758 -grande alose- et *A. fallax* Lacépède, 1803 -alose feinte-) colonisant l'Atlantique-est et la Méditerranée reste encore confuse en l'absence de caractérisation génétique. En particulier, six sous-espèces ont été reconnues chez l'alose feinte uniquement à partir de critères morphométriques et méristiques. Parmi ces sous-espèces, l'une d'entre elles (*Alosa fallax rhodanensis* Roule, 1924 -alose du Rhône-) est inféodée au bassin méditerranéen français et notamment au fleuve Rhône. Les critères morphométriques et méristiques de ce taxon le rattachent sans équivoque à *A. fallax*. Cependant, son gabarit moyen et certaines de ses caractéristiques écologiques le rapprochent fortement d'*A. alosa*. Ainsi, pour connaître la véritable identité de l'alose du Rhône, une première caractérisation génétique a été entreprise à l'aide d'une analyse électrophorétique des protéines du foie (gel d'amidon) et du sang (isoélectrofocalisation) prélevées sur des échantillons d'adultes.

Dans un premier temps, deux des loci les plus performants pour différencier les deux aloses atlantiques (MPI, Mannose Phosphate Isomérase et HBA, chaîne α de l'Hémoglobine) ont été utilisés. L'observation des fréquences alléliques montre que l'alose du Rhône semble appartenir à l'espèce *A. fallax*. Dans un deuxième temps, un troisième locus (ADH, Alcool Déshydrogénase) a été utilisé car il a été reconnu comme permettant de discriminer les populations d'alose feinte du Portugal. L'expression de sa fréquence allélique montre que la population du Rhône resterait proche de celle des fleuves du nord du Portugal.

Ces premiers résultats sont discutés en fonction des récentes études génétiques réalisées sur les aloses de l'Atlantique. Elles montrent que, compte tenu du caractère particulier de ce taxon, sa caractérisation génétique doit être complétée et approfondie.

Mots-clés : alose feinte, polymorphisme enzymatique, adulte, fleuve, Rhône.

PRELIMINARY DATA ON THE GENETIC CHARACTERIZATION OF TWAITE SHAD (*ALOSA FALLAX RHODANENSIS* ROULE, 1924) POPULATION IN THE RIVER RHONE.

ABSTRACT

Two species of the genus *Alosa* (*A. alosa* Linné, 1758 -allis shad- and *A. fallax* Lacépède, 1803 -twaité shad-) colonized the East Atlantic and the Mediterranean Sea. Their systematics is still confused without genetic characterization. Indeed, six subspecies of *A. fallax* are actually identified only on the basis of morphometric and meristic characters. One of these subspecies (*A. fallax rhodanensis* Roule, 1924) is endemic of the Rhone River. Although this taxon has the same morphometric and meristic characters as *A. fallax*, it is closer to *A. alosa* for the size and the ecological features. So a genetic study, with electrophoretic analysis of liver (electrophoresis in starch gel) and blood (isoelectric focusing in polyacrylamid gel) proteins, has been carried out to elucidate the taxonomic status of this population.

We used two of the most discriminating loci between the two Atlantic shad species : MPI (Mannose Phospho Isomerase) and HBA (α haemoglobin chain). Allelic frequency puts in conspicuous the appartenance of *A. fallax rhodanensis* to the taxon *A. fallax*. Then, we used a locus known to discriminate the populations of *A. fallax* in Atlantic (ADH : Alcohol Deshydrogenase). Through ADH allelic frequency, twaité shad from the Rhone River is close to populations of the north of Portugal.

Results are discussed according to recent genetic studies made on Atlantic shads. They showed that further information had to be regarded on the genetic characteristics of this allis shad in relation to its particular status.

Key-words : twaité shad, enzyme polymorphism, adult, river, Rhone River.

INTRODUCTION

La systématique des deux espèces du genre *Alosa* (*A. alosa*, la grande alose et *A. fallax*, l'alse feinte) colonisant l'Atlantique-est et la Méditerranée demeure assez confuse. En particulier, chez les aloses feintes, six sous-espèces ont été reconnues jusqu'à présent uniquement à partir de critères morphométriques et méristiques (QUIGNARD et KARTAS, 1977). Parmi tous ces critères, le nombre de branchiospines sur le premier arc branchial reste le plus performant pour l'identification (MENNESSON-BOISNEAU et BOISNEAU, 1990 ; TAVERNY, 1991 ; SABATIE, 1993 ; ALEXANDRINO, 1996). Ainsi, la grande alose possède en moyenne 90 à 155 branchiospines (QUIGNARD et DOUCHEMENT, 1991a), les aloses feintes de l'Atlantique 40 à 50 (QUIGNARD et DOUCHEMENT, 1991b) et pour celles de la Méditerranée, cette valeur peut varier de 28 à 60 en fonction des sous-espèces considérées (KARTAS, 1991).

Parmi ces sous-espèces, il en existe une inféodée à la partie nord-est et occidentale de la Méditerranée, l'alse feinte du Rhône (*Alosa fallax rhodanensis*, Roule 1924) (QUIGNARD et KARTAS, 1977). Ce taxon a toujours posé un certain nombre de difficultés quant à sa position systématique. En effet, ROULE (1924) le considérait comme une espèce à part entière, tandis que QUIGNARD et KARTAS (1977) l'ont identifié comme une sous-espèce d'*A. fallax*. Actuellement, c'est cette nomenclature qui est le plus souvent reprise (QUIGNARD et DOUCHEMENT, 1991c). Pourtant, WHITEHEAD (1985), dans sa classification FAO du genre *Alosa*, ne reconnaît que deux sous-espèces : *A. fallax fallax* présente dans l'Atlantique et *A. fallax nilotica* colonisant le pourtour du bassin

méditerranéen. De même plus récemment, BIANCO (1995) émettait des réserves quant à l'identification de l'alose du Rhône comme sous-espèce méditerranéenne. Ces changements et ces incertitudes quant à la position de ce taxon proviennent, en fait, de ses caractéristiques biologiques. En effet, les critères méristiques le rattachent sans ambiguïté à l'espèce *A. fallax* alors que ces paramètres biologiques (grande taille, longue distance de migration en eau douce avant la mise en place de barrages (HOESTLANDT, 1958)) le rapprochent très fortement d'*A. alosa* (LE CORRE *et al.*, 1997).

A cette position taxonomique confuse s'ajoute l'incertitude quant à la présence de grandes aloses sur le bassin du Rhône. La majorité des auteurs s'accordait à considérer sa présence comme très douteuse (ROULE, 1924 ; GALLOIS, 1946 ; HOESTLANDT, 1958). Mais HOESTLANDT (1958) a effectué en 1948 un transfert d'*A. alosa* de la Dordogne vers le Rhône. Ce transfert d'individus de grandes aloses, que l'auteur considère comme réussi bien qu'aucun suivi n'ait été effectué, a pu modifier la situation sur le Rhône. Ainsi DOUCHEMENT (1981) a identifié, à partir de critères méristiques, trois groupes taxonomiques sur le Rhône : la grande alose, bien que leur nombre de branchiospines soit nettement inférieur à ce qui est habituellement décrit pour cette espèce (en moyenne 70), l'alose du Rhône (*A. fallax rhodanensis*) et son hybride avec *A. alosa* présentant un nombre de branchiospines intermédiaire entre celui compté pour chacune de ces deux espèces.

Afin de clarifier la situation taxonomique de l'alose du Rhône, nous avons entrepris une première caractérisation génétique à partir d'électrophorèse de protéines du foie et du sang. Cette étude s'inscrit dans un programme plus large qui a débuté en 1995 ayant pour but d'améliorer l'état des connaissances écologiques et biologiques de ce taxon. Cette première étude génétique prend en compte trois loci : celui de la Mannose Phosphate Isomérase (MPI) et celui de la chaîne α de l'Hémoglobine (HBA) qui permettent de discriminer les deux espèces du genre *Alosa*, puis celui de l'Alcool Déshydrogénase (ADH) qui permet de séparer les populations d'alose feinte (ALEXANDRINO, 1996). Ces premiers éléments de caractérisation génétique sont ensuite comparés à ceux obtenus sur les populations de grandes aloses et d'alouses feintes de quelques fleuves atlantiques (ALEXANDRINO, 1996).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Récolte des échantillons

Un échantillon d'alouses du Rhône a été récolté par pêche au filet à l'aval immédiat du barrage de Vallabrègues situé à environ 60 km de la mer (Bouches-du-Rhône, France). Les pêches se sont déroulées sur toute la période de migration, entre le mois de mars et le mois de mai 1997 et 45 individus (dont 22 mâles et 23 femelles) ont été capturés.

Chaque individu a été sexé, mesuré, pesé, et a fait l'objet de comptages méristiques en particulier le nombre de branchiospines sur le premier arc branchial gauche.

Sur tous les individus capturés, des échantillons de sang et de foie ont été prélevés. Pour le sang, la séparation entre érythrocytes et plasma a été réalisée immédiatement après prélèvement par centrifugation (3000 tr/min pendant 15 minutes). Ces échantillons ont été conservés à -80°C avant d'être analysés.

Techniques électrophorétiques

- MPI (Mannose Phosphate Isomérase) et ADH (Alcool Déshydrogénase) : l'analyse de ces loci a été effectuée à partir d'échantillon de foie à l'aide d'électrophorèses sur gel d'amidon selon la méthode décrite par ALEXANDRINO (1996).

- HBA (chaîne α de l'Hémoglobine) : l'analyse de ce locus a été faite sur les érythrocytes par une technique d'isoélectrofocalisation sur gel de polyacrilamide selon la méthode décrite par ALEXANDRINO (1996).

Traitement des données

La distribution du nombre de branchiospines a été étudiée afin de repérer, le cas échéant, plusieurs groupes d'individus dans la population échantillonnée (logiciel SYSTAT).

Les trois loci étudiés sont dialléliques. Ainsi, le locus MPI peut être sous la forme MPI*1 ou MPI*2, le locus HBA sous celle HBA*S ou HBA*F et le locus ADH sous celle ADH*1 ou ADH*2.

Les fréquences alléliques, les valeurs des taux d'hétérozygotie des populations et les distances génétiques ont été calculées suivant les critères de NEI (1973 et 1975) avec le logiciel BIOSYS.

La diversité génétique totale (H^T) a été décomposée en trois fractions :

- G_P : part de la diversité imputable à la variation entre individus au sein des populations,
- G_{PS} : part de la diversité imputable à la variation entre les populations au sein des espèces,
- G_{ST} : part de la diversité imputable à la variation entre les espèces au sein du groupe étudié.

Les résultats obtenus sur l'échantillon rhodanien ont été comparés avec ceux obtenus pour les populations d'*A. alosa* de la Garonne, du Lima et du Mondego et d'*A. fallax* du Lima, du Mondego, du Tage, du Mira et du Guadiana (ALEXANDRINO, 1996).

RÉSULTATS

Distribution du nombre de branchiospines

La distribution du nombre de branchiospines ne fait apparaître qu'un seul groupe (Figure 1) dont le nombre moyen de branchiospines est 37,96 (écart type : 1,66).

Figure 1

Distribution du nombre de branchiospines des aloses échantillonnées sur le Rhône.

Figure 1

Distribution of individual gillraker number in shad samples from the Rhone River.

Fréquence phénotypique de la population d'aloise du Rhône

L'analyse des fréquences phénotypiques de l'échantillon rhodanien montre que les loci MPI et ADH sont monomorphes, tous les individus sont donc homozygotes pour ces deux loci (Tableau I).

Un individu hétérozygote (FS) est mis en évidence par l'analyse du locus HBA pour lequel les valeurs observées correspondent aux valeurs théoriques. Cependant, l'effectif de la classe représentant l'allèle rare est trop faible pour que l'écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg soit testé (Tableau I).

La population du Rhône a donc un pourcentage de loci polymorphes de 33,3 % au critère 0,99 (c'est-à-dire que la fréquence de l'allèle le plus commun n'excède pas 0,99) et de 0 % au critère 0,95.

Tableau I

Effectif des différents phénotypes observés (n obs.) et calculés (n th.) rencontrés dans l'échantillon d'aloses capturées sur le Rhône.

Table I

Observed (n obs.) and expected (n th.) phenotypic distributions in shad sample caught in the Rhone River.

Loci	MPI			HBA			ADH		
phénotype	11	12	22	SS	SF	FF	11	12	22
n obs.	42	0	0	44	1	0	40	0	0
n th.				44	1	0			

Fréquence allélique

Les fréquences alléliques calculées sur les loci MPI et HBA pour les différentes populations d'aloise feinte et de grande aloise montrent que la population d'aloise du Rhône est génétiquement plus proche d'*A. fallax* que d'*A. alosa*. En effet, pour le locus MPI, l'allèle le plus fréquent chez *A. fallax* : MPI*1 (fréquence variant de 0,646 à 0,857 en fonction des populations) est fixé chez la population rhodanienne alors qu'il est très rare (fréquence = 0,098) ou absent chez *A. alosa* (Figure 2a).

De la même manière, l'allèle HBA*S est largement majoritaire chez la population rhodanienne (0,989) et les populations d'aloise feinte du Portugal (fréquence variant de 0,850 à 1,000) alors qu'il est rare chez les populations de grande aloise (fréquence variant de 0,000 à 0,150) (Figure 2b).

En ce qui concerne le locus ADH, l'allèle ADH*1 est fixé pour les trois populations de grande aloise prises en compte, pour la population rhodanienne et pour la population d'aloise feinte du Lima. Dans les autres populations d'aloise feinte, ce locus est polymorphe et la fréquence de l'allèle ADH*1 varie de 0,205 à 0,706 (Figure 2c).

Figure 2

Fréquences alléliques des loci MPI (2a), HBA (2b) et ADH (2c) pour toutes les populations d'alse prises en compte.

Figure 2

Allelic frequencies of MPI (2a), HBA (2b) and ADH (2c) loci in different shad populations taken into account.

La diversité génétique

Deux groupes de loci se distinguent. Le premier est formé par HBA et MPI, où la plus grande partie de la diversité génétique provient de la différence entre les espèces (G_{ST} variant de 56,3 % à 78,2 %). Le second est représenté uniquement par le locus ADH, dans ce cas la part de diversité due à la différence entre espèces est faible (G_{ST} de 25,4 %) alors que la fraction de la variation due aux différences entre populations (G_{PS} de 25,7 %) est de l'ordre de 10 fois supérieure à ce qu'elle représente pour les autres loci (G_{PS} variant de 1,7 à 2,5 %) (Tableau II).

Tableau II

Diversité génétique absolue (H_T) et relative (G) (NEI, 1975) des populations d'aloise étudiées.

Table II

Absolute (H_T) and relative (G) genetic diversity (NEI, 1975) for the studied shad populations.

	Diversité génétique totale (H_T)	Diversité relative (%)		
		intrapopulation (G_p)	interpopulation et intraspécifique (G_{ps})	interspécifique (G_{st})
MPI	0,495	41,2 %	2,5 %	56,3 %
HBA	0,452	20,1 %	1,7 %	78,2 %
ADH	0,378	48,9 %	25,7 %	25,4 %
moyenne (3 loci)	0,442	36,7 %	10 %	53,3 %

Distance génétique

Les distances génétiques basées sur ces trois loci montrent que la population d'aloise du Rhône est plus proche des aloses feintes que des grandes aloses. Ainsi, la distance génétique moyenne entre les grandes aloses et la population rhodanienne est de 0,974, alors qu'elle n'est que de 0,138 entre cette population et les autres populations d'aloise feinte (Tableau III).

De plus, les aloses du Rhône sont les plus proches des populations d'aloises feintes du nord du Portugal en particulier du Lima (distance génétique de 0,044) et dans une moindre mesure du Mondego (distance génétique de 0,051) que des autres populations (Tableau III).

Tableau III

Distances génétiques (NEI, 1972) entre les différentes populations d'aloise étudiées (a. : *A. alosa*, f. : *A. fallax*, Garon. : Garonne, Lima : Lima, Mond. : Mondego, Rhône : Rhône, Tage : Tage, Guad. : Guadiana).

Table III

Genetic distances (NEI, 1972) between different shad populations (a. : *A. alosa*, f. : *A. fallax*, Garon. : Garonne River, Lima : Lima River, Mond. : Mondego River, Rhône : Rhone River, Tage : Tage River, Guad. : Guadiana River).

	a. Garon.	a. Lima	a. Mond.	f. Rhône	f. Lima	f. Mond.	f. Tage	f. Mira	f. Guad.
a. Garon.	-----								
a. Lima	0,011	-----							
a. Mond.	0,005	0,003	-----						
f. Rhône	0,904	0,972	1,046	-----					
f. Lima	0,483	0,562	0,582	0,044	-----				
f. Mond.	0,636	0,705	0,742	0,051	0,042	-----			
f. Tage	1,375	1,561	1,610	0,301	0,330	0,134	-----		
f. Mira	1,429	1,599	1,186	0,198	0,254	0,090	0,011	-----	
f. Guad.	1,188	1,317	1,394	0,097	0,146	0,038	0,048	0,016	-----

DISCUSSION – CONCLUSION

La distribution du nombre de branchiospines et sa valeur moyenne obtenues à partir de l'échantillon d'aloise du Rhône ne font apparaître qu'un seul groupe d'individus que l'on peut rattacher à l'espèce *A. fallax*. Ces résultats sont en accord avec les observations faites à la suite de l'étude morphométrique et méristique de près de 2 000 aloses du Rhône (LE CORRE *et al.*, 1997). De plus l'analyse des fréquences alléliques pour les loci MPI et HBA montre clairement que les aloses du Rhône appartiennent au groupe des *A. fallax*.

Cependant, la présence d'un individu hétérozygote (FS) pour le locus HBA conduit à émettre deux hypothèses. En effet, chez les *A. fallax*, le locus HBA peut être diallélique avec un allèle rare (F) que l'on rencontre à une fréquence très faible chez de nombreuses populations (Lima, Mondego, Tage et Rhône) ou à une fréquence nulle chez les populations dont l'histoire (effet fondateur ou « bottle neck » par exemple) a entraîné la fixation de l'allèle le plus commun (Mira et Guadiana). Mais il est également possible qu'à l'origine, le locus HBA ait été monomorphe (S) chez *A. fallax rhodanensis*. L'introduction d'*A. alosa* (F fixé) par HOESTLANDT (1958) aurait alors permis l'apparition d'hybrides fertiles pouvant avoir des conséquences néfastes sur la préservation du patrimoine génétique originel. L'existence d'hybrides entre les deux espèces du genre *Alosa* est bien connue et se retrouve dans de nombreux bassins où elles sont en sympatrie (MENNESSON-BOISNEAU et BOISNEAU, 1990 ; ALEXANDRINO, 1996 ; ALEXANDRINO *et al.*, 1996 ; SABATIE, 1993). Ces hybrides de première génération (F1), en se reproduisant avec des *A. fallax rhodanensis*, auraient permis à l'allèle F de se propager au sein des aloses du Rhône. Dans le cas où cette dernière hypothèse serait la bonne, la fréquence de l'allèle F doit diminuer au cours du temps en l'absence de nouvel apport extérieur, à moins qu'il ne donne un avantage (meilleur « fitness ») aux individus qui en sont porteurs.

Les distances génétiques calculées font apparaître que les populations les plus proches des aloses du Rhône sont celles du nord du Portugal (Lima et Mondego). Ce rapprochement provient certainement des fréquences alléliques proches du locus ADH pour ces populations. Or, le locus ADH qui est le plus approprié pour discriminer des populations (ALEXANDRINO, 1996) semble mettre en évidence l'existence d'un gradient Nord/Sud dans les fréquences alléliques des différentes populations prises en compte dans cette étude. En effet, pour les populations les plus au nord (*A. alosa* de la Garonne, du Lima, et du Mondego et les *A. fallax* du Rhône et du Lima) l'allèle ADH*1 est fixé alors que les populations plus méridionales sont polymorphes avec une tendance à l'augmentation de la fréquence de l'allèle ADH*2 quand on va vers le sud. En fait, les fréquences des différents allèles de ce locus apparaîtraient plus comme le résultat de l'action de facteurs environnementaux que reliées à l'histoire phylogénétique des taxons.

L'existence d'un seul groupe d'individus (*A. fallax rhodanensis*) identifié à partir de caractères méristiques et génétiques va à l'encontre de la situation rencontrée par DOUCHEMENT (1981) dans les années 1970. Il est en effet probable que les grandes aloses de la Dordogne introduites en 1948 sur le Rhône (HOESTLANDT, 1958) ne se soient pas maintenues très longtemps. Même si la présence d'un individu hétérozygote pour le locus HBA ne permet pas d'écarter totalement l'hypothèse d'une hybridation ancienne entre des grandes aloses et les aloses feintes du Rhône.

Cette première étude sur trois loci nous a permis de mettre en évidence l'appartenance génétique d'*A. fallax rhodanensis* au taxon *A. fallax*. La poursuite de ce travail, et en particulier la prise en compte d'autres loci, est maintenant nécessaire afin de confirmer ce résultat et d'appréhender plus finement les variations entre les différentes

populations d'aloise feinte sur leur aire de répartition, ainsi que de déterminer si le rang de sous-espèce doit être attribué aux aloses du Rhône ou si ce n'est qu'une population d'*Alosa fallax* parmi d'autres.

L'étude génétique doit donc être étendue à d'autres populations. En particulier à celles des côtes anglaises, de l'ouest de la France (Charente, Bretagne, Normandie) et du Maroc pour cerner toute l'aire atlantique de répartition. Ainsi qu'aux populations des fleuves situés à l'ouest de la Méditerranée tels que l'Aude en France ou l'Ebre en Espagne et aux populations italiennes aussi bien fluviales que lacustres. En effet, pour ces populations, des données relatives aux fréquences alléliques de nombreux loci seraient indispensables pour améliorer l'état des connaissances génétiques de ces deux espèces et pour appréhender les évolutions entre les populations méditerranéennes et atlantiques. Il faudrait également pouvoir étudier les conditions environnementales (la température par exemple) des différents fleuves où sont présentes des populations d'aloises car ces facteurs pourraient jouer un rôle sur les fréquences alléliques du locus ADH.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRINO P., 1996. Estudo de populações de savel (*Alosa alosa* L.) e savelha (*Alosa fallax*, Lacépède). Análise da diferenciação interspecífica, subestruturação e hibridação. Thèse de Doctorat, Université de Porto, 180 p.
- ALEXANDRINO P., FERRAND N., ROCHA J., 1996. Genetic polymorphism of a haemoglobin chain and adenosine deaminase in European shads : evidence for the existence of two distinct genetic entities with natural hybridization. *Journal of Fish Biology*, **48**, 447-456.
- BIANCO P.G., 1995. Mediterranean endemic freshwater fishes of Italy. *Biol. Conserv.*, **72**, 159-170.
- DOUCHEMENT C., 1981. Les aloses des fleuves français, *Alosa fallax* Lacépède, 1803 et *Alosa alosa* Linné, 1758. Biométrie, Ecobiologie, Autonomie des populations. Thèse de 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 377 p.
- GALLOIS C., 1946. L'aloise du Rhône. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **141**, 162-176.
- HOESTLANDT H., 1958. Reproduction de l'aloise atlantique (*Alosa alosa* Linné) et transfert au bassin méditerranéen. *Verhandlungen, Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **13**, 736-742.
- KARTAS, 1991. *Alosa fallax algeriensis* (Regan, 1916). In HOESTLANDT H. (ed.), The freshwater fishes of Europe, vol. 2, *Clupeidae, Anguillidae*, Aula-Verlag, Wiesbaden, 448 p.
- LE CORRE M., BAGLINIERE J.L., SABATIE R., MENELLA J.Y., PONT D., 1997. Données récentes sur les caractéristiques morphométriques et biologiques de la population d'Aloise feinte du Rhône (*Alosa fallax rhodanensis* Roule, 1924). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **346**, 527-545.
- MENNESSON-BOISNEAU C., BOISNEAU P., 1990. Recherches sur les aloses du bassin de la Loire : Migration, Répartition, Reproduction, Caractéristiques biologiques et taxonomiques des aloses (*Alosa* sp.). Thèse de Doctorat (document de synthèse), Université de Rennes et de Paris-Val-de-Marne, 143 p.
- NEI M., 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.*, **106**, 283-292.
- NEI M., 1973. Analysis of genes diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **70**, 3321-3323.
- NEI M., 1975. Molecular population genetics and evolution. North-Holland.

- QUIGNARD J.P., DOUCHEMENT C., 1991a. *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758). In HOESTLANDT H. (ed.), The freshwater fishes of Europe, vol. 2, *Clupeidae*, *Anguillidae*, Aula-Verlag, Wiesbaden, 448 p.
- QUIGNARD J.P., DOUCHEMENT C., 1991b. *Alosa fallax fallax* (Lacépède, 1803). In HOESTLANDT H. (ed.), The freshwater fishes of Europe, vol. 2, *Clupeidae*, *Anguillidae*, Aula-Verlag, Wiesbaden, 448 p.
- QUIGNARD J.P., DOUCHEMENT C., 1991c. *Alosa fallax rhodanensis* (Lacépède, 1803). In HOESTLANDT H. (ed.), The freshwater fishes of Europe, vol. 2, *Clupeidae*, *Anguillidae*, Aula-Verlag, Wiesbaden, 448 p.
- QUIGNARD J.P., KARTAS F., 1977. Les aloses feintes, *Alosa fallax* (Lacépède, 1803), poissons clupéiformes de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée : Etude des caractères numériques. *Bull. MNHN*, 3^{ème} série, 501, 1241-1256.
- ROULE L., 1924. Les aloses des eaux douces de France. *Bull. Soc. Zool. France*, 49, 265-266.
- SABATIE M.R., 1993. Recherches sur la biologie et l'écologie des aloses au Maroc (*Alosa alosa*, Linné, 1758 et *Alosa fallax* Lacépède, 1803) : Exploitation et taxonomie des populations atlantiques, Bioécologie des aloses de l'Oued Sébou. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 326 p.
- TAVERNY C., 1991. Contribution à la connaissance de la dynamique de populations d'aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax*) dans le système fluvio-estuarien de la Gironde : Pêche, Biologie, Ecologie. Thèse Université de Bordeaux I, 451 p.
- WHITEHEAD P.J.P., 1985. FAO species catalogue. 7 : Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the Herrings, Sardines, Pilchards, Sprats, Anchovies and Wolf-Herrings. Part 1 : Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae. *FAO Fisheries Synopsis*, 125, 7, Part 1, 303 p.