

RÉGIME ALIMENTAIRE DE LA GRANDE ALOSE *ALOSA ALOSA* (LINNÉ, 1766) ET DE L'ALOSE FEINTE *ALOSA FALLAX* (LACÉPÈDE, 1803) DANS LE GOLFE DE GASCOGNE.

C. TAVERNY (1), P. ELIE (1)

(1) Cemagref, Centre de Bordeaux, Unité de Recherche Ressources Aquatiques Continentales, 50 avenue de Verdun, 33612 CESTAS Cedex, France.

Reçu le 31 juillet 2000
Accepté le 17 janvier 2001

Received 31 July, 2000
Accepted 17 January, 2001

RÉSUMÉ

L'examen de contenus stomacaux de 193 spécimens d'*Alosa alosa* (longueur totale Lt 181 à 538 mm / 2 à 4 ans) et de 175 d'*Alosa fallax* (Lt 204 à 486 mm / 2 à 6 ans) pêchés au niveau du plateau continental océanique français de l'Atlantique Ouest montre que les aloses sont en mer des prédateurs sélectifs d'espèces essentiellement pélagiques. *A. alosa* est à dominante zooplanctonophage. Les euphausiacés sont la composante alimentaire principale avec les copépodes, dans une moindre part. Les poissons avec l'anchois et le sprat (*Engraulis encrasicolus* et *Sprattus sprattus*) restent des proies accidentelles toute l'année. *A. fallax* est nettement plus piscivore. L'anchois constitue sa proie préférentielle tout au long de l'année. Les euphausiacés, mieux représentés dans le bol alimentaire au moment du printemps, restent des proies secondaires. La saison d'alimentation la moins intense se situe en été chez les deux espèces, période où l'embonpoint des aloses chute. L'activité alimentaire de l'alose feinte montre une augmentation durant les 4 à 8 heures qui suivent le lever du soleil.

Mots-clés : régime alimentaire, comportement alimentaire, mer, *Alosa alosa*, *Alosa fallax*.

FEEDING HABITS OF ALLIS SHAD *ALOSA ALOSA* (LINNÉ, 1766) AND TWAITE SHAD *ALOSA FALLAX* (LACÉPÈDE, 1803) IN THE BAY OF BISCAY.

ABSTRACT

Stomach contents of 193 *Alosa alosa* (181-538 mm total length TL ; 2-4 years old) and 175 *Alosa fallax* (204-486 mm TL ; 2-6 years old) caught throughout the French continental shelf area of the Atlantic ocean show that shads mainly select pelagic preys. *A. alosa* is zooplanktonophagous species. The major prey items are euphausiacea ; copepoda are an additional prey. Fish, anchovies and sprats (*Engraulis encrasicolus* - *Sprattus sprattus*) are incidentally consumed during the year. *A. fallax* is predominantly ichthyophagous. It feeds preferentially on anchovy all over the year. In Spring, euphausiacea occur more often in the bulk but they are only secondary preys. The lowest feeding period for the two species of shad occurs during summer. Coefficient of condition decreases during that season. Feeding intensity of twaite shad rises 4-8 hours after sunrise.

Key-words : food, feeding behavior, sea, *Alosa alosa*, *Alosa fallax*.

INTRODUCTION

Une grande partie du cycle biologique des poissons migrateurs anadromes amphihalins se déroule dans le domaine marin. C'est le cas pour les aloses *Alosa alosa* ou alose vraie et *Alosa fallax* ou alose feinte, dont l'aire de répartition géographique s'étend sur toutes les côtes atlantiques Est (entre 28° et 60° Lat N) et jusqu'en Méditerranée. Elles constituent une part importante de la pêche continentale des fleuves de la façade atlantique de la France (Gironde-Garonne-Dordogne, Loire et Adour). Les juvéniles de l'année dévalent des eaux douces jusque dans les zones estuariennes avant de gagner le milieu marin. L'alimentation des juvéniles a été abordée en milieu fluvial (CASSOU-LEINS *et al.*, 1988) et étudiée en milieu estuarien (APRAHAMIAN, 1988, 1989 ; ASSIS *et al.*, 1992). En milieu marin, quelques renseignements existent mais aucune étude particulière n'avait réellement été réalisée (ELIE, 1985 ; ELIE, 1990). Pour MAITLAND (1972), l'alse vraie s'alimente essentiellement à base de plancton. Les grands spécimens peuvent manger des poissons pélagiques grégaires (BRACKEN et KENNEDY, 1967 ; WHEELER, 1978). QUERO (1984) précise dans le cas du Golfe de Gascogne que cette espèce se nourrit à base de zooplancton (copépodes, décapodes et euphausiacés). L'alse feinte est en comparaison plus piscivore. Elle peut être prédatrice de lançons (*Hyperoplus lanceolatus*), de sprats (*Sprattus sprattus*), de jeunes harengs (*Clupea harengus*) et elle ne néglige pas les mysidacés, euphausiacés ou amphipodes (BRACKEN et KENNEDY, 1967 ; WHEELER, 1978 ; QUERO, 1984).

Cet article contribue à approfondir la connaissance du régime alimentaire en milieu marin des deux espèces d'aloses et sa variation selon les saisons.

MÉTHODES

Les prélèvements en milieu marin ont été réalisés sur le plateau continental, de la Bretagne jusqu'au golfe de Gascogne entre les latitudes de Brest (48°30' N) et Capbreton (43°45' N). Ils se répartissent de la zone littorale jusqu'à plus de 500 m de profondeur (Figure 1).

3 séries de campagnes expérimentales de chalutage menées par l'IFREMER* entre août 1986 et mars 1989 sont à l'origine de la collection d'aloses. Ces dernières constituent des captures accessoires de pêches scientifiques ayant pour objectifs principaux le suivi de l'état des stocks d'espèces commerciales (campagnes RESSGASC, SOLDIF), et plus largement l'évaluation des ressources halieutiques du Golfe de Gascogne (campagnes EVHOE).

Les échantillonnages ont été réalisés de jour (entre 7 et 19 heures) à l'aide de chalut de fond et de chalut à perche (maille étirée pour le cul de l'engin allant de 1 à 55 mm). Les aloses étaient conservées par congélation sur le bateau. Au laboratoire, l'ensemble du tube digestif était placé dans du formol à 5 % avant examen de l'estomac. Les proies ont été déterminées au niveau taxonomique le plus fin possible. Les numérations des organismes de petite taille tels les copépodes, ont été réalisées à la cuve de Dollfus. Pour les crustacés de petite taille (euphausiacés notamment), souvent fragmentés dans les estomacs, le nombre total des yeux comptabilisés a été divisé par deux. La longueur totale des poissons-proies a été mesurée lorsque cela était possible, sinon la distance pré-operculaire a été relevée au pied à coulisse.

Les contenus stomacaux ont fait l'objet d'un regroupement par saison pour les deux espèces d'alse afin d'obtenir des échantillons représentatifs. Les mois d'avril-mai-juin correspondent au printemps, le mois d'août à l'été, les mois de novembre et décembre à l'automne et les mois de janvier-février-mars à l'hiver.

* Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer

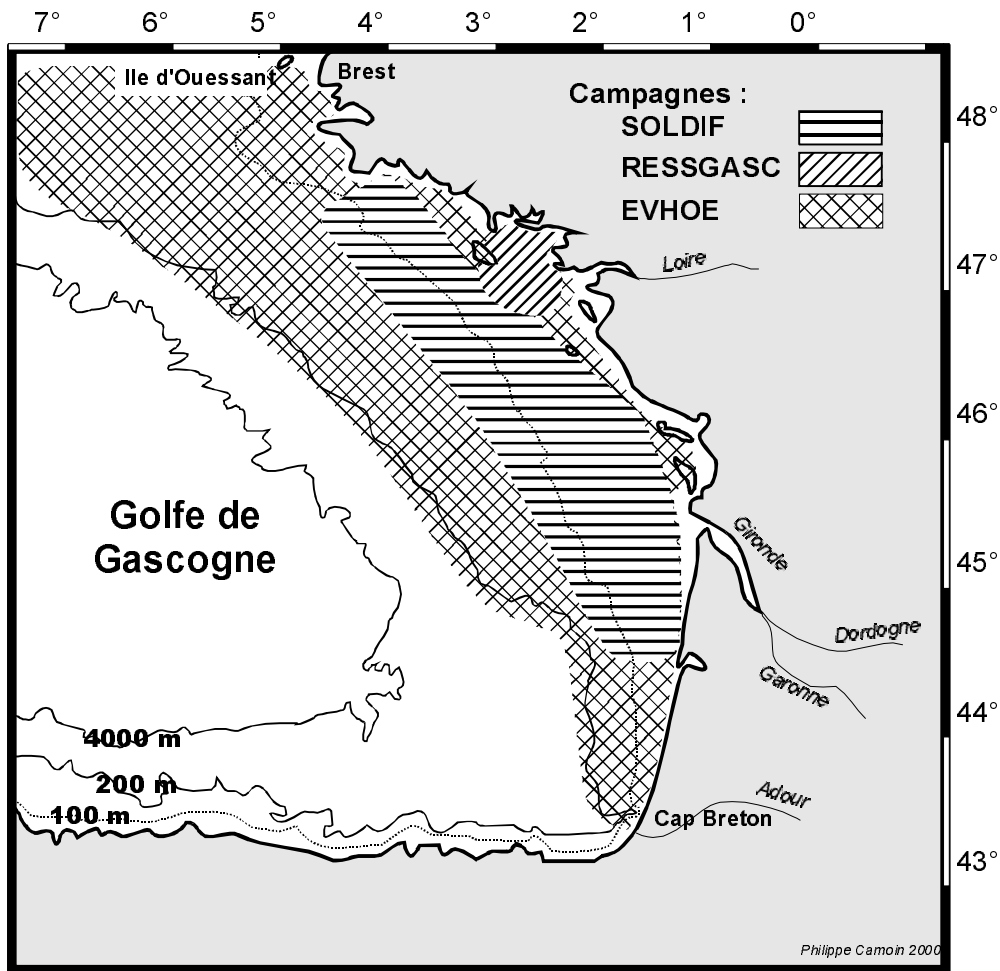


Figure 1
Aire d'échantillonnage des campagnes de chalutage de l'IFREMER de l'île d'Ouessant (Lat. 48°30' N) jusqu'au Gouf de Capbreton (Lat. 43°45' N) dans le Golfe de Gascogne.

Figure 1
IFREMER bottom trawl surveys of commercial fish stocks area between Ouessant island (Lat. 48°30' N) to gouf de Capbreton (Lat. 43°45' N) in Bay of Biscay.

Différents indices alimentaires ont servi à exprimer les résultats :

- l'indice de fréquence F de la proie i qui est le rapport au nombre d'estomacs N_i contenant la proie i et le nombre d'estomacs pleins N_p :

$$F = N_i / N_p$$

3 catégories de proies sont distinguées (HUREAU, 1970), les proies accidentelles ($f < 0.10$), les proies secondaires ($0.10 < f < 0.50$), et les proies préférentielles ($f > 0.50$).

- le nombre moyen p de proies par estomac qui représente le rapport entre le nombre total P des diverses proies et le nombre d'estomacs pleins N_p :

$$p = P / N_p$$

Afin de mieux décrire l'évolution saisonnière de l'alimentation, deux autres paramètres ont été utilisés :

- l'effort sur la proie i , E_i qui s'exprime en fonction de F et C_n pourcentage en nombre d'une proie i ($C_n = 100 \times P_i / P$, avec P_i effectif de la proie i) :

$$E_i = F_i \times C_n$$

Il permet de définir une hiérarchie unique sur l'ensemble des proies consommées par un échantillon de poissons (notion de proie préférentielle) et de suivre les fluctuations saisonnières qualitatives du régime alimentaire (MARFIN, 1981).

- l'activité alimentaire A des poissons qui est la somme des indices de fréquences des différentes proies dépend du nombre de catégories de proies et du nombre de poissons consommant ces proies :

$$A = \sum f_i$$

Il varie de 0 à n nombre de proies.

- le coefficient de condition K , défini par BECKMAN (1948), convient pour la comparaison de sujets d'une même espèce et indique les différences liées à des paramètres biotiques ou abiotiques. L'équation est de la forme

$$K = 10^5 \times W / L^3$$

pour des unités exprimées en gr et en mm (WT poids total - L longueur standard).

La proportion de nourriture non digérée peut être employée comme indice dans la détermination du maximum d'activité alimentaire au cours de la journée (HYSLOP, 1980). Le taxon proie préférentielle est retenu afin de mettre en évidence une périodicité dans la prise de nourriture. Le stade I correspond à un taxon fraîchement ingéré, le II à un taxon encore identifiable mais en partie digéré, le III au stade le plus avancé de la digestion. Seul le cas de l'aloise feinte a été traité en raison d'un manque d'échantillons à certains moments de la journée pour *A. alosa* et seuls les bols alimentaires contenant du poisson étaient retenus afin d'éliminer les erreurs induites (GANNON, 1976) par une digestion différentielle probable des euphausiacés.

RÉSULTATS

Un total de 193 *Alosa alosa* et 175 *Alosa fallax* ont été disséquées (respectivement 78 % et 71 % des aloses capturées au cours de 12 campagnes) (Tableau I).

Elles proviennent de chalutages réalisés entre 14-115 m pour la première espèce (Longueur totale : étendue 181-538 mm - moyenne 301,77 mm - SD 53,38 mm - âge : 2 à 4 ans) et 14-106 m pour la seconde (étendue : 204-486 mm - moyenne 330,82 mm - SD 58,43 mm - âge : 2 à 6 ans).

71 % des aloses vraies et 69 % des aloses feintes proviennent de chalutages effectués pour les premières à plus de 50 m de profondeur et pour les secondes à moins de 50 m.

Tableau I

Résumé des campagnes de pêche IFREMER (1 : aloses capturées ; 2 : contenus stomacaux analysés - E EVHOE ; R RESSGASC ; S SOLDIF).

Table I

Summary of IFREMER trawl campaigns (1 : shad caught ; 2 : stomach contents analysis - E EVHOE ; R RESSGASC ; S SOLDIF).

Périodes	Campagne	Nombre	Traits de pêche		<i>Alosa alosa</i>		<i>Alosa fallax</i>	
			Durée (mn)	Profondeur (m)				
					minimum	maximum	1	2
1986								
Nov.	R	43	46-150	33-108	8	8	0	0
1987								
Août	R	49	15-135	9-112	41	19	95	33
Nov.	R	38	60-180	12-113	21	16	24	24
1988								
Janv.	R	28	32-135	12-111	5	5	0	0
Avril	R	44	45-185	11-111	92	65	29	27
Mai	S	19	30	-	19	19	8	0
Août	R	50	40-120	14-112	31	31	44	44
Oct.-Nov.	E, R	191	30-140	11-548	9	9	28	28
Déc.	S	19	30	-	14	14	7	7
1989								
Fév.-Mars	S, R	91	30-180	(29)-98	7	7	12	12
Total		572			247	193	247	175

Composition de la nourriture

L'inventaire des proies consommées a abouti au dénombrement respectif de 10 et 7 taxons pour *A. alosa* et *A. fallax*. Les taxons reconnus appartiennent à des organismes pélagiques et suprabenthiques.

Au premier rang des proies consommées par *Alosa alosa* arrivent les euphausiacés (*Nyctiphanes couchi*) (maximum observé 5 600 ind.). Fréquemment, aucune autre proie ne vient compléter le bol alimentaire. Les copépodes sont en deuxième position. L'importance numérique de ces petits crustacés (*Calanus helgolandicus*, *Actidus armatus*, *Landacia armata*, *Diaxis pigmaea*) peut être très forte dans les estomacs (maximum observé > 80 000 individus). Les proies accidentelles comprennent des petits clupeidae grégaires abondants dans le Golfe de Gascogne : l'anchois *Engraulis encrasicolus* et le sprat *Sprattus sprattus*. Il est à remarquer que des aloses du groupe d'âge 3 (232 mm) peuvent capturer des anchois et des sprats de moins de 68 mm. Viennent ensuite les isopodes *Sphaeroma sp.* et les amphipodes *Gammaridae*. Deux petits céphalopodes de l'espèce *Sepiola atlantica* ont été trouvés dans les contenus stomacaux de deux

spécimens pêchés entre 52 et 72 m de profondeur au large de la Bretagne en novembre. Chez 2 aloses évoluant près du littoral (à 16 m de profondeur), des végétales de *Mytilus edulis* ont été observées. Enfin, trois estomacs contenaient des algues Rhodophycées (*Rhodymenia palmata*, *Ulva lactuca*) (Tableau II).

La catégorie poisson domine largement dans l'alimentation d'*Alosa fallax*. Le sprat est présent mais l'anchois domine à travers les spécimens qui ont pu être identifiés. Les euphausiacés (*Nyctiphanes couchii*) sont également consommés mais à un niveau bien plus faible par rapport à l'aloise vraie. Ils se rangent dans la catégorie des proies dites secondaires. Les proies accidentelles correspondent à des décapodes (*Crangon crangon*), des amphipodes *Gammaridae* et insectes Coléoptères (Tableau II).

Tableau II

Régime alimentaire d'*Alosa alosa* et d'*Alosa fallax* capturées dans le Golfe de Gascogne (collections novembre 1986 – mars 1989).

Table II

Diet of *Alosa alosa* and *Alosa fallax* caught in Bay of Biscay (November 1986 – March 1989 collections).

Proie	Estomacs avec la proie		Nombre de proies			% d'estomacs n'ayant que cette proie	Catégorie de la proie
	Nombre	%	étendue	moy.	écart-type		
<i>Alosa alosa</i>							
Copépodes	55	27.2	0 - 83200	6420	13560	19.7	secondaire
Isopodes	2	1.0	0 - 3	2,5	0,5	0	accidentelle
Amphipodes	2	1.0	0 - 2	-	-	0.9	accidentelle
Euphausiacés	116	57.4	0 - 5600	590	743	71.0	préférentielle
Lamellibranches	2	1.0	0 - 5320	4850	470	0.9	accidentelle
Céphalopodes	2	1.0	0 - 1	1	0	0	accidentelle
Anchois	1	0.5	0 - 1	-	-	0	accidentelle
Sprat	1	0.5	0 - 1	-	-	0.9	
Poissons *	17	8.4	0 - -	-	-	6.6	
Oeufs de poisson	1	0.5	0 - 5	-	-	0	
<i>Alosa fallax</i>							
Amphipodes	1	0.8	0 - 2	-	-	0	accidentelle
Euphausiacés	12	10.1	0 - 1362	360	370	8.2	secondaire
Crevette	1	0.8	0 - 1	-	-	0.9	accidentelle
Coléoptères	1	0.8	0 - 2	-	-	0	accidentelle
Anchois	58	48.8	0 - 7	1,8	1,2	50.0	préférentielle
Sprat	4	3.4	0 - 1	1	0	2.7	
Poissons *	42	35.3	0 - -	-	-	38.2	

* : indéterminés

Les détritiques observés chez les deux espèces d'aloise comprenaient du sable, des débris végétaux et parfois dans le cas de l'aloise feinte du plastique.

Variations journalière et saisonnière de la prise alimentaire

L'activité alimentaire sur l'année

Cas d'*Alosa alosa*

En hiver, l'observation de 12 bols alimentaires montre que la nourriture est exclusivement d'origine planctonique avec une dominante nette pour les euphausiacés exprimée à la fois par les indices f et Ei (Figure 2).

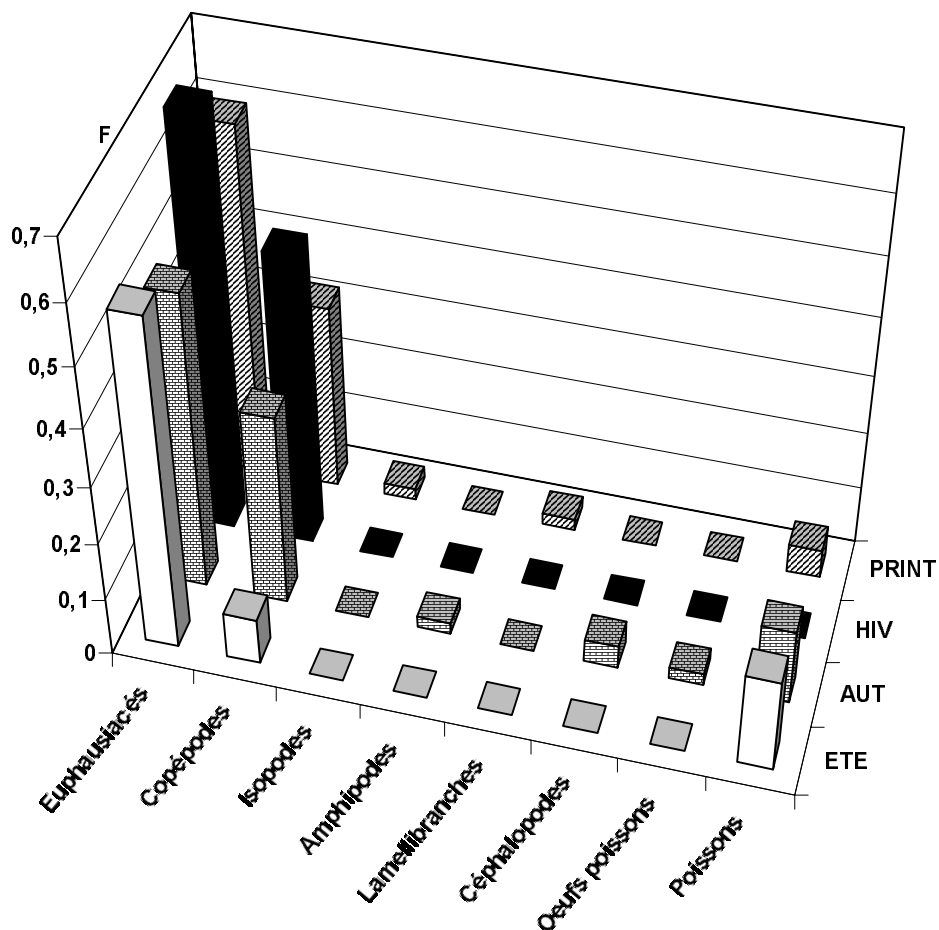


Figure 2
 Contents of digestive tracts of *Alosa alosa* from the Bay of Biscay - frequency index F observed during the seasons, November 1986 – March 1989.

Figure 2
 Contents of digestive tracts of *Alosa alosa* from Bay of Biscay - frequency index F observed during the seasons, November 1986 – March 1989.

Au printemps (93 contenus stomacaux) le choix parmi les proies s'élargit avec notamment l'absorption de poissons. Cependant, les organismes planctoniques, principalement les euphausiacés, restent les proies préférentielles.

En été et en automne (respectivement 51 et 45 contenus stomacaux observés) les poissons prennent une place plus grande et deviennent des proies secondaires comme les copépodes alors que les euphausiacés restent la proie préférentielle.

Les proies apparaissent également plus diversifiées au printemps et en automne (poissons, isopodes, amphipodes, mollusques).

Une alternance se dessine dans la prise des deux taxons zooplanctoniques euphausiacés et copépodes (Figure 3). L'effort de prédation E_i sur les euphausiacés est le plus élevé en été et en hiver alors que l'effort le plus conséquent sur les copépodes se situe au printemps.

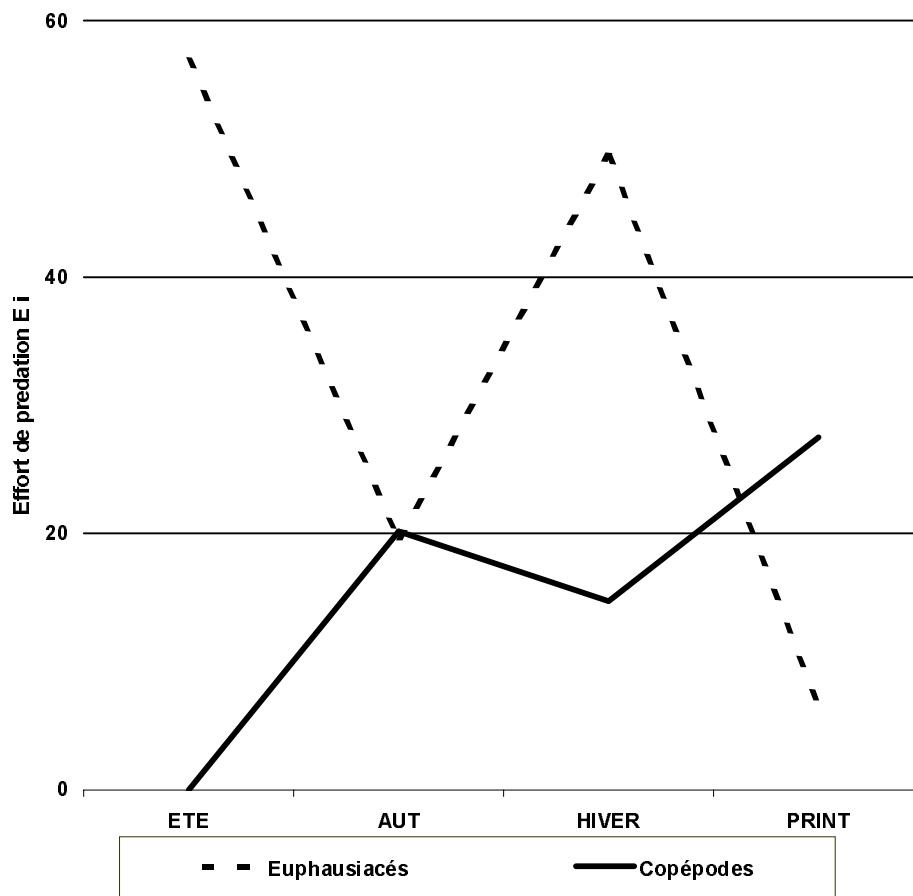


Figure 3
Effort de prédation E_i d'*Alosa alosa* au cours des saisons dans le Golfe de Gascogne, novembre 1986 – mars 1989.

Figure 3
Predation effort E_i of *Alosa alosa* during the seasons in Bay of Biscay, November 1986 – March 1989.

Cas d'*Alosa fallax*

Tout au long de l'année, les poissons sont l'élément principal du régime alimentaire, bien que certains organismes zooplanctoniques comme les euphausiacés et les amphipodes soient rencontrés.

Au printemps, les euphausiacés passent dans la catégorie des proies secondaires. Les proies accidentelles sont observées en hiver (amphipodes) ou en été (crevette grise) (Figure 4).

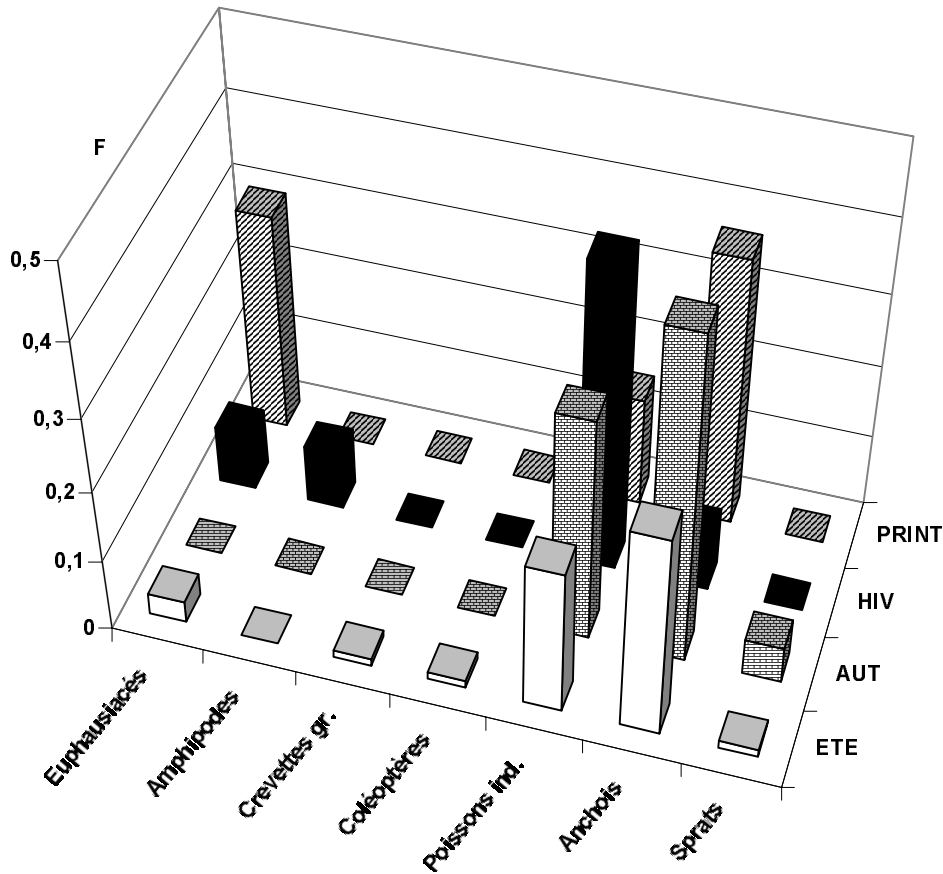


Figure 4
 Contents des tractus digestifs d'*Alosa fallax* provenant du Golfe de Gascogne -
 Indice de fréquence F au cours des saisons, novembre 1986 – mars 1989.

Figure 4
 Contents of digestive tracts of *Alosa fallax* from Bay of Biscay - frequency index
 during seasons, November 1986 – March 1989.

L'aloise feinte échantillonnée sur le plateau continental du Golfe de Gascogne, s'attaque à des anchois d'une taille de 39 à 124 mm, 95 % correspondant à des jeunes de l'année (90-100 mm). En automne et au printemps, le nombre moyen d'anchois ingérés par individu est supérieur à 1 ce qui dénote une forte prédation (Tableau III). Si dans plus

de 60 % des cas, 1 seul anchois par estomac est observé, ce dernier peut contenir jusqu'à 7 poissons au total ; cette virulence apparaît nettement durant l'automne.

D'autres indices alimentaires viennent affiner certaines des observations déjà réalisées. Ainsi l'indice A, qui dépend du nombre des catégories de proies et de l'importance de leur consommation en nombres de prédateurs, montre que chez les deux espèces d'alose la période estivale correspond à une période d'alimentation moins intense (Figure 5). Une reprise a lieu entre l'automne et le printemps.

Les coefficients de condition confirment cette lecture. Obtenus à partir d'échantillons recueillis tout au long de l'année 1988, ils affichent les plus hautes valeurs d'embonpoint en période printanière (Figure 6). Une chute survient en été au moment où l'activité alimentaire A est la plus faible chez les deux espèces.

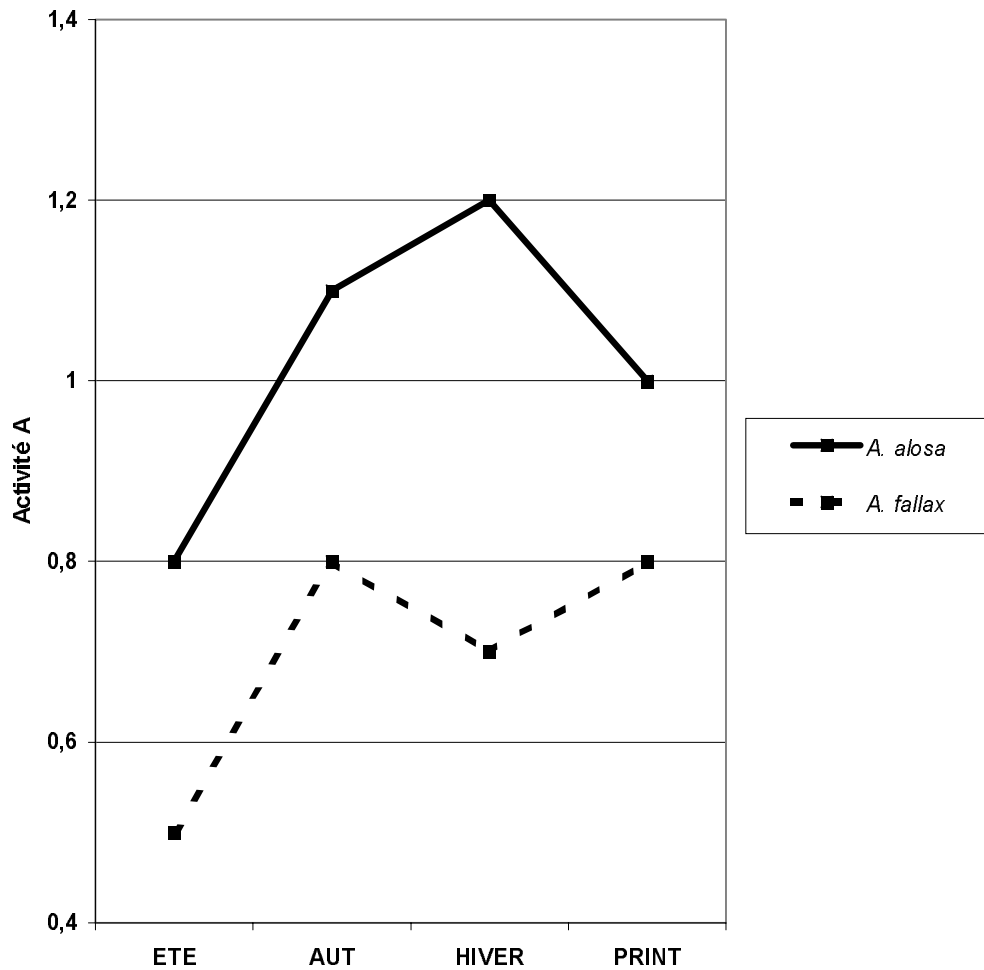


Figure 5
 Activité alimentaire A durant l'année chez *Alosa alosa* et *A. fallax* (collections novembre 1986 – mars 1989).

Figure 5
 Annual feeding activity A of *Alosa alosa* and *A. fallax* from Bay of Biscay (November 1986 – March 1989 collections).

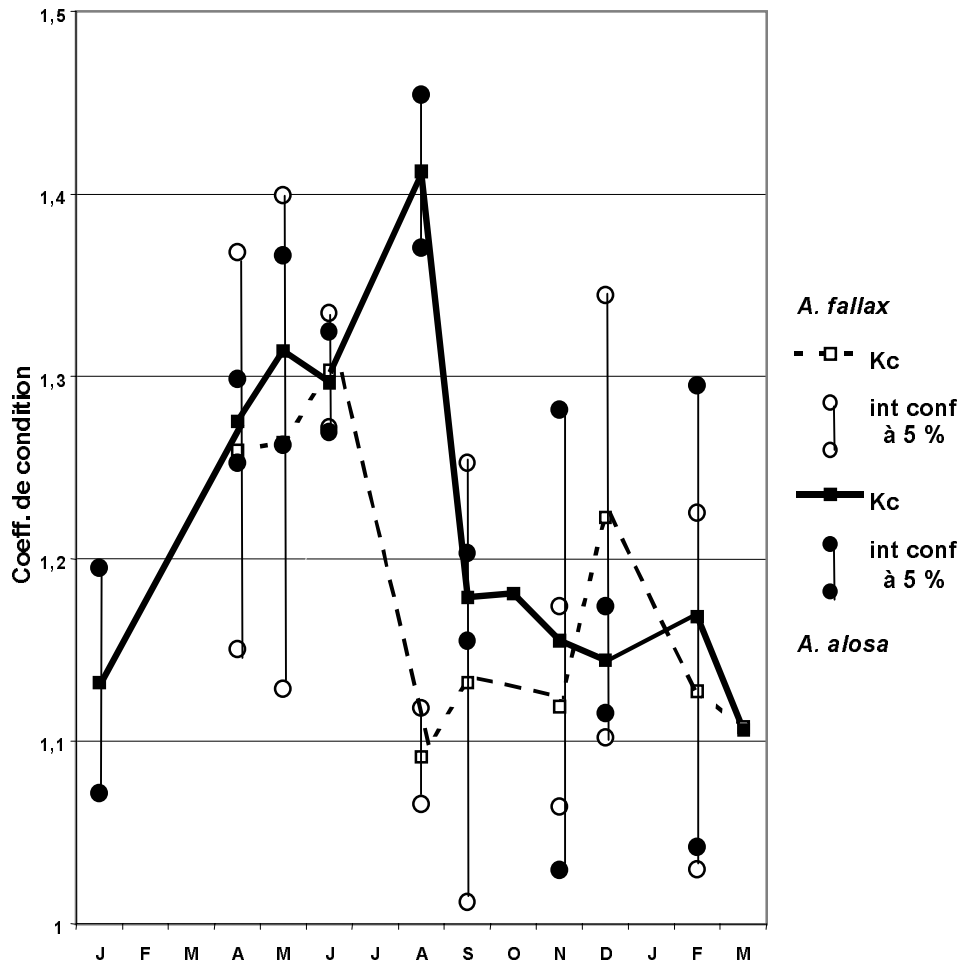


Figure 6
Coefficient de condition (K) d'*Alosa alosa* et d'*Alosa fallax* observé dans le Golfe de Gascogne entre les hivers 1988 et 1989.

Figure 6
Coefficient condition (K) of *Alosa alosa* and *Alosa fallax* observed from Bay of Biscay between 1988 and 1989 winters.

L'activité alimentaire au cours de la journée

Le lever du soleil se situant aux environs de 5h (4h30 à 5h30) au printemps et en été, un cumul des données lors de ces deux saisons a été pratiqué afin d'aboutir à un échantillon représentatif. Des tranches horaires médianes avec un intervalle de 2 heures ont été adoptées échelonnées de 5h à 15h (heures en temps universel), la tranche 15h-17h ayant été éliminée en raison du très faible nombre d'individus échantillonnés. Le pic de pourcentage des estomacs vides montre une activité alimentaire qui reste faible en tout début de journée (Tableau III). Elle augmente au cours de la matinée et atteint son pic 4 à 8 heures après le lever du soleil.

Tableau III

Pourcentages de poissons proies observés aux différents stades de digestion par intervalles de 2 heures dans les estomacs d'*Alosa fallax* capturées dans le Golfe de Gascogne en avril et décembre 1988 (stade I poisson fraîchement ingéré ; stade II poisson encore identifiable mais en partie digéré ; stade III stade le plus avancé de la digestion avant le passage dans l'intestin).

Table III

Percentage of prey fish in various stages of digestion observed at 2-hour intervals in stomachs of *A. fallax* caught in Bay of Biscay on April to December 1988 (Stage I are freshly eaten fish ; stage II are partially digested fish but recognizable ; stage III represent the most advanced stage of breakdown before the fish pass into the intestine).

heures	1	+2	+4	+6	+8	+10
Poissons proies						
au stade I	7.0	13.1	33.3	25.0	11.1	
au stade II	11.6	26.1	0	62.5	33.3	
au stade III	14.0	30.4	33.3	12.5	11.1	
Estomacs vides	67.4	30.4	33.3	0	44.4	
<i>Nombre d'estomacs</i>	43	23	6	8	9	49

DISCUSSION

Malgré les limites imposées par des campagnes de chalut n'ayant pas pour objectif direct l'étude de la biologie des deux espèces d'aloses, il ressort qu'en milieu marin, les deux espèces *A. alosa* et *A. fallax* sont des prédateurs sélectifs de proies à dominante pélagique. Les aloses ne sont d'ailleurs pas citées dans les peuplements ichthyologiques démersaux (SORBE, 1972, 1981, 1985). La présence de taxons suprabenthiques (isopodes, amphipodes, décapodes, céphalopodes) reste très faible mais cela indique cependant leur opportunisme ou une aptitude à utiliser parfois des ressources plus inféodées au fond. En milieu dulçaquicole et saumâtre, il a été montré que les jeunes de l'année des deux espèces se nourrissent d'une manière similaire essentiellement à base de zooplancton (cladocères, copépodes ; larves et adultes d'insectes) (BRACKEN et KENNEDY, 1967 ; CASSOU-LEINS *et al.*, 1988). *A. fallax* est également capable de puiser dans les ressources suprabenthiques (gobies, crevettes et céphalopodes) et benthiques (isopodes, amphipodes, crabes et polychètes) d'un estuaire (ASSIS *et al.*, 1992).

Une fois en mer, les aloses vraies continuent donc à manifester un régime planctonophage dominant à base essentiellement de crustacés pélagiques (euphausiacés et copépodes). Les euphausiacés sont parmi les groupes prédominants au sein de la faune pélagique. Ils colonisent la plus grande partie de la colonne d'eau et effectuent des migrations verticales journalières (HARGREAVES, 1985). *Nyctiphanes couchi* est une espèce caractéristique du sommet du talus continental, ses populations s'y étendent très largement (SORBE, 1980, 1981). Elle vit entre 10 et 200 m durant le jour et migre vers la surface la nuit (MAUCHLINE, 1984). Au niveau des communautés suprabenthiques néritiques, son abondance de jour apparaît la plus forte autour des 100 mètres au large d'Aveiro (Portugal) et 200 m au large d'Arcachon (CUNHA *et al.*, 1997). D'autres espèces d'euphausiacés, présentes dans le Golfe de Gascogne, sont bathypélagiques tels

Meganyctiphanes norvegica (entre 100 et 400 m) et *Euphausia kronhii* (entre 400 et 600 m) (SORBE, 1977, 1981 ; MAUCLINE, 1984) ce qui pourrait expliquer la présence possible de grandes aloses dans des traits de chalut effectués à plus de 200 et 300 m (ROULE, 1925).

En ce qui concerne les copépodes, de nombreux taxons peuvent être dénombrés entre 0 et 100 m de profondeur depuis la Bretagne jusqu'au Gouf de Cap Breton (BEAUDOIN, 1975). C'est le cas de l'espèce *Calanus helgolandicus* observée en abondance sur toute l'étendue du plateau continental. Au printemps, ce copépode colonise massivement tout le plateau du Golfe. Ses concentrations moyennes restent fortes en été et chutent en automne et en hiver, cette espèce semblant se maintenir au-dessus de la thermocline (MAUCLINE, 1998). Ce phénomène printanier est en parfaite corrélation avec la reprise alimentaire et la forte consommation de cette proie constatées précédemment.

Des poissons de petite taille peuvent compléter ce régime. Contrairement à WHEELER (1978) qui note la présence de ce type de proie uniquement chez de grands spécimens, il apparaît que de jeunes aloses peuvent également les consommer.

En mer, l'aloise feinte s'oriente nettement vers une stratégie alimentaire de piscivore et fait de l'anchois sa proie préférentielle en ce qui concerne la façade atlantique française. L'anchois et le sprat sont deux espèces pélagiques qui vivent en bancs. Leur abondance est très forte dans les eaux du Golfe de Gascogne. L'anchois peut gagner les eaux profondes (jusqu'à 150 m). Sa croissance est rapide et sa taille maximale est de 20 cm (à 1 an $L_t = 9-10$ cm ; à 2 ans $L_t = 11-15$ cm ; à 3 ans $L_t = 12-17$ cm). Ce poisson vient pondre près des côtes. La reproduction qui a lieu au printemps est la plus intense comparée à celle qui survient également en été. Elle s'effectue en majorité le long des côtes landaises. Les œufs et les larves sont en concentration élevée en juin vers l'isobathe des 20 m (BREGEON *et al.*, 1978). Le sprat s'observe jusqu'à une profondeur d'environ 50 m. Il atteint une longueur totale maximum d'environ 14 cm (à 1 an $L_t = 7-11$ cm ; à 2 ans $L_t = 9-14$ cm). Il se reproduit dans des secteurs plus septentrionaux de la Gironde au Morbihan, en hiver (février-mars) (DEMIR, 1965 ; ARBAULT et LACROIX, 1971, 1977 ; QUERO, 1984 ; MARCHAND et ELIE, 1983). Les localisations côtières de ces deux espèces concordent avec celles de l'aloise feinte. La prédation intense au printemps sur l'anchois s'explique par la migration génésique de ce dernier. L'orientation piscivore débute en fait dès le milieu estuarien. Ainsi, après ROULE (1925) qui signalait que des aloses étant capables d'avaloir des alevins à peine plus petits qu'eux, ASSIS *et al.* (1992) ont mis en évidence pour des aloses d'une taille de 119 à 323 mm que leurs proies préférentielles dans l'estuaire du Tage, parmi 24 taxons proies, étaient constituées par *Engraulis encrasicolus* et 4 autres espèces de poissons (*Sardina pilchardus*, *Pomatoschistus minutus*, *Pomatoschistus microps* et *Atherina boyeri*).

Arrivées en mer, les stratégies alimentaires d'*A. alosa* et d'*A. fallax* se différencient. La plupart des études sur les habitudes alimentaires des espèces qui coexistent dans un même espace assume que la compétition est évitée par la consommation de proies différentes (STONE et DABORN, 1987). La disponibilité en proies potentielles présentes dans les aires de chasse, corrélées aux adaptations éco-éthologiques que les aloses peuvent manifester lors de la collecte de leur nourriture, sont à l'origine de la composition des régimes alimentaires observés. Il a été remarqué que chez *A. pseudoharengus* le contenu du bol alimentaire dépend de la densité, de la taille et de la visibilité des proies tout comme de la taille de l'aloise elle-même (JANSSEN, 1976).

Les indices alimentaires utilisés ont permis de dégager certaines constations en fonction des saisons. Cependant, ces éléments restent à relativiser car un facteur difficilement quantifiable, la digestion différentielle des divers types de proies, peut entraîner une sous estimation de l'importance des proies les plus rapidement digérées

dans l'analyse du régime (WALSH et FITZGERALD, 1984). Des observations en ce sens ont été faites particulièrement chez les planctonophages comme *A. pseudoharengus* (GANNON, 1976 ; BERG, 1979). Une évagination plus ou moins complète de l'estomac au moment de la remontée du chalut est également possible bien qu'aucune des aloses capturées n'ait présenté ce signe. Ces phénomènes peuvent avoir un effet notable sur le calcul des indices (IVLEV, 1961).

En ce qui concerne la périodicité et l'intensité dans la prise alimentaire, même si les pêches IFREMER menées en cours de journée ont apporté une indication sur une prise d'aliments plus forte en matinée chez l'aloise feinte, seules des pêches réalisées sur une ou plusieurs périodes de 24h et à des intervalles réguliers permettent d'appréhender réellement le phénomène en raison des variations fréquentes liées au cycle diurne (WEBSTER, 1942 ; DARNELL et MEIERETTO, 1962 ; KEAST et WELSH, 1968).

Enfin, seule la quantité ingérée a été prise en compte dans ce travail. La méthode gravimétrique, qui mesure le poids des proies, peut donner un autre éclairage en terme d'apport énergétique des proies (WALSH et FITZGERALD, 1984). Ainsi, l'importance des poissons chez la grande alose pourrait constituer un apport énergétique ponctuel mais cependant indispensable en tant que proie saisonnière et accessoire comme il a été montré dans le cas d'*A. sapidissima*, alose américaine également planctonophage (HOLLAND et YELVERTON, 1973).

REMERCIEMENTS

Nous voudrions remercier Messieurs FOREST, LEAUTE, GUICHET, DECAMPS, QUERO de la station IFREMER de La Rochelle, M. POULARD de la station IFREMER de Lorient, M. DESAUNAY de la station IFREMER de Nantes pour la collecte des aloses en mer au cours des campagnes RESSGASC, EVHOE et SOLDIF et pour la conservation, le stockage de ces dernières à terre ainsi que pour la remise des caractéristiques des différentes campagnes. Nous tenons également à remercier M. SORBE du Laboratoire d'Océanographie Biologique d'Arcachon pour son aide dans la détermination de certains taxons.

BIBLIOGRAPHIE

- APRAHAMIAN M., 1988. The biology of the twaite shad, *Alosa fallax fallax* (Lacépède), in the Severn estuary. *Journal of Fish Biology*, 33 suppl. A, 141-152.
- APRAHAMIAN M., 1989. The diet of juvenile and adult twaite shad, *Alosa fallax fallax* (Lacépède) from the Rivers Severn and Wye (Britain). *Hydrobiologia*, 179, 173-182.
- ARBAULT S., LACROIX N., 1971. Aires de ponte de la sardine, du sprat et de l'anchois dans le Golfe de Gascogne et sur le plateau celtique, résultats de 6 années d'étude. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 35 (1), 35-56.
- ARBAULT S., LACROIX N., 1977. Oeufs et larves de Clupeidés et d'Engraulidés dans le Golfe de Gascogne (1969-1973). Distribution des frayères relations entre les facteurs du milieu et la reproduction. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 41 (3), 227-254.
- ASSIS C.A., ALMEIDA P.R., MOREIRA F., COSTA J.L., COSTA J., 1992. Diet of the twaite shad *Alosa fallax* (Lacépède) (Clupeidae) in the river Tagus estuary, Portugal. *Journal of Fish Biology*, 41, 1049-1050.
- BEAUDOIN J., 1975. Copépodes du plateau continental du Golfe de Gascogne en 1971 et 1972. *Rev. Trav. ISTPM*, 39 (2), 121-170.

- BECKMANN W.C., 1948. The length-weight relationship factors for conversions between standard and total length and coefficients of condition for seven Michigan fishes. *Trans. Am. Fish Soc.*, 75, 237-256.
- BERG J., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens*. *Mar. Biol.*, 50, 263-273.
- BRACKEN J., KENNEDY M., 1967. Notes on some irish estuarine and inshore fishes. *Ir. Fish. Invest.*, B 3 (Marine), 28 p.
- BREGEON L., CHANDOR M., NJOCK J.C., 1978. Etude sommaire de l'ichthyoplancton et des nurseries Tome IV. *Rapp. CREBS Rennes / ISTPM la Rochelle*, 14 p.
- CASSOU-LEINS F., CASSOU-LEINS J.J., DAUBA F., LEJOLIVET C., 1988. Réserve naturelle de la frayère d'alose d'Agen, campagne 1988, étude de l'alevin d'alose *Alosa alosa* L., répartition, croissance, régime alimentaire. *Rapp. Lycée Agricole de Montauban / ENSAT*, 24 p. + annexes.
- CUNHA M.R., SORBE J.C., BERNADES C., 1997. On the structure of the neritic suprabenthic communities from the Portuguese continental margin. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 119-137.
- DARNELL R.M., MEIEROTTO R.R., 1962. Determination of feeding chronology in fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 91 (3), 313-320.
- DEMIR N., 1965. Synopsis of biological data on anchovy (*Engraulis encrasicolus*, Linneaus, 1758) Mediterranean and adjacent seas. *FAO Fisheries Synopsis*, 26 (révision 1), 34 p.
- ELIE P., 1985. Les aloses en France : importance, état des connaissances et propositions d'un cadre pour la gestion de ces ressources. Note technique, Cemagref de Bordeaux, ALA, 26 p.
- ELIE P., 1990. Les aloses (*Alosa alosa* L. et *Alosa fallax* Lac.). Assises de l'eau, groupe de travail « Gestion des Migrateurs Amphihalins », avril 1990, Cemagref de Bordeaux, ALBX, 12 p.
- GANNON J.E., 1976. The effects of differential digestion rates on zooplankton by Alewife, *Alosa pseudoharengus* on determinations of selective feeding. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 105, 89-95.
- HARGREAVES P.M., 1985. The vertical distribution of Decapoda, Euphausiacea and Mysidacea at 42° N, 17° W. *Biol. Oceanogr.*, 3, 431-464.
- HOLLAND B.F., YELVERTON G.F., 1973. Distribution and biological studies of anadromous fishes offshore North Carolina. *Sp. Sci. Rapp Div. Comm. Sport Fish. N. Carolina Dep. Nat. Eco. Res.*, 24, 132 p.
- HUREAU J.C., 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 58 (1393), 244 p.
- HYSLOP E.J., 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17, 411-429.
- IVLEV V.S., 1961. Experimental Ecology of the Feeding of Fishes. *Yale University Press, New Haven, Connecticut*, 302 p.
- JANSSEN J., 1976. Feeding modes and prey size selection in the alewife (*Alosa pseudoharengus*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 33, 1972-1975.
- KEAST A., WELSH L., 1968. Daily feeding periodicities, food uptake rates and dietary changes with the hour of the day in some lake fishes. *J. Fish Res. Bd. Can.*, 25, 1134-1143.
- MAITLAND P.S., 1972. A key to the freshwater fishes of the British Isles with notes on their distribution and ecology. *Freshwater Biol. Assoc., Sci. Publ.*, 27, 139 p.
- MARCHAND J., ELIE P., 1983. Contribution à l'étude des ressources benthodémersales de l'estuaire de la Loire. Biologie et écologie des principales espèces. *Rapport Fac. Sciences de Nantes / C.S.E.E.L.*, 4, 160 p.
- MARFIN J.P., 1981. Biologie de l'Athérine, *Atherina boyeri* (Risso, 1810) (Poisson téléostéen), dans trois milieux saumâtres du Roussillon (Leucat, Canet, Boudigou), Thèse de Doctorat en Sciences, Université de Perpignan, 238 p.
- MAUCHLINE J., 1984. Euphausiid, Stomatopod and Leptostracan Crustaceans. *British Synopsis*, 30, 1-91.

- MAUCLINE J., 1998. The biology of Calanoid copepods - Advances in marine biology. Academic Press (ed.), San Diego, 710 p.
- QUERO J.C., 1984. Les poissons de mer des pêches françaises. GRANCHER (ed.), 394 p.
- ROULE L., 1925. Poissons des eaux douces. P.U.F. (ed.), Paris, 69-83.
- SORBE J.C., 1972. Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental Sud-Gascogne. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille, 125 p.
- SORBE J.C., 1977. Régime alimentaire de *Physis blennoides* (Brunnich, 1768) dans le sud du Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 41 (3), 271-281.
- SORBE J.C., 1980. Régime alimentaire de *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826) dans le sud du Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 44 (3), 245-255.
- SORBE J.C., 1981. Rôle du benthos dans le régime alimentaire des poissons démersaux du secteur Sud Gascogne. *Kiel. Meeresforsch.*, 5, 479-489.
- SORBE J.C., 1985. Structure et évolution saisonnière des peuplements ichthyologiques démersaux côtiers au large d'Arcachon. Actes du 1^{er} colloque d'Océanographie côtière, Bordeaux, Octobre 1985, 570-587.
- STONE H.H., DABORN G.R., 1987. Diet of alewives *Alosa pseudoharengus* and blueback herring *A. aestivalis* (Pisces : Clupeidae) in Minas Basin, Nova Scotia, a turbid, macrotidal estuary. *Environmental Biology of Fishes.*, 19 (1), 55-67.
- WALSH G., FITZGERALD G.J., 1984. Analyses et commentaires - Biais inhérents à l'analyse de l'alimentation des poissons. Cas des trois espèces d'épinoches (Gasterosteidae). *Naturaliste can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 111, 193-202.
- WEBSTER D.A., 1942. Food progression in young white perch *Morone americana* (Gmelin) from Bantam Lake, Connecticut. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 72, 136-144.
- WHEELER A., 1978. Key to the fishes of Northern Europe. WORNE (ed.), 380 p.